

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE ABDELHAMID IBN BADIS DE MOSTAGANEM



FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE

MEMOIRE

Présenté par

NEGHLI Larbi

En vue de l'obtention du

DIPLOME DE MAGISTER

Filière : BIOLOGIE

Option : Ecosystèmes Côtiers Marins et Réponses aux Stress

Sous le thème de :

Cycles de reproduction et exploitation des holothuries Aspidochirotés
(**Holothuroidea : Echinodermata**) inféodées aux herbiers à
Posidonia oceanica de la côte algéroise.

Composition du jury de soutenance :

Nom et Prénom	Grade	Qualité	Appartenance administrative
M. HALBOUCHE Miloud	Professeur	Président	Université de Mostaganem
Mme BELHOCINE Mansouria	MCA	Examineur 1	Université de Mostaganem
M. MOUFFOK Salim	MCA	Examineur 2	Université d'Oran
Mme SOUALILI Dina Lila	MCA	Examineur 3	Université de Mostaganem
M. MEZALI Karim	MCA	Directeur de Mémoire	Université de Mostaganem

ANNEE UNIVERSITAIRE : 2013/2014

Remerciements

A présent que je prends conscience de l'immense chance que dieu m'a accordé en m'accordant cette chance de réaliser un rêve que je poursuivais depuis des années, je voudrai exprimer mon profond respect à mon directeur de mémoire M. Karim MEZALI Maître de Conférences A au département des sciences de la mer et de l'aquaculture de l'université de Mostaganem. Je le remercie d'avoir bien voulu encadrer ce travail et de m'avoir aidé et orienté pour enfin structurer ce mémoire. Je le remercie également pour son soutien, sa confiance et ses encouragements.

Je remercie ensuite le Professeur Miloud HALBOUCHE du département d'Agronomie de l'université de Mostaganem, qui me fait l'honneur de présider ce jury. Son enseignement m'aura beaucoup apporté en matière de statistiques et d'analyse de mes données.

Au Docteur Mansouria BELHOCINE, Maître de Conférences A au département d'Agronomie de l'université de Mostaganem, qui me fait l'honneur de juger ce mémoire, je tiens également à la remercier pour ses orientations concernant la biologie de la reproduction. J'espère avoir suivi ses conseils en matière de style rédactionnel.

Je remercie le Docteur Salim MOUFFOK, Maître de Conférences A au département de Biologie de l'université d'Oran, qui a accepté d'examiner ce travail. J'espère répondre à ses attentes.

Un grand merci au Docteur Dina Lila SOUALILI, Maître de Conférences A au département des sciences de la mer et de l'aquaculture de l'université de Mostaganem qui me fait l'honneur de faire partie du jury et d'examiner ce travail. Je ne saurai la remercier assez pour toutes ses orientations, son soutien et son aide tout au long de la préparation de ce manuscrit. Son enseignement sur les écosystèmes côtiers aura été des plus utiles.

Je remercie Monsieur Khaled FLITTI, ex-Directeur du CNRDPA (2008-2012) en reconnaissance de son indulgence envers moi, à chaque fois qu'il fallait que je me déplace sur Mostaganem pour des séances de travail avec mon promoteur.

Aussi, le présent document n'aurait jamais pu être achevé sans l'aide précieuse de tous ceux et celles qui m'entourent. Je m'adresse plus particulièrement au Docteur Mohamed

KACHER, Directeur du CNRDPA, à qui je tiens à exprimer ma reconnaissance pour sa compréhension. Je lui dois, ainsi qu'à mes collègues, des excuses pour ne pas avoir apporté ma contribution durant une période où le centre avait vraiment besoin de moi pour la réalisation de la campagne ALDEM2013.

Je ne peux manquer de remercier mes collègues du CNRDPA, qui en me faisant ressentir l'avantage que j'ai eu en terminant mes études, m'encouragent à aller de l'avant. Par la même occasion, je tiens à exprimer plus particulièrement ma totale et profonde gratitude à ma collègue Dalila BOUGRID qui a grandement contribué au traitement histologique des échantillons de gonades.

Il m'est agréable d'exprimer mes vifs remerciements à la Direction ainsi que tous les membres de l'association et club de plongé « RECIF - Tamentefoust » qui m'ont ouvert leurs portes et fournis aide et assistance pour la réalisation de mon travail de terrain. Je remercie également la Direction de la ferme conchylicole sis à Ain Tagourrait (ex. Bérard, w. Bou Ismaïl) pour sa coopération et pour m'avoir autorisé à accéder au site.

Mes sincères remerciements à mes chers parents, qui ont fait de moi ce que je suis devenu aujourd'hui. Je leur dédie ce mémoire en guise de gratitude et reconnaissance.

Je ne saurais oublier mon épouse Naciba, qui par son soutien indéfectible a toujours répondu présente à tous moments. Je la remercie de m'avoir accompagné et soutenu tout au long de mon travail.

Enfin, je remercie tous ceux ou celles qui, de près ou de loin, ont contribué à ce travail et que j'ai eu la maladresse d'oublier de citer. Qu'ils m'en excusent, car je ne saurai assez les remercier pour leur aide. Puissent-ils trouver ici l'expression de ma reconnaissance et de ma profonde gratitude.

RESUME

RESUME

Depuis quelques années, une attention particulière est portée aux holothuries peuplant les herbiers à *Posidonia oceanica* de la Méditerranée. Cet intérêt tient au rôle du compartiment des détritivores macro-benthiques dans le fonctionnement de cet écosystème pivot du littoral méditerranéen auquel elles appartiennent.

Le présent essai traitant d'aspects particuliers de la reproduction des holothuries Aspidochirotes, s'inscrit dans un cadre plus vaste visant à mieux cerner la biologie et l'écologie des espèces inféodées aux herbiers de Posidonie des côtes Algériennes.

Dans les échantillons récoltés pour l'étude, seules trois des cinq espèces répertoriées sont représentées de manière satisfaisante: *Holothuria (H.) tubulosa* GMELIN (1790), *Holothuria (P.) sanctori* DELLE CHIAJE (1823) et *HOLOTHURIA (R.) poli* DELLE CHIAJE (1823). Les deux autres espèces *Holothuria (H.) stellati* et *Holothuria (P.) forskali*, ont été beaucoup moins fréquentes au niveau des sites de prélèvement durant la période échantillonnée (05 mars à 23 décembre 2011).

Dans le but d'étudier les effets des paramètres écologiques et environnementaux sur la maturation gamétogénétique de ces animaux, deux sites d'échantillonnage ont été retenus. Le premier site « Bérard », situé dans la commune d'Ain Taggourait (W. de Tipaza), est un site classé sain, tandis que le deuxième site « Lapérouse », situé à l'extrémité Est de la baie d'Alger, est un site caractérisé par l'influence de deux effluents urbains majeurs (Oued El Harrach et Oued el Hamiz). L'étude comparative réalisée se basant essentiellement sur les deux indices « Kn » de LECREN et le « RGS ».

Les résultats obtenus indiquent que les holothuries de la région de Lapérouse ont tendance à être comparativement plus grosses. Les poids relatifs mesurés chez les populations de Lapérouse indiquent un surpoids de l'ordre de 40 % pour *Holothuria (P.) sanctori*, 26% pour *Holothuria (H.) tubulosa* et 54% pour *Holothuria (R.) poli*.

Chez *Holothuria (P.) sanctori*, qui est l'espèce la mieux étudiée (étant la plus fournie en effectifs), la comparaison des indices Kn mensuels moyens ne révèle aucune différence significative entre mâles et les femelles. Excepté durant les mois de printemps, durant lesquels les femelles présentaient un indice relatif moyen inférieur.

Chez les trois espèces, l'évolution du RGS mensuel moyen laisse apparaître trois grandes phases dans le développement gonadique. La phase de maturation gamétogénétique qui débute en hiver et se termine en été, suivie par la ponte qui semble être calée sur les grandes chaleurs estivales (fin août début septembre). Le repos sexuel intervient juste après, à la faveur du refroidissement des eaux en automne.

Les résultats de l'analyse microscopique des structures gonadiques d'*Holothuria (P.) sanctori*, indiquent un comportement reproducteur différent selon le milieu de vie. La population de Bérard a pondu à deux reprises au cours de l'année 2011. La première ponte au printemps a été partielle suivie d'un autre épisode en mois d'août à début septembre, qui a vu la libération de la totalité des produits génitaux. Par contre, la population de Lapérouse n'aura

connu qu'une seule ponte durant la même année 2011. Elle a été précédée d'une phase de maturation plus tardive et est plus longue.

Concernant l'espèce *Holothuria (P.) forskali*, seuls quatre spécimens ont été récoltés entre mars et avril 2011. Ils présentaient tous des gonades en phase d'émission ou en maturation avancée ce qui situerait la ponte de l'année pour l'espèce entre avril et mai. Ce résultat confirme cette prédilection de l'espèce pour les eaux froides telle qu'elle fut établie pour les populations de l'Atlantique EST.

Au final, ce que peut être dit concernant le déroulement de la reproduction sexuée chez les trois espèces gonochoriques étudiées, c'est qu'elle suit globalement un schéma identique à celui décrit pour la majorité des holothuries Aspidochirotés des zones tempérées. Aussi, les résultats montrent à quel point ces animaux primitifs arrivent à s'accommoder du type de perturbations écologiques générées en milieu côtier par les rejets urbains. En effet, étant que suspensivores recycleurs de la matière organique morte, ces animaux semblent s'épanouissent dans ce type d'habitats spécifique.

Mots clés : Holothuries, Aspidochirotés, Reproduction, Rapport gonado-somatique, Histologie, Indice de condition, pollution.

Summary:

Recently, special attention was given to Aspidochirotid holothurians colonizing *Posidonia oceanica* meadows of the Algerian coasts. Indeed, these macrofaunal detritic-feeders, commonly called "sea cucumber", belong to an essential compartment of a crucial Mediterranean ecosystem called "*Posidonia oceanica* meadow".

This study on the sexual reproduction of Aspidochirotid holothurians is part of a larger scientific project aiming to better understand some aspects of the biology and ecology of these animals as an essential part of the functioning of the *Posidonia oceanica* ecosystem.

From the five Aspidochirotid species known to be enfeoffed to the Algerian seagrass, only three have been adequately sampled; *Holothuria (H.) tubulosa* GMELIN (1790), *Holothuria (P.) sanctori* DELLE CHIAJE (1823) and *Holothuria (R.) poli* DELLE CHIAJE (1823). The two other species *Holothuria (H.) stellati* and *Holothuria (P.) forskali* were much rarer at the sampling sites.

For the needs of the present study, two sites were sampled, both located in the central part of the Algerian coast. The first one, relatively distant from human action, is located in "Berard" in the district of Tipaza and the second is located at "La Perouse" (Algiers) and is characterized by the influence of two major effluents; Oued El Harrach and Oued el Hamiz. Through this approach, it was possible to perform a comparative analysis of the effects of ecological and environmental parameters on the gamogenetic maturation and the physical condition of these primitive organisms.

For this purpose, the LECREN condition index "Kn" and the gonado-somatic index "RGS" were compared using the two factors; sex and sampling site. Then the observed differences were statistically tested for their significance (Kruskal-Wallis non-parametric test and parametric test of WELCH).

For the three studied species, the results showed a tendency to individual overweight for samples collected at Lapérouse area. The average differences in terms of relative biomass were about 40% higher for *Holothuria (P.) sanctori*, 26% for *Holothuria (H.) tubulosa* and 54% for *Holothuria (R.) poli*.

For *Holothuria (P.) sanctori* which was the best-studied species (as the most provided in samples), comparison of the monthly average condition index Kn revealed no significant differences between males and females. Except at the spring period during which females had a relatively lower Kn compared to males.

Studying evolution of the monthly RGS index allowed us to retrieve the major phases of gonadal development for the three species. Gametic maturation phase begins in winter and ended in summer season, followed by spawn that took place at the period of warmer sea (late August early September). Resting phase came just after with the cooling water period.

Obtained results from the gonadal microscopic structures analysis showed differences in *Holothuria (P.) sanctori* reproductive behavior according to the factor "sampling location".

For samples from Bérard, analysis of ovarian structures indicates two episodes of females fry during the year 2011. The first spawning occurred in May and was only partial with just some eggs released and was followed by a second brood in late August to early September which saw the release of all ovarian products. On other side, females' population of Lapérouse had only one known fry, preceded by a late maturation phase. In addition, our results showed that the ovarian maturation phase for *Holothuria (P.) sanctori* from Lapérouse was comparatively longer than that of the Bérard population.

For *Holothuria (P.) forskali*, the few specimens that we collected during March and April 2011 showed gonads at spawning stage or in advanced maturation stage. This allows us to place the fry period of the species in the same months. These results confirm the species' predilection for cold waters as established for the East-Atlantic population.

In the end, it is clear from this work that sexual reproduction of the three gonochoric species generally follows the same pattern already described for the majority of Aspidochirotid sea-cucumber from temperate zones. These animals also demonstrated their ability to adapt to environmental conditions and to take advantage of their status as suspension feeders of dead organic matter in a specific situation of ecological disturbances induced by urban loads.

Keywords: sea-cucumbers, Aspidochirotes, Reproduction, Gonado-somatic Ratio, Histology, Condition Index, pollution.

ملخص :

مؤخرا ، تم إيلاء اهتمام خاص للهولوثورنيانز من نوع *Aspidochirots* المستعمرة روطات الـ *Posidonia oceanica* للسواحل الجزائرية. ذلك لأن هاته الأكلات للمخلفات العضوية و التي تسمى عادة " خيار البحر " تنتمي إلى مركب أساسي من النظام البيئي المتوسطي الحاسم والذي يسمى " روطة *Posidonia oceanica* " .

إن هذه الدراسة حول التكاثر الجنسي للهولوثورنيانز الـ *Aspidochirotid* تعتبر جزء من مشروع بحث أوسع والذي يهدف إلى تعميق فهمنا لبعض جوانب بيولوجيا و ايكولوجية هذه الحيوانات باعتبارها جزءا أساسيا لعمل النظام البيئي *Posidonia oceanica*

من الأنواع الخمسة للـ *Aspidochirotid* الجزائرية المرافقة لوجود المراعي البحرية العشبية, لم يتم أخذ عينات وافية إلا لثلاثة أنواع منها: *Holothuria (H.) tubulosa* (1823) ، *Holothuria (P.) sanctori* DELLE CHIAJE (1823) و *Holothuria (R.) poli* (1823) DELLECHIAJE. فيما يخص النوعان الأخران *Holothuria (H.) stellati* و *Holothuria (P.) forskali* كان وجودها أندر بكثير في مواقع أخذ العينات.

لتلبية احتياجات هذه الدراسة، وأخذت العينات من موقعين كلاهما يقع في وسط الشريط الساحلي الجزائري . الموقع الأول، بعيد نسبيا عن المناطق الحضارية المنتجة لضغط بيئي، ويقع في " بيرار " التابع لولاية تيبازة. ويقع المكان الثاني في " لا بيروز " (بالجزائر)، و يتميز بتأثير محوران رئيسيان لتدفق النفايات الحضرية السائلة هما: واد "الحراش" وواد "الحاميز". من خلال هذا المنهج، كان من الممكن إجراء تحليل مقارنة للأثار المعلمات الايكولوجية والبيئية على عملية نضج الأمشاج وعلى الحالة البدنية لهذه الكائنات البدائية. ومن تم، تمت مقارنة مؤشر حالة LECREN " Kn " و مؤشر العلاقة الغذائية-الجسدية " RGS " بالاستناد إلى اثنين من المحللات؛ الجنس و موقع أخذ العينات.

بعدها تم اختبار الفروق الملحوظة إحصائيا لتحديد نسبتها) *Kruskal-Wallis non-parametric test* و *parametric test of WELCH*.

النتائج أظهرت وجود ميل للأنواع الثلاثة المدروسة، نحو زيادة نسبية للوزن الفردي في العينات التي تم جمعها من منطقة Lapérouse. كان متوسط الفروق النسبية من حيث الكتلة الحيوية أعلى بحوالي 40٪ لـ *Holothuria (P.) sanctori* ، 26 ٪ لـ *Holothuria (H.) tubulosa* و 54 ٪ لـ *Holothuria (R.) poli* .

بخصوص *Holothuria (P.) sanctori* الذي كان أفضل الأنواع المدروسة (باعتباره الأكثر تمثيلا في العينات) ، التحاليل للمؤشرات الشهرية للحالة البدنية Kn كشفت عدم وجود فروق ذات دلالة إحصائية بين الذكران والإناث، باستثناء الفترة الربيعية أين أظهرت الإناث مؤشر Kn أقل نسبيا.

دراسة تطور المعدل الشهري لمؤشرات RGS سمح لنا من استخراج المراحل الرئيسية لنمو الغدد التناسلية لهذه الأنواع الثلاثة . مرحلة النضج بدنت في الشتاء وانتهت في موسم الصيف ، تلتها مرحلة التبويض التي وقعت في الفترة التي عرفت فيها مياه البحر أعلى درجات الحرارة (أواخر أغسطس إلى أوائل سبتمبر) ثم جاءت مرحلة الراحة بعدها مباشرة مع بداية انخفاض درجة حرارة المياه.

وأظهرت النتائج التي تم الحصول عليها من خلال التحاليل المجهرية لهياكل الغدد التناسلية، اختلاف في السلوك الإنجابي لـ *Holothuria (P.) sanctori* وفقا لعامل "الموقع " . فيما يخص عينات موقع بيرار ، التحاليل لهياكل المبيض تشير لحدوث مرحلتان تبويض خلال العام 2011. وقع التفريخ الأول في مايو و كان جزئيا مع إصدار جزئي للبيض، تلاه تبويض ثاني في أواخر أغسطس إلى أوائل سبتمبر الذي شهد إفراز جميع منتجات المبيض. من جانب آخر، لم تعرف إناث أهالي Lapérouse إلا طلقة واحدة، سبقتها مرحلة نضج جاءت متأخرة.

كذلك أظهرت النتائج المتحصل عليها أن مرحلة نضج المبيض لـ *Holothuria (P.) sanctori* المأخوذة بموقع Lapérouse كانت أطول نسبيا مما حصل لتظيراتها القاطنة ببيرار .

فيما يخص النوع *Holothuria (P.) forskali*، أظهرت تحاليل العينات القليلة التي جمعناها خلال شهري مارس وأبريل 2011، أن الغدد التناسلية كانت في مرحلة تبويض أو في مرحلة متقدمة النضج. هذا ما سمح لنا من توقيت مرحلة التبويض للنوع *Holothuria (P.) forskali* في الفترة نفسها و بالتالي يتأكد ميل هذا النوع من خيار البحر للمياه الباردة كما أثبت ذلك لأهالي المحيط الشرق الأطلسي.

وفي النهاية، يبدو واضحا من خلال النتائج المتحصل عليها من خلال هذه الدراسة أن التكاثر الجنسي لهذه الأنواع الثلاثة ذات الجنس المنفرد، يتبع عموما نفس النمط الذي سبق وصفه لغالبية خيارات البحر الـ *Aspidochirotid* التي تحتل المناطق المعتدلة . كما أظهرت هذه الحيوانات قدرتها على التكيف مع الظروف البيئية والاستفادة من مقامها كآكلات للمواد العضوية الميتة العلقة والانتفاع مما يطرحه على الشاطئ المتدفقات الحضرية.

كلمات البحث: خيار البحر، *Aspidochirots*، الاستنساخ، النسبة الغذائية-الجسدية ، علم الأنسجة ، مؤشر الحالة الصحية والتلوث.

LISTE DES FIGURES

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Pays bordant la mer Méditerranée.	5
Figure 2. Circulation générale de surface dans la mer Méditerranée.....	7
Figure 3. Bassins et sous bassins de la mer Méditerranée	7
Figure 4. Les fronts de la mer Méditerranée.	8
Figure 5. Répartition de la valeur des bénéfiques par pays	10
Figure 6. Représentation schématique des relations trophiques dans un herbier à <i>Posidonia oceanica</i> . (d'après MAZZELLA et al., 1986 in BOUDOURESQUE et al. (1994)).	13
Figure 7. Modèle simplifié du fonctionnement de l'écosystème à <i>Posidonia oceanica</i> . [D'après MAZZELLA et al. (1986 in BOUDOURESQUE et al. (1994)]	13
Figure 8. Diagramme représentant les interactions entre les principales variables d'état écologiques du modèle dynamique de la production.	14
Figure 9. Phylogramme des cinq classes d'échinodermes, d'après Smith (1988a in PAWSON (2007). ...	20
Figure 10. Classification des holothuries [d'après CANNON et SILVER, 1986 in PRESTON (1993)]..	22
Figure 11. Schéma de l'organisation interne d' <i>Holothuria tubulosa</i> :	28
Figure 12. Arbre Provisoire de l'évolution hypothétique des sous-genres de <i>Holothuria</i> , d'après ROWE (1969).....	29
Figure 13. Esquisse d'individus en division ou récemment divisée [d'après CROZIER (1917)].	32
Figure 14. Modèle d'UTHICKE (2001) pour les facteurs influant la reproduction asexuée chez les Holothuries.	35
Figure 15. Photographies des différents stades de développement d'une holothurie <i>Aspidochirote</i> <i>Holothuria scabra</i> (Jaeger, 1833).....	41
Figure 16. Vue aérienne de la côte centre montrant la localisation des deux sites de prélèvement.	47
Figure 17. Carte des pressions naturelles et anthropiques autour du site d'échantillonnage de Bérard (baie de Bousmail). [Adaptée de (BACHARI-HOUMA, 2009)].....	48
Figure 18. Évolution de l'urbanisation dans l'Algérois au détriment des terres agricoles entre 1987 et 1997 [source : M.E.A.T. (2005)]	49
Figure 19. Collecte des échantillons biologiques.	51
Figure 20. Traitement et dissection des échantillons biologiques d'holothuries.	53
Figure 21. Équipement de laboratoire du Centre National de Recherche et de Développement de la Pêche et de l'Aquaculture (CNRDPA-Boussmail) ayant servi à l'étude histologique.....	70
Figure 22. Graphiques des couples de données ($\ln L_T$, $\ln W_e$) et courbes de tendance de <i>H. (P.) sanctori</i> en fonction du sexe.....	82
Figure 23. Graphiques des couples de données ($\ln L_T, \ln W_e$) avec les courbes de tendance de <i>H. (H.)</i> <i>tubulosa</i> en fonction du sexe	87
Figure 24. Graphiques des couples de données ($\ln L_T, \ln W_e$) avec courbes de tendance de <i>H. (R.) poli</i> en fonction du sexe.....	90
Figure 25. Evolution mensuelle de l'indice de Le Cren "Kn" chez les mâles de <i>H. (P.) sanctori</i> au niveau des deux sites d'études.	94
Figure 26. Evolution mensuelle de l'indice de Le Cren "Kn" chez les femelles de <i>H. (P.) sanctori</i> au niveau des deux sites d'études.....	95
Figure 27. Evolution mensuelle de l'indice de Le Cren "Kn" de <i>H. (H.) tubulosa</i> au niveau des deux sites d'études (sexes confondus).	98
Figure 28. Evolution mensuelle de l'indice de Le Cren "Kn" de <i>H. (R.) poli</i> au niveau des deux sites d'études (sexes confondus).	101

Figure 29. Evolution mensuelle du Rapport gonado-somatique des <i>Holothuria (P.) sanctori</i> mâles échantillonnés au niveau des deux sites d'étude.	107
Figure 30. Evolution mensuelle du Rapport gonado-somatique des <i>Holothuria (P.) sanctori</i> femelles échantillonnées au niveau des deux sites d'étude.	108
Figure 31. Evolution mensuelle du Rapport gonado-somatique de <i>Holothuria (H.) tubulosa</i> échantillonnée au niveau des deux sites d'étude.	111
Figure 32. Evolution mensuelle du Rapport gonado-somatique d' <i>Holothuria (R.) poli</i> échantillonné au niveau des deux sites d'étude.	114
Figure 33. Evolution des stades de maturités sexuelles chez <i>H.(P.) sanctori</i> de la région de Bérard.	117
Figure 34. Evolution des stades de maturités sexuelles chez <i>H.(P.) sanctori</i> de la région de Lapérouse	118
Figure 35. Evolution des stades de maturités sexuelles chez <i>H.(H.) tubulosa</i>	121
Figure 36. Evolution des stades de maturités sexuelles chez <i>H.(R.) poli</i> de la région de Bérard.	122
Figure 37. Evolution des stades de maturités sexuelles chez <i>H.(R.) poli</i> de la région de Bordj El Bahri (Lapérouse).	123
Figure 38. (a) section du tubule ovarien en phase de maturation chez <i>H. (P.) sanctori</i> (STADE II) [x100]. (b) zoom sur une partie de la paroi ovarienne de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de maturation [x400].	128
Figure 39. (a) section du tubule ovarien en phase de maturation chez <i>H. (P.) sanctori</i> (STADE II) [x100]. (b) zoom sur une partie de la paroi ovarienne de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de maturation [x400].	128
Figure 40. (a) section du tubule mâle en phase de maturation chez <i>H. (P.) sanctori</i> (STADE II) [x100]. (b) zoom sur une partie de la paroi testiculaire de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de maturation [x400]	129
Figure 41. (a) section du tubule ovarien en phase de maturation avancée chez <i>H. (P.) sanctori</i> (STADE III) [x100] (b) zoom sur une partie de la paroi ovarienne de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de maturation avancée [x400].	134
Figure 42. (a) section du tubule mâle en phase de maturation avancée chez <i>H. (P.) sanctori</i> (STADE III) [x100]. (b) zoom sur une partie de la paroi testiculaire de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de maturation avancée [x400].	131
Figure 43. Coupe longitudinale du tubule ovarien de <i>H. (P.) sanctori</i> en stade Mature (STADE IV) [x100]	132
Figure 44. (a) section du tubule mâle en stade mature chez <i>H. (P.) sanctori</i> (STADE IV) [x100]. (b) zoom sur une partie de la paroi testiculaire de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de maturation [x400]...	133
Figure 45. (a) section du tubule ovarien de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de ponte (STADE V) [x100]. (b) zoom sur une partie de la paroi ovarienne de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de ponte [x400].....	134
Figure 46. Section longitudinale du tubule mâle de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de ponte (STADE IV). [x100]	135
Figure 47. (a) section du tubule ovarien de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase post-ponte (STADE VI) [x100] (b) zoom sur une partie de la paroi ovarienne de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase post-ponte [x400].....	136
Figure 48. (a) section du tubule mâle en phase de post-ponte chez <i>H. (P.) sanctori</i> (STADE VI) [x100] (b) zoom sur une partie de la paroi testiculaire de <i>H. (P.) sanctori</i> en phase de post-ponte [x400]	137

LISTE DES TABLEAUX

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Critères de détermination des sous-genre du taxon <i>Holothuria</i> basée sur la forme des spicules [d'après ROWE (1969)]	30
Tableau 2. Temps d'apparition des différents stades de développement larvaire chez deux sous espèces de <i>H. scraba</i>	41
Tableau 3. Effectifs des échantillons d'holothuries utilisées pour l'étude histologique	65
Tableau 4. Exemples d'études sur la reproduction d'espèces marines où la coloration topographique a été utilisée.	68
Tableau 5. Effectifs des échantillons d'holothuries concernés par l'étude biométrique.....	78
Tableau 6. Effectifs des échantillons mensuels par espèces d'holothuries.	78
Tableau 7. Résultats de l'analyse comparative des coefficients d'allométrie chez les trois espèces <i>H.(P.) sanctori</i> , <i>H.(H.) tubulosa</i> et <i>H.(R.) poli</i>	80
Tableau 8. Résultats de l'analyse de covariance par site d'échantillonnage de <i>H. (P.) sanctori</i>	83
Tableau 9. Résultats de l'analyse de covariance par sexe de <i>H. (P.) sanctori</i>	84
Tableau 10. Ordonnée à l'origine, intervalle de confiance à 95% et égalité à la valeur théorique 0 pour <i>H.(P.) sanctori</i>	85
Tableau 11. Résultats de l'analyse de covariance par site d'échantillonnage de <i>H. (H.) tubulosa</i>	86
Tableau 12. Résultats de l'analyse de la covariance de la taille LT de <i>H.(H.) tubulosa</i> par sexe.....	88
Tableau 13. L'ordonnée à l'origine de la droite de régression, l'intervalle de confiance à 95% et test d'égalité à la valeur théorique 0 pour <i>H.(H.) tubulosa</i>	89
Tableau 14. Résultats de l'analyse de covariance de la taille LT d' <i>H.(R.)poli</i> par site d'échantillonnage	91
Tableau 15. L'ordonnée à l'origine de la droite de régression, l'intervalle de confiance à 95% et test d'égalité à la valeur théorique 0 pour <i>H.(R.) poli</i>	91
Tableau 16. Résultats de l'analyse de la covariance par sexe d'échantillonnage de <i>H. (R.) poli</i>	92
Tableau 17. L'ordonnée à l'origine de la droite de régression, l'intervalle de confiance à 95% et test d'égalité à la valeur théorique 0.....	92
Tableau 18. Résultats des tests de normalité réalisé sur l'indice de condition de Le Cren Kn de <i>H.(P.) sanctori</i>	96
Tableau 19. Résultats des tests de comparaison de variance de l'indice Kn chez les échantillons de <i>H. (P.) sanctori</i> regroupés par site d'échantillonnage et par sexe (Test de Kruskal-Wallis).....	96
Tableau 20. Tests de normalité réalisés sur l'indice de condition de Le Cren Kn pour <i>H. (H.) tubulosa</i>	97
Tableau 21. Test d'égalité des variances des échantillons des deux sites.	99

Tableau 22. Résultats du test de comparaison des moyennes (test de WELCH) des échantillons de <i>H. (H.) tubulosa</i> des deux sites d'étude.	99
Tableau 23. Tests de normalité réalisés sur l'indice de condition Kn de Le Cren pour l'espèce <i>H. (R.) poli</i>	100
Tableau 24. Résultats des tests de comparaison de variance de l'indice Kn de <i>H. (R.) poli</i> par site d'échantillonnage et par sexe (Test de Kruskal-Wallis).	102
Tableau 25. Résultats de l'étude de MEZALI (2008) :	103
Tableau 26. Tests de Conformité à la loi normale pour les RGS de <i>H. (P.) sanctori</i>	106
Tableau 27. Résultats des tests de comparaison de variance du RGS de <i>H. (P.) sanctori</i> par site d'échantillonnage et par sexe (Test de Kruskal-Wallis).	109
Tableau 28. Tests de Conformité à la loi normale pour les RGS de <i>H. (R.) poli</i>	113
Tableau 29. Résultats des tests de comparaison de variance du RGS de <i>H. (R.) poli</i> par site d'échantillonnage (Test de Kruskal-Wallis).	113
Tableau 30. Dénombrement des gonades selon leur stade de maturités chez les trois espèces d'holothuries étudiées.	113

SOMMAIRE

SOMMAIRE

RESUME	IV
LISTE DES FIGURES	XI
LISTE DES TABLEAUX.....	XIV
SOMMAIRE	XVII
INTRODUCTION	1
I. Généralités sur les espèces et le milieu.....	5
I.1 La méditerranée.....	5
I.1.1 Informations géographiques d'ordre générale sur la mer Méditerranée.....	5
I.1.2 Caractéristiques physique et climatiques du Bassin méditerranéen	6
I.2 Les écosystèmes côtiers en méditerranée et leur importance socio-économique	9
I.2.1 L'écosystème à <i>Posidonia oceanica</i>	10
I.2.2 Fonctionnement de l'écosystème à <i>Posidonia oceanica</i>	12
I.3 Les Echinodermes : Compartiment important de l'écosystème à <i>Posidonia oceanica</i>	15
I.3.1 Origine	15
I.3.2 Le plan d'organisation corporelle des échinodermes.....	17
I.3.3 Classification des Holothuroidea	19
I.4 Ordre des Aspidochirotes GRUBE (1840).....	25
I.5 Famille des Holothuriidea Ludwig (1894)	25
I.6 Le genre <i>Holothuria</i>	26
I.7 Les modes de reproduction chez les Holothuroidea.....	31
I.7.1 La reproduction asexuée	31
I.7.2 La reproduction sexuée chez les holothuries :.....	36
I.7.3 Le système reproducteur et développement larvaire chez les holothuries.....	40
II. Matériel et méthodes.....	43
II.1 Choix et localisation des sites de prélèvement	43
II.2 Caractéristiques des deux sites d'échantillonnage.....	44
II.2.1 Le site de Lapérouse :	44
II.2.2 Le site de Bérard (Ain Taggourait) :.....	45
II.3 Méthode de collecte du matériel biologique et des paramètres du milieu.....	50
II.4 Mensurations et prélèvements des tissus biologiques	52

II.5	Méthodologie de l'étude de la reproduction des holothuries.....	54
II.5.1	Le sex-ratio	56
II.5.2	Étude du rapport gonado-somatique RGS	58
II.5.3	Etude de la croissance et de l'indice de condition	60
II.5.4	Etude histologique des gonades :.....	65
III.	Résultats et discussions.....	77
III.1	Etude biométrique.....	79
III.1.1	Etude comparative de la relation allométrique $W_e \sim L_T$	79
III.1.2	Etude de l'indice de condition de Le Cren	93
III.1.3	Discussion.....	102
III.2	Etude de la reproduction.....	105
III.2.1	Rapport Gonado Somatique RGS.....	105
III.2.2	Etude du cycle de reproduction des holothuries étudiées.....	115
III.2.3	Description microscopique des différentes phases de maturations des gonades observée chez les trois espèces.....	124
III.2.4	Discussion.....	138
IV.	Conclusion générale.....	141
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :.....	145

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Bien qu'étant membres du phylum des Echinodermes, les holothuries diffèrent considérablement de leurs proches cousins les oursins, étoiles de mer, ophiures et lis de la mer. Une symétrie bilatérale secondaire, un squelette considérablement réduit (de simples osselets microscopiques appelés spicules) donne au corps la forme molle et déformable que l'on connaît chez de nombreux membres du groupe.

Communément appelées « concombres de mer », les Holothuries sont une composante commune de la faune des invertébrés marins benthiques.

En méditerranée, les holothuries de l'ordre des Aspidochirotés (un des six ordres de la classe des HOLOTHUROIDAE) forment une composante clé de l'écosystème à *Posidonia oceanica*. Cet écosystème ingénieur est considéré par l'ensemble de la communauté scientifique, comme un des écosystèmes les plus importants voire l'écosystème-pivot de l'ensemble des espaces littoraux méditerranéen.

Or, l'intense pression écologique exercée par l'homme sur les espaces littoraux (car aisément accessibles) a fait qu'une grande partie des petits fonds littoraux sont irrémédiablement déstabilisés si ce n'est détruit. En somme, la présence de l'homme moderne à proximité fait peser une menace sérieuse sur ce patrimoine millénaire et endémique de notre mer « la méditerranée ».

Au sein de cet écosystème ingénieur appelé « herbier à *Posidonia oceanica* », les holothuries doivent leur place à l'importance de leur contribution en tant que recycleurs de la matière organique. Cette **voie des détritivores** est en effet la principale voie de transfert de la production foliaire primaire dans l'écosystème à *Posidonia oceanica*. Ces animaux contribuent ainsi au recyclage de grandes quantités de matières organiques qui auraient été sinon à jamais piégées dans le sédiment (production secondaire).

Economiquement, les holothuries occupent également une place non négligeable, depuis que des facteurs économiques récents ont remis au goût du jour ces animaux autrefois honnies et délaissés.

En effet, certaines espèces de concombres de mer (en particulier ceux de l'ordre des Aspidochirotés) revêtaient autrefois une importance sociale en tant qu'aliment de base pour de nombreuses communautés de l'Asie du Sud Est. Localement, ces animaux sont connus sous la dénomination de « Bêche-de-mer » ou « Trévang », nom donné aux concombres de mer séché ou fumé pour la consommation humaine. Or, depuis quelques décennies, la croissance économique à deux chiffres et l'amélioration du niveau de vie moyen des populations de cette partie du monde ont contribué à faire grimper en flèche les cours de la bêche-de-mer sur le marché international. Leur exploitation étant devenue tellement lucrative qu'une récente étude sur les tendances mondiales des débarquements de « Bêche-de-mer » et

de «Trévang» a vite tirée la sonnette d'alarme sur le péril qu'encourent les stocks naturels mondiaux.

Les résultats de l'étude font ressortir que même si les pêcheries traditionnelles de concombres de mer ont survécus à plusieurs siècles d'exploitation humaine, l'évolution des captures de la plupart d'entre elles montre un boom d'expansion rapide à partir des années 1950, suivit d'une baisse presque aussi immédiate. Les nouvelles pêcheries grandissaient cinq à six fois plus vite en 1990 comparait à ce qui était le cas durant les années 60s, et à une distance croissante à partir de l'Asie.

Les évaluations des stocks régionaux de concombres de mer ont révélé que le déclin des populations par surpêche est survenu dans 81% des pêcheries exploitées et la taille moyenne des individus récoltés a diminué dans 35% des cas. Selon l'étude, les pêcheurs ont été obligés de se déplacés du proche côtiers vers le large dans 51% des pêcheries et des espèces à haute valeur marchande vers les espèces à faible valeur dans 76 % des cas. Enfin, l'étude révèle que 38% des pêcheries de concombres de mer restent non réglementées.

Or, ayant pris une telle valeur commerciale, il est fort à parier que cette frénésie autour de l'exploitation des concombres de mer touche assez vite nos stocks nationaux encore vierges (la nature n'aimant pas le vide).

En méditerranée, les concombres de mer restent globalement inexploités, excepter dans sa partie orientale (en Turquie) où une pêcherie existe depuis quelques années déjà exploitant les espèces *H. tubulosa*, *H. sanctori*, *H. poli* et *H. mammata*. L'autre cas connu est l'Espagne, où l'holothurie *Stichopus regalis* (STICHOPODIDAE) est considérée comme un mets délicat faisant partie des traditions culinaires locales. Pour le reste des stocks méditerranéens, on ne connaît à ce jour aucune exploitation à l'échelle industrielle.

Cependant, la globalisation du commerce mondial ajouté à l'accroissement exponentiel du marché de la Bêche-de-mer, rendent urgente toute étude visant à mieux cerner le rôle écologique occupé par les holothuries dans l'équilibre de nos écosystèmes littoraux méditerranéens, avant que ne soit autorisée l'exploitation des stocks sauvages.

De nombreuses études sont venues apportées leurs contribution à la connaissance des holothuries en général. Beaucoup d'entre elles se sont intéressé aux aspects phylogénétiques en raison de l'attrait qu'exerce le groupe des Aspidochirotes sur les systématiciens, porter en cela par les travaux de KOEHLER (1921) et ROWE (1969) et la revue générale de (KERR et KIM, 1999; KERR, 2000; KERR et KIM, 2001). Sur ce sujet, le travail effectué par MEZALI (2008) sur la systématiques des espèces Algériennes constitue une référence.

Les études traitant des espèces méditerranéennes ont le plus souvent traité des aspects de leur biologie, de biométrie, de la nutrition ainsi que d'estimation de biomasse. Dans la pluparts des cas, les holothuries ont été étudiées comme un sous-ensemble de l'écosystème à *Posidonia oceanica*. Les auteurs ayant mené ces recherches visaient principalement l'estimations de paramètres trophiques des modèles écologiques (FRANCOUR, 1990; BOUDOURESQUE *et al.*, 1994; FRANCOUR, 1997).

De nos jours, l'attention des chercheurs se focalise d'avantage sur le potentiel qu'offrent certaines molécules découvertes chez les concombres de mer. Ces molécules, essentiellement des saponines, offrent des débouchés certains dans le marché des médicaments anti-inflammatoires et anti-parasitiques. De nombreuses recherches sont entreprises sur la composition et propriétés des molécules extraites de ces animaux, profitant des dernières avancées technologiques dans le domaine des méthodes d'analyses pharmaceutiques.

Au contraire, sur la biologie de la reproduction des espèces méditerranéennes la littérature se montre avare. Les quelques auteurs ayant traité de ces aspects ce limitèrent aux observations macroscopiques ; essentiellement les indices gonadiques (OCAÑA et TOCINO, 2005; KAZANIDIS *et al.*, 2010b) ou alors se contentent d'observer le déroulement de la ponte en milieu naturel.

Une étude réalisée par DESPALATOVIC *et al.* (2004) sur une population d' *Holothuria (H) tubulosa* de l'Adriatique s'est penchée sur le déroulement de la reproduction chez l'espèce à l'échelle microscopique. Néanmoins, l'étude s'est limitée à l'observation de l'aspect extérieur des ovocytes.

L'étude présente vise donc à apporter une contribution aux efforts déjà consentis, visant à améliorer nos connaissances sur le déroulement de la reproduction sexuée des holothuries Aspidochirotes inféodées à l'herbier de posidonie. L'intérêt de ce modeste travail est qu'il jumelle à la fois l'approche macroscopique et microscopique afin d'analyser le comportement reproducteur des cinq espèces étudiées; *Holothuria (Holothuria) tubulosa* GMELIN (1790), *Holothuria (Holothuria) stellati* DELLE CHIAJE (1823) *Holothuria (Platyperona) sanctori* DELLE CHIAJE (1823), *Holothuria (Roweothuria) poli* DELLE CHIAJE (1823) et *Holothuria (Panningothuria) forskali* ROWE (1969).

De plus, il apporte des éléments nouveaux concernant les réactions adaptatives des espèces méditerranéennes vis-à-vis de l'influence des perturbations trophiques induites par les rejets urbains là où la production secondaire est très élevée.

GENERALITES SUR LES ESPECES ET LE MILIEU

I. GENERALITES SUR LES ESPECES ET LE MILIEU

I.1 La méditerranée

I.1.1 Informations géographiques d'ordre générale sur la mer Méditerranée

La Méditerranée est une mer semi-fermée qui renferme un vaste ensemble d'écosystèmes marins et littoraux. Ces derniers présentent des caractères riches et variés. Pas moins de vingt et un pays, à la fois de l'Afrique du nord, de l'Europe et du Moyen Orient, bordent le pourtour de la méditerranée (Figure 1).

La Méditerranée est connectée à l'océan Atlantique via le détroit de Gibraltar et à la mer Noire par l'intermédiaire des détroits du Bosphore (à Istanbul) et des Dardanelles (à Çanakkale) et de la mer de Marmara.

De manière générale, la Méditerranée est caractérisée par des plateaux continentaux de faible étendue, des littoraux relativement étroits et des bassins versants de petite dimension (exception faite de quelques grands bassins hydrographiques dans la partie méridionale).

La mer Méditerranée atteint des profondeurs maximales de plus de 4000 mètres alors que le canal de Sicile est profond quant à lui de 400 mètres. Il constitue la frontière conventionnelle entre les parties occidentale et orientale du Bassin.

La mer Méditerranée est dite oligotrophe, donc pauvre en éléments nutritifs. La production primaire et les biomasses de phyto-planctoniques y sont faibles. Ces caractéristiques contribuent à la transparence de ses eaux et à la forte pénétration des rayons lumineux.

Néanmoins, des zones de forte productivité primaire existent, soit du fait de l'existence de systèmes atmosphériques frontaux ou pour cause de remontées d'eau ou bien alors du fait d'apports d'éléments nutritifs en provenance des bassins hydrographiques périphériques.



Figure 1. Pays bordant la mer Méditerranée.

(PNUE/PAM – CAR/PB, 2009)

I.1.2 Caractéristiques physiques et climatiques du Bassin méditerranéen

Du point de vue climatique, la Méditerranée se caractérise par des températures chaudes, des précipitations surtout hivernales, des étés secs et une profusion de microclimats. L'existence de ces microclimats est liée à des particularités environnementales locales (LUDWIG *et al.*, 2003).

Les températures atmosphériques annuelles moyennes suivent un gradient prononcé du nord au sud, auquel se surimposent localement les effets orographiques (liés aux reliefs montagneux).

Les précipitations annuelles moyennes présentent un gradient général décroissant du nord au sud. Le fort contraste observé entre les quantités de précipitations hivernales et estivales est la caractéristique majeure du climat méditerranéen. Ce contraste augmente du nord au sud et de l'ouest vers l'est (LUDWIG *et al.*, 2003).

Une autre caractéristique de ce climat est qu'il est constitué d'une succession de périodes sèches et de crues qui peuvent affecter les taux de salinité au niveau local (LUDWIG *et al.*, 2003). Ces variations temporelles de précipitations d'une année sur l'autre et au cours d'une même année, sont le résultat de fluctuations d'origine naturelle associées au phénomène de l'oscillation nord-atlantique.

Dès lors, la Méditerranée est dite un bassin de « concentration et d'évaporation » car soumise à un climat aride associé à de faibles précipitations.

L'évaporation intense au niveau du bassin méditerranéen induit un déficit net d'eau douce qui est compensé par l'entrée d'eau d'origine atlantique au niveau du détroit de Gibraltar. Ce phénomène est l'un des principaux moteurs de la circulation thermohaline en Méditerranée. Les échanges de masses d'eau de densités différentes aux niveaux des deux détroits sont en effet à l'origine de la circulation générale dans le bassin méditerranéen occidental, telle que décrite par MILLOT (1999).

I.1.2.1 La circulation générale dans le bassin Méditerranéen

La grande cellule de circulation thermohaline, parcourant l'ensemble du Bassin, se forme principalement sous les effets conjugués du déficit hydrologique de la Méditerranée et des flux de chaleur que rééquilibrent les échanges avec l'Atlantique (au travers du détroit de Gibraltar). Ces entrées d'eau océanique en surface entraînent la formation et la propagation d'eaux intermédiaires plus profondes qui régissent ces mouvements thermohalins. Parallèlement à la circulation principale, plusieurs particularités locales caractérisent la circulation méditerranéenne, notamment les fronts et les gyres. (Figure 2)

En effet, la circulation générale de surface en Méditerranée est relativement complexe de par la géométrie du bassin, divisé en plusieurs petites mers (mers d'Alboran, Adriatique, Tyrrhénienne, Ionienne, bassin algéro-provençal, bassin levantin, *etc.*) (Figure 3), mais aussi de par sa géomorphologie sous-marine très accidentée.

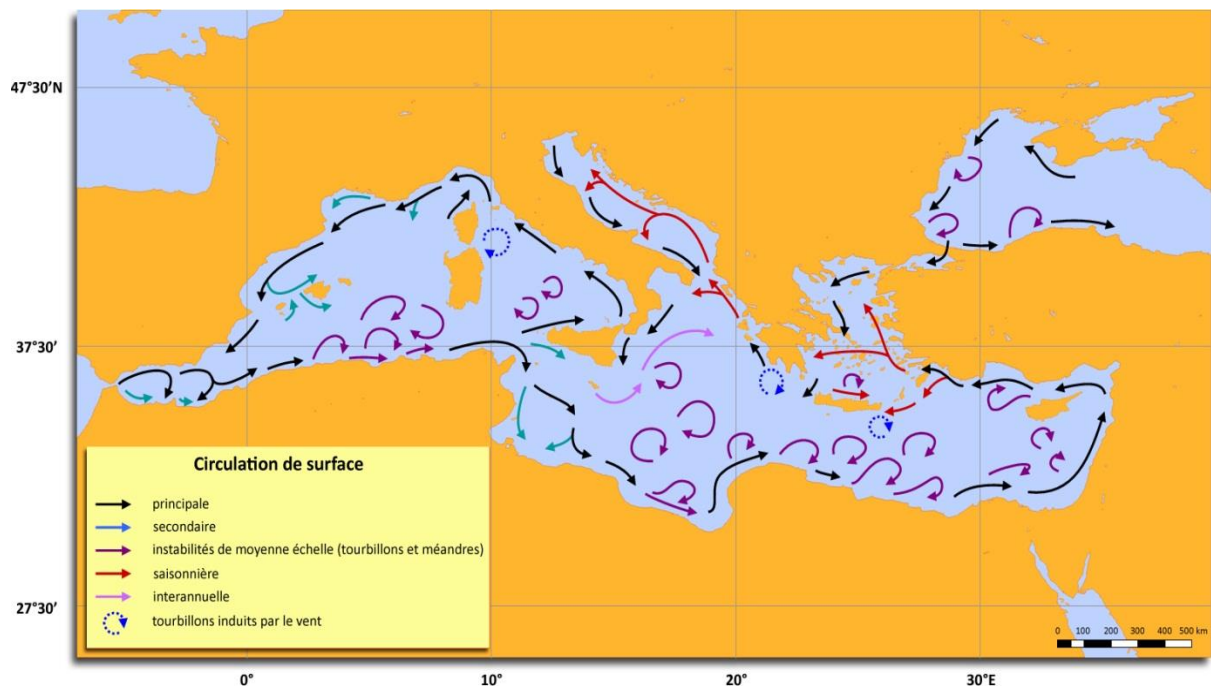


Figure 2. Circulation générale de surface dans la mer Méditerranée (d'après MILLOT et TAUPIER-LETAGE (2005)).

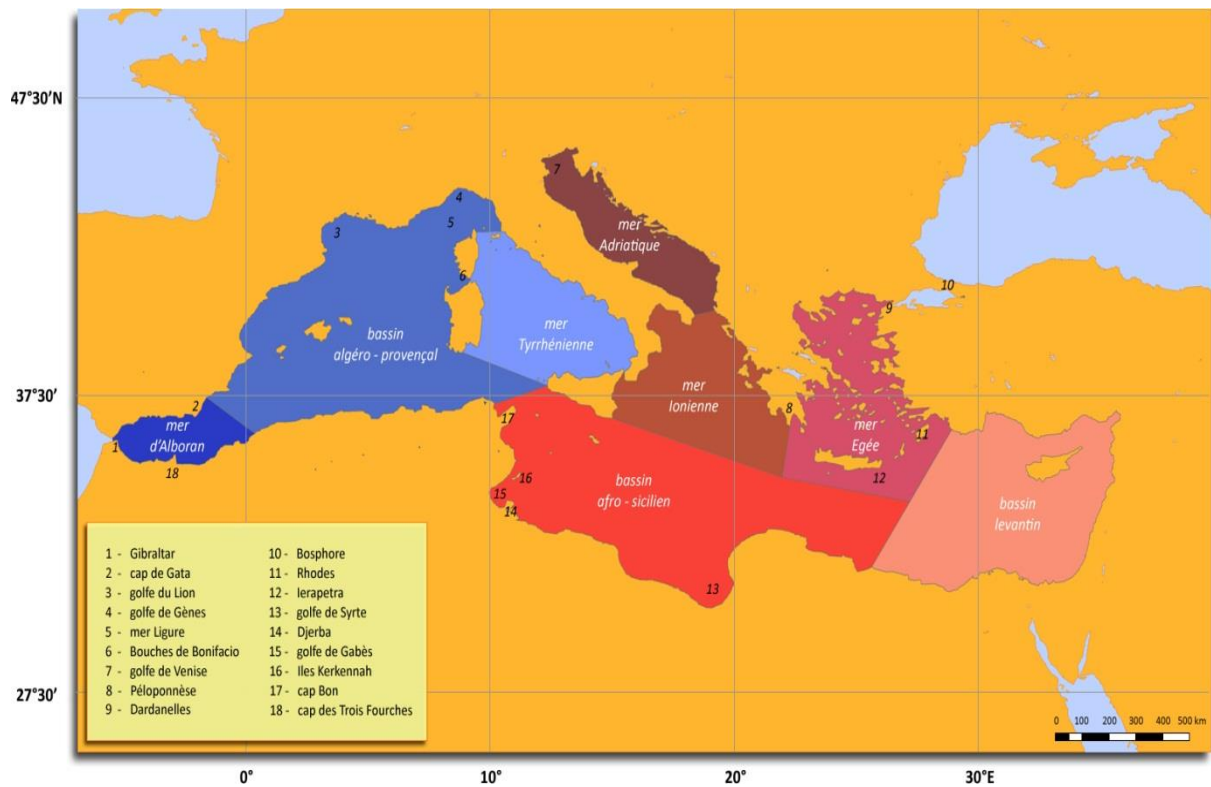


Figure 3. Bassins et sous bassins de la mer Méditerranée (d'après MILLOT et TAUPIER-LETAGE (2005)).

Plusieurs bassins d'effondrement profonds composent le bassin méditerranéen (ex. la fosse de Matapan dans la mer Ionienne, jusqu'à -5121m) séparés par des seuils élevés tels Gibraltar, le Bosphore et les Dardanelles. Ces derniers sont regroupés en deux principaux bassins: le bassin occidental et le bassin oriental. La frontière entre les deux pouvant être matérialisée par une ligne reliant la Tunisie à la Sicile et à la botte italienne. La mer Adriatique étant rattachée au bassin oriental.

L'eau atlantique est présente presque partout dans le bassin. Au niveau du détroit de Gibraltar le jet d'eau océanique provoque la formation de deux gyres anticycloniques dans la mer d'Alboran. Sous la contrainte de facteurs bathymétriques, ce courant principal bifurque autour de la Sardaigne en se scindant en deux courants différents : le premier s'engouffre dans la mer Tyrrhénienne et est à l'origine de la vaste circulation cyclonique de la partie méditerranéenne nord-occidentale ; l'autre traverse le canal de Sicile et pénètre dans la mer Ionienne.

L'eau provenant de la mer Tyrrhénienne provoque un ample mouvement cyclonique dans toute la Méditerranée occidentale. Le gyre central, situé entre les îles Baléares et la Sardaigne, constitue la zone de convection profonde (Figure 4).

Très schématiquement, la circulation de surface en Méditerranée suit une boucle anticyclonique. L'eau atlantique peu salée donc moins dense pénètre en surface par le détroit de Gibraltar. Au cours de son cheminement dans le bassin, elle est transformée en eau méditerranéenne plus dense qui ressort à son tour par Gibraltar, avec un temps de renouvellement qui en moyenne varie de 50 à 100 ans (MILLOT, 1999; MILLOT et TAUPIER-LETAGE, 2005; TAUPIER-LETAGE, 2008).

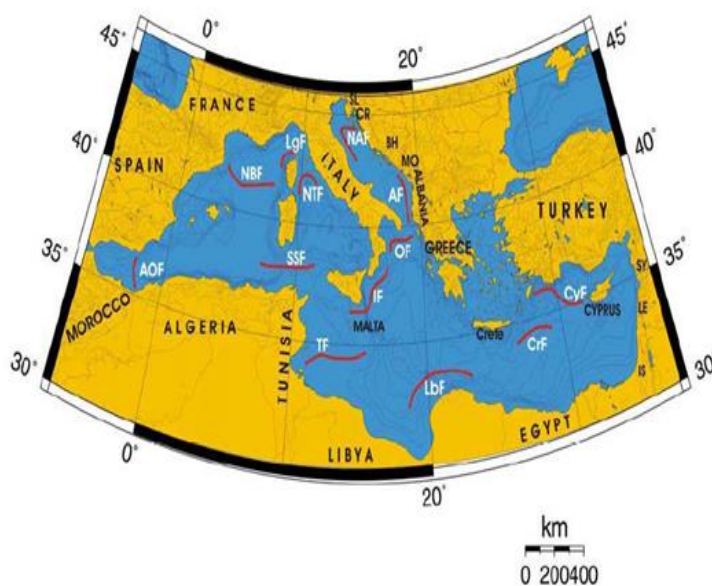


Figure 4. Les fronts de la mer Méditerranée.

(source : BELKIN et al., 2008, in SHERMAN et HEMPEL (2008)).

Pays : BH= Bosnie-Herzégovine, CR= Croatie, IS= Palestine, LE= Liban, MO= Monténégro, SL= Slovénie, SY= Syrie.

Les fronts :

CyF= front de Chypre,
LbF= front de Libye,
LgF= front Ligure,
NAF= front Nord Adriatique,
NBF= front Nord Baléares,
NTF= front Nord Tyrrhénien,
OF= front d'Otranto,
SSF= front Sardaigne -Sicile,
TF= front Tunisien.

I.2 Les écosystèmes côtiers en méditerranée et leur importance socio-économique

Les écosystèmes côtiers sont parmi les ensembles environnementaux les plus productifs de la planète. Ils approvisionnent non seulement les chaînes alimentaires marines et terrestres mais fournissent également des services essentiels à l'homme. Les communautés et industries côtières exploitant les ressources littorales de toutes sortes : pêche, bois d'œuvre, de chauffage et de construction, pétrole, gaz, sable et autres produits naturels non vivants et ressources génétiques. En outre, les hommes utilisent les territoires maritimes de manière accrue pour le transport de marchandises, l'établissement de domaines de sécurité, l'aquaculture, ainsi que la création de zones récréatives et même pour son habitation.

Les régions littorales offrent une grande diversité en matière d'opportunités d'emploi. Au jour d'aujourd'hui cet espace génère des revenus et agréments de vie supérieurs à ceux observés sur les continents. Les écosystèmes littoraux et marins de la Méditerranée offrent un ensemble complexe de services dont la valeur est clairement reconnue par les individus et les communautés installés au niveau de ses zones côtières. Ainsi qu'en témoignent l'explosion démographique le long du pourtour du bassin méditerranéen et l'exploitation croissante de ses ressources littorales.

Les écosystèmes méditerranéens côtiers alimentent de nombreuses pêches de capture en mer. Ces zones littorales servent également de points d'ancrage aux entreprises de mariculture (aquaculture marine) exploitant l'espace côtier comme milieu de production mais aussi les ressources biologiques sauvages pour leurs productions qui vont de l'huître au thon rouge. La consommation annuelle globale de fruits de mer *per capita* s'établit à 16 kilogrammes en moyenne et un tiers de ces produits provient de l'aquaculture (GARCIA, 2011).

Outre les biens marchands et les produits, les processus naturels et les caractéristiques paysagères propres aux zones littorales offrent des services écosystémiques qui contribuent grandement au bien-être des populations et présentent une valeur économique significative.

Pour MANGOS *et al.* (2010), la répartition de la valeur des bénéfices par pays (Figure 5) montre que 8 pays concentreraient environ 90 % de la valeur estimée des bénéfices provenant des ces écosystèmes marins méditerranéens : Italie, Espagne, Grèce, France, Turquie, Israël, Egypte et l'Algérie.

Enfin les écosystèmes marins méditerranéens contribuent grandement à la séquestration du carbone et à la régulation climatique. Le PNUE/PAM – CAR/PB a estimé la valeur annuelle de la séquestration du carbone dans les cinq écosystèmes marins étudiés à 2,219 milliards d'euros.

D'autres services éco-systémiques ont été chiffrées dans le cadre du même programme « *Plan Bleu* » et La somme annuelle des services analysés (produits de la pêche, récréation, régulation climatique, contrôle de l'érosion et traitement des déchets) a été évaluée en fourchette basse à plus de 26 milliards d'euros (MANGOS *et al.*, 2010).

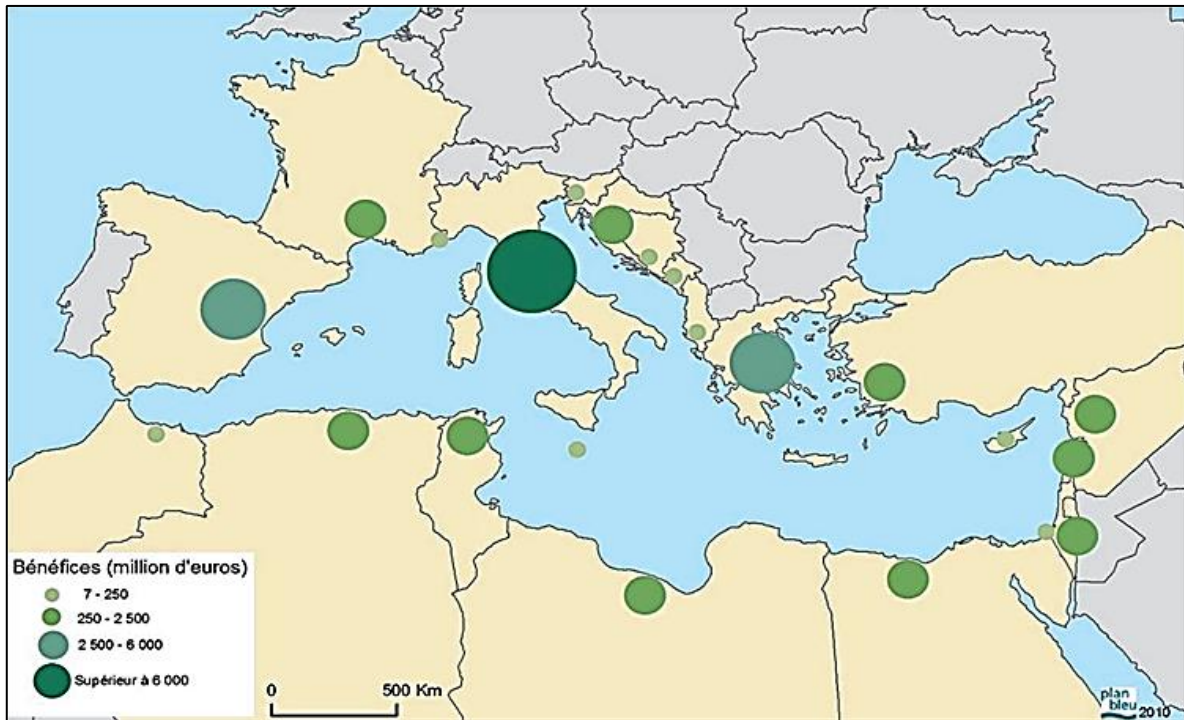


Figure 5. Répartition de la valeur des bénéfices par pays
[Source : Plan Bleu in MANGOS et al. (2010)]

I.2.1 L'écosystème à *Posidonia oceanica*

L'espèce *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile, communément appelée « Posidonie », est une phanérogame endémique stricte de la Méditerranée. Elle constitue des herbiers caractéristiques de son étage infralittoral.

En méditerranée, la macroflore marine est estimée à environ 1 000 espèces macroscopiques dont cinq sont des phanérogames marines (BOUDOURESQUE, 2004). Cette macroflore est généralement répartie dans les zones peu profondes qui représentent moins de 10 % de la surface de la Méditerranée.

En règle générale on trouve près du rivage, des bords de *Lithophyllum byssoides* (*L. Lichenoides*) suivit par les prairies de *Posidonia oceanica* à l'étage médiolittoral et enfin les forêts de Fucal (biocénoses avec *Cystoseira*) dans l'infralittoral. Le circalittoral est colonisé quant à lui par le coralligène.

Il existent d'autres habitats méditerranéens côtiers un peu moins répandus ; les plateformes de vermétides et les fonds durs concrétionnaires formés par *Neogoniolithon brassica-florida* (UNEP(DEPI)/MED, 2012).

Néanmoins, les prairies que forme l'espèce *Posidonia oceanica* sont considérées comme l'un des écosystèmes les plus importants de la Méditerranée. Elle forme ainsi que d'autres angiospermes marines des habitats précieux d'un point de vue écosystémique.

Au second rang arrive l'autre zostère marine de la méditerranée *Cymodocea nodosa* qui forme elle aussi des prairies vastes. Sans être strictement endémique de la Méditerranée, l'espèce vit aussi dans l'Atlantique. En méditerranée occidentale, on retrouve les principaux regroupements en Algérie et au Maroc (UNEP(DEPI)/MED, 2012).

En somme, quatre espèces de zostères marines (*ie.* angiospermes clonaux qui peuvent uniquement réaliser leur cycles de vie en mer) colonisent les fonds sableux de la Méditerranée occidentale : *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa*, *Zostera noltti* et parfois *Z. marina*.

Dans les eaux peu profondes, *P. oceanica* peut également pousser sur les fonds rocheux, tandis que *C. nodosa* et *Zostera* peuvent coloniser des sédiments vaseux.

Du fait de leurs besoins élevés en lumière, les zostères marines sont limitées à la zone infralittorale où l'éclairement correspond à au moins 11 % de l'irradiation en surface.

P. oceanica est la seule zostère marine endémique de la Méditerranée. Elle peuple les fonds s'étendant de 0 à -45 m. La profondeur maximale dépend de la transparence de l'eau ; la lumière étant un des facteurs les plus importants pour la répartition et la densité de *P. oceanica* (ELKALAY *et al.*, 2003).

C. nodosa pousse entre 0 et 30 m de profondeur environ, dans les zones ou endroits dépourvus de *P. oceanica*, mais elle peut cohabiter avec les espèces du genre *Zostera* (UNEP(DEPI)/MED, 2012).

P. oceanica et les herbiers qu'elle constitue sont devenus, au cours des dernières décennies, un objectif majeur de protection et de gestion du milieu marin en Méditerranée. En effet, les prairies de *Posidonia oceanica* se classent parmi les écosystèmes les plus menacés sur terre (DIAZ- ALMELA et DUARTE, 2008) alors que ce sont des écosystèmes des plus utiles et productifs pour la planète. Ils jouent un rôle écologique essentiel notamment dans la structuration des communautés vivantes car ils sont indispensables à la survie d'autres espèces qui leur sont associées.

Ces herbiers constituent à la fois des sites de frayères, de nourriceries, de source de nourriture et d'habitats permanents pour des milliers d'espèces. (BOUDOURESQUE et MEINESZ, 1982; PERGENT, 1987; FRANCOUR, 1990; PERGENT *et al.*, 1994; PERGENT *et al.*, 1995; PERGENT-MARTINI *et al.*, 2005; BOUDOURESQUE *et al.*, 2006; IFREMER, 2007; MEZALI, 2008).

De plus, ces formations sont essentielles au stockage du carbone atmosphérique et à l'oxygénation du sédiment. Elles sont également une barrière physique qui contribue à atténuer l'énergie cinétique des particules, qui se déposent alors plus rapidement ce qui contribue à améliorer la clarté de l'eau. En tant que récif barrière, ces herbiers réduisent l'hydrodynamisme côtier et protégeant ainsi les côtes de l'érosion (BOUDOURESQUE *et al.*, 2006).

Malheureusement, l'état des herbiers à *P. oceanica* de la Méditerranée suit la tendance globale que connaissent les herbiers de par le monde qui vont vers un déclin certain. Bien qu'il puisse y avoir une origine naturelle à ce constat, les activités humaines en sont souvent la cause.

De par leur répartition géographique (petits fonds), les herbiers sont directement soumis aux conséquences des activités de l'homme. Ces pressions anthropiques sont nombreuses et impactent gravement la structuration et le fonctionnement de ces écosystèmes, directement ou indirectement, au travers de modifications environnementales et notamment des conditions de lumière, des teneurs en nutriments et de la dynamique sédimentaire (BOUDOURESQUE *et al.*, 2006).

I.2.2 Fonctionnement de l'écosystème à *Posidonia oceanica*

Plusieurs auteurs ont traité du fonctionnement de ce remarquable ensemble qu'est l'herbier à Posidonie (BOUDOURESQUE et MEINESZ, 1982; FRANCOUR, 1990; BOUDOURESQUE *et al.*, 1994; PERGENT *et al.*, 1994; SEMROUD, 1996; ELKALAY *et al.*, 2003; BOUDOURESQUE *et al.*, 2006). Les connaissances actuelles sur le fonctionnement de cet écosystème peuvent être résumées, selon BOUDOURESQUE *et al.* (1994) par un modèle simplifié dans lequel seuls les inter-acteurs forts et les flux majeurs sont représentés (Figure 6).

Selon ce modèle décrit par MAZZELLA *et al.* (1986 *in* BOUDOURESQUE *et al.*, 1994) les carnivores (C) sont représentés par des polychètes, des crustacés décapodes et des poissons. Dans le compartiment des herbivores (E) on retrouve des nématodes, des polychètes, des gastéropodes et certains échinodermes (oursins). Les polychètes et ascidies comme filtreurs (F) et chez les détritivores (D) on retrouve des amphipodes, des isopodes et des échinodermes.

L'auteur note deux entrées dans le système : le plancton et les poissons planctonophages qui deviennent la proie des prédateurs nocturnes pendant qu'ils dorment dans l'herbier. Et trois sorties, représentées par les poissons adultes quittant l'herbier pour rejoindre leur nouvel aire de vie, les détritiques qui seront transporter hors du système (feuilles mortes et cadavres) et bien entendu le Carbone piégé dans l'épaisseur de la matrice. (Figure 7)

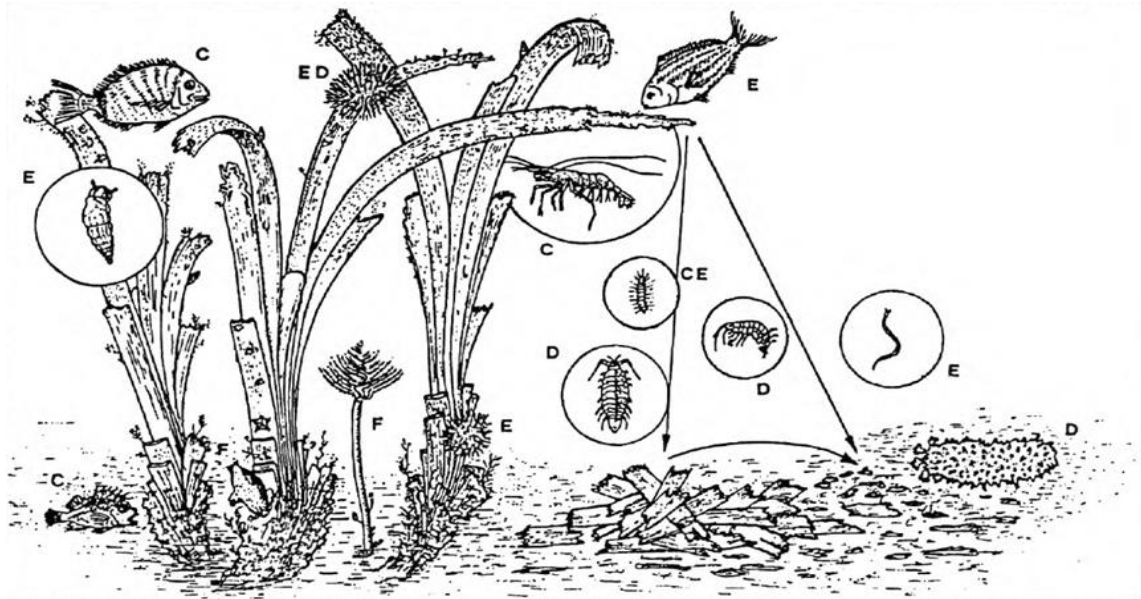


Figure 6. Représentation schématique des relations trophiques dans un herbier à *Posidonia oceanica*. (d'après MAZZELLA et al., 1986 in BOUDOURESQUE et al. (1994)).

[C : carnivores ; E : herbivores ; F : filtreurs et D: détritivores]

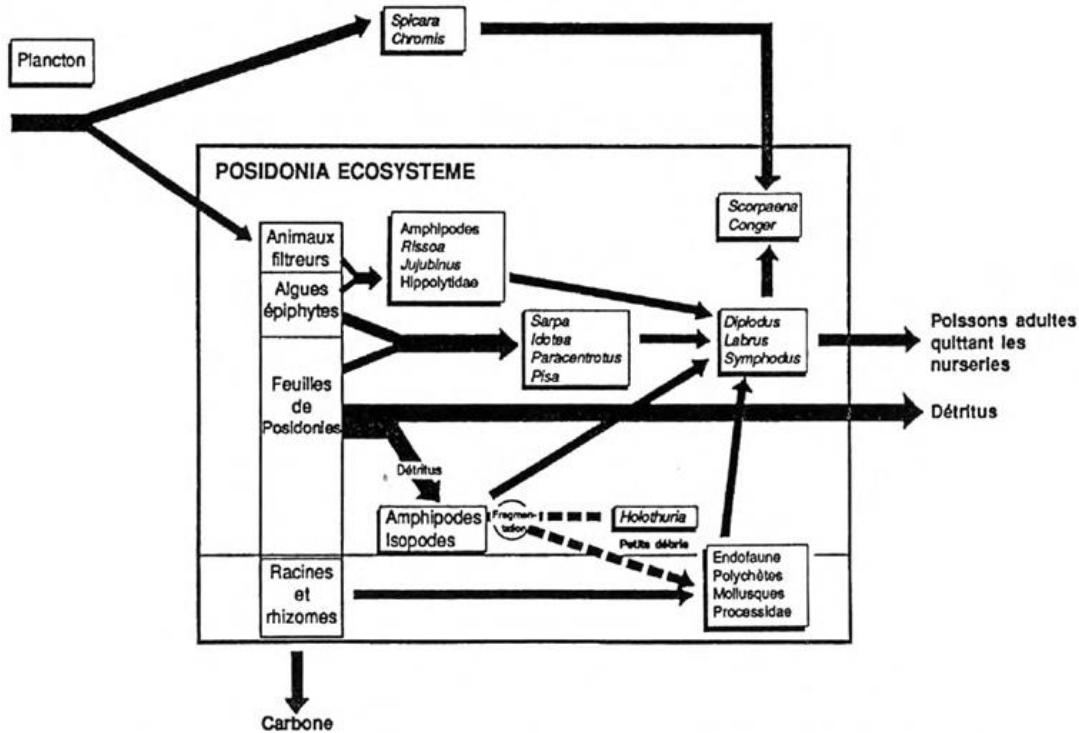


Figure 7. Modèle simplifié du fonctionnement de l'écosystème à *Posidonia oceanica*. [D'après MAZZELLA et al. (1986 in BOUDOURESQUE et al. (1994))]

Rissoca sp. et Jujubinus sp. → Gastropodes, Paracentrotus sp. et Holothuria sp. → Echinodermes ;
Hippolytidae, Processidae, Idotea sp. et Pisa sp. → Crustacés,
 Sarpa sp., Chromis sp., Spicaria sp., Scorpaena sp., Conger sp., Labrus sp. et Symphodus sp. → Poissons.

Un autre modèle dynamique de production de l'herbier est fourni par ELKALAY *et al.* (2003). Développé pour l'herbier à posidonie de la baie de Calvi (haute Corse, France), ce modèle se compose de différents compartiments dont les interactions sont représentées par d'autres compartiments de liaison (Figure 8).

Les variables d'état sont:

- ✓ Biomasse foliaire (L) (gDWm^{-2}) ;
- ✓ Biomasse du sous-sol (R) (gDWm^{-2}) ;
- ✓ Concentration d'azote dans l'herbier (Q_n) (mgNmg^{-1} DW) ;
- ✓ et biomasse des épiphytes (E) (gDWm^{-2}).

Les sources majeures d'azote pour l'herbier étant le NH_4w^+ et le NO_3w^- dans la colonne d'eau et au niveau des feuilles. Et pour la biomasse de la matre la source d'azote est fournie par le NH_4w^+ présent dans l'eau interstitielle au niveau du sédiment.

Durant son existence, *P. oceanica* est exposée à un large éventail de contraintes liées aux facteurs physiques du milieu dans lequel elle vit (ex. température et la lumière). L'adaptation de la plante à ces différents facteurs lui permet de développer des capacités de réponse aux contraintes extérieures mais aussi à développer un système de régulation interne (ELKALAY *et al.*, 2003). La balance entre les facteurs intrinsèques et extrinsèques étant essentielle pour l'accomplissement de la croissance et la stabilité de l'herbier.

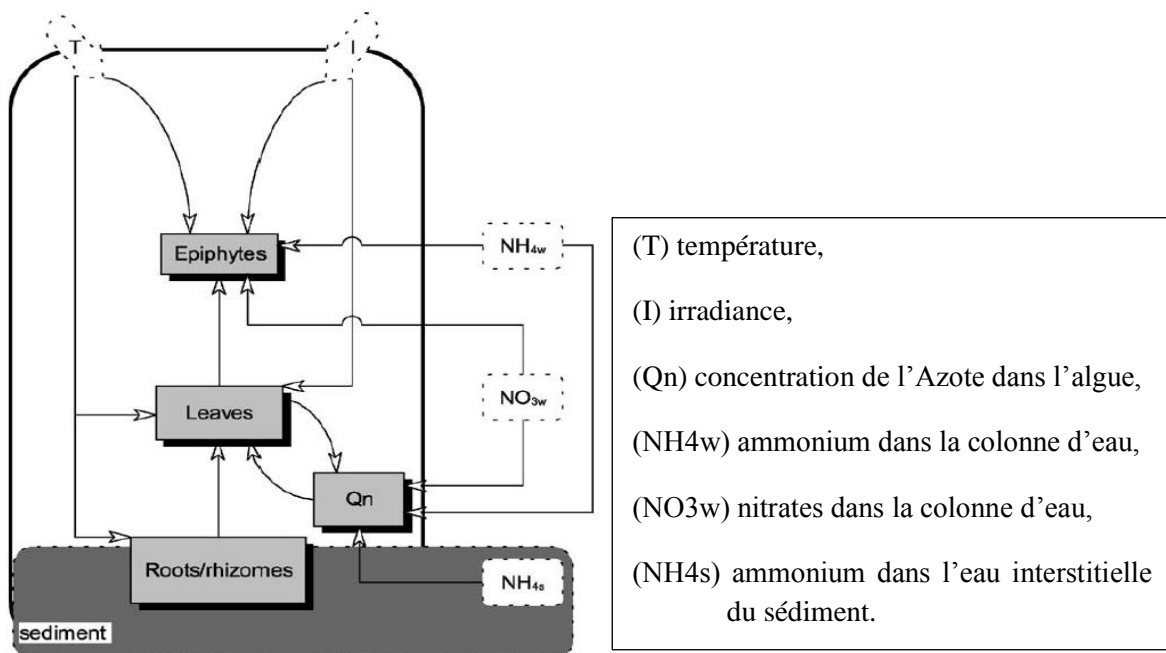


Figure 8. Diagramme représentant les interactions entre les principales variables d'état écologiques du modèle dynamique de la production.
[ELKALAY *et al.* (2003)]

Dans ce modèle développé pour les herbiers de la baie de Calvi, les épiphytes sont modélisés comme des communautés autotrophes dominés par la microflore.

La modélisation (Figure 8) fait ressortir que les processus régissant la croissance et la production de *Posidonia oceanica* sont gouvernés par les facteurs environnementaux tels que la température (T) et l'irradiance (I).

L'expérience d'ombrage artificiel a clairement démontrée l'importance de la réduction de la luminosité dans la régression de la densité des herbiers. L'auteur calcula les besoins minimum de lumière pour la croissance de *Posidonia oceanica* à 15% de l'irradiance en surface.

I.3 Les Echinodermes : Compartiment important de l'écosystème à *Posidonia oceanica*

I.3.1 Origine

Les Échinodermes constituent ce que l'on peut appeler un groupe par enchaînement (CUENOT, 1948) ; les premières formes apparues étant si différentes des plus récentes que l'interprétation de leur structure reste fort difficile.

Le point de départ est un être imaginaire de l'Antécambrien appelé *Dipleurula* : animal pélagique à symétrie bilatérale, recouvert de bandes longitudinales de cils, sans squelette notable, renfermant un tube digestif dont l'anus est un blastopore, des cavités coelomiques et une unique gonade dorsale. Ce qui s'en rapproche le plus de nos jours ce sont les larves simplifiées des Échinodermes actuels ou des Balanoglosses.

Deux phénomènes sont à l'origine de l'apparition du type Échinoderme selon CUENOT (1948):

1° certains organes du côté droit de la larve se sont atrophiés. Cette dissymétrie, une perçue comme une monstruosité par l'auteur, retentira profondément sur l'ontogénèse des formes issues de la *Dipleurula*; puisque plus jamais l'Échinoderme n'acquerra une symétrie bilatérale parfaite.

2° l'acquisition d'un squelette calcaire, qui s'est développé dans le tissu conjonctif. Or, la vie pélagique devenait impossible pour l'animal alourdi; il ne pouvait donc que s'accrocher temporairement aux algues ou se fixer au sol ou bien tomber sur le fond et ramper.

L'auteur, recense trois formes structurales qui répondent à ces conditions à partir du Cambrien:

1° les plats (*Heteroslelea*), parfois à symétrie bilatérale approximative;

2° les Rayonnés fixés (*Statozoa* ou *Pelmalozoa*) plus ou moins ovoïdes, évoluant vers une symétrie radiaire, d'abord hésitante et finalement pentamère (*Cistidés*, *Édrioastéridés*, *Blastoïdes*, *Crinoïdes*):

3° les Rayonnés Libres (*Eleutherozoa*), d'abord ovoïdes, puis étoilés (Holothurides, Echinides, Astéridés, Ophiurides, Ophiocistides), à symétrie radiaire pentamère, évoluant parfois vers diverses symétries bilatérales.

Les ancêtres Plats et la plupart des formes Fixées ne seraient connues qu'à l'état fossile et ont eu leur apogée à l'époque primaire. De nos jours, il n'existerait plus que des Crinoïdes en partie libérés comme les Comatules, et des formes Libres.

Pour KOEHLER (1921) ces deutérostomes marins appelés **échinodermes**, sont apparus il y a près de 600 millions d'années.

RAVEN *et al.* (2011) note un progrès évolutif majeur chez les échinodermes qui contrairement protostomes que sont les mollusques, annélides et arthropodes, ont un développement *deutérostomien*. Ce qui caractérise également les échinodermes des autres ordres c'est l'endosquelette qui apparaît pour la première fois.

PAWSON (2007) décrit les échinodermes comme un phylum qui comprend approximativement 7 000 espèces vivantes et 13 000 espèces fossiles, incarné par la familière étoile de mer.

Le terme échinoderme signifie « peau de hérisson », dont l'aspect est dû à l'endosquelette situé juste sous le mince tégument et composé de plaques dures riches en calcium.

Ce groupe d'animaux bien distincts peuvent être très brièvement défini comme possédant un squelette en carbonates de calcium sous forme de calcite, un système aquifère vasculaire unique en son genre. Enfin, une symétrie pentaradiée plus ou moins apparente selon les espèces.

Ce **système ambulacraire** (ou aquifère), qui est véritable système hydraulique, contribue au mouvement ou à l'alimentation de l'animal. Il consiste en un réseau de canaux hydrauliques comprenant un anneau central duquel partent cinq tubes radiaires s'étendant dans le corps et les bras.

Les étoiles de mer, les ophiures, les oursins, les dollars des sables (*Clypeasteroïda*) et les concombres de mer sont des représentants familiers de l'embranchement des échinodermes. Tous ont une symétrie radiaire lorsqu'ils sont adultes.

Bien que d'autres types d'animaux possèdent une symétrie radiaire, aucun n'est doté des organes complexes des échinodermes adultes.

I.3.2 Le plan d'organisation corporelle des échinodermes

Au cours de son développement, le plan d'organisation corporelle des échinodermes subit un changement radical. En effet, chez les échinodermes la **symétrie radiaire secondaire**. Ils commencent par acquérir la symétrie bilatérale durant leur développement larvaire pour passer à une symétrie radiaire lorsqu'ils deviennent adultes. (RAVEN *et al.*, 2011)

En raison de cette symétrie radiaire on se réfère à l'emplacement de la bouche pour décrire la structure corporelle des échinodermes, et l'on parle alors de surface orale. Pour la plupart des échinodermes ils rampent sur cette surface orale. Cependant chez certains échinodermes, tels les concombres de mer, l'axe de l'animal est disposé horizontalement et ils rampent avec la surface orale dirigée vers l'avant.

I.3.2.1 Endosquelette

Les échinodermes possèdent un mince épiderme, riche en milliers de cellules neurosensorielles, recouvrant un endosquelette composé de plaques soit mobiles, soit fixes, riches en calcium appelées « ossicules » ou « sclérites ». Ces plaques se forment initialement dans le tissu vivant.

Chez certains échinodermes, comme les astérides et les holothurides, les ossicules sont dispersés dans la paroi du corps ce qui lui donne un aspect flexible.

Chez d'autres par contre, spécialement les échinides, les ossicules fusionnent et forment une coquille rigide. Dans de nombreux cas, ces plaques portent des épines.

Dans presque toutes les espèces d'échinodermes, le squelette entier, y compris les longues épines des oursins, est couvert par une couche épidermique.

Une autre particularité de ce phylum est la présence d'un tissu conjonctif mutable (*i.e.* dont la texture peut varier), ferme et caoutchouteuse elle peut devenir rapidement molle et fluide.

Ce tissu étonnant explique plusieurs attributs particuliers des échinodermes, comme leur capacité de régénération de certaines parties de leur corps dont ils se séparent assez facilement.

I.3.2.2 Système ambulacraire

Le système aquifère ou ambulacraire d'un échinoderme comprend un anneau central entourant l'œsophage et cinq **canaux radiaires**. Cette disposition est établie tôt au cours de l'embryogenèse. Ces canaux s'étendent dans chacune des cinq parties du corps et déterminent la symétrie de base de l'embryon.

L'eau entrant dans le système aquifère à travers un **madréporite** (plaque filtrante à la surface de l'animal), s'écoule ensuite vers le canal en anneau par un tube dit canal hydrophore, appelé en anglais « stone canal » (canal de pierre) à cause des anneaux de carbonate de calcium qui

l'entourent. Les cinq canaux radiaires se ramifient pour donner naissance aux pieds ambulacraires.

Pour certains échinodermes, chaque pied se termine par une ventouse et chez les autres les ventouses sont absentes.

À la base de chaque pied se trouve une vésicule musculeuse, l'**ampoule ambulacraire**, remplie de liquide. En se contractant, une valve unidirectionnelle empêche le liquide de s'échapper dans le canal radiaire et le liquide ne peut être propulsé que dans le pied, ce qui provoque son extension et lui permet de se fixé au substrat.

Les muscles longitudinaux dans la paroi du pied en se contractant, obligeant le pied à se replier. Le relâchement des muscles de l'ampoule laisse alors le liquide refluer dans l'ampoule, ce qui déplace le pied. L'action conjuguée d'un très grand nombre de pieds ambulacraires, individuellement faibles et minuscules, rend possible le déplacement de l'animal sur les fonds marins.

Les concombres de mer possèdent habituellement cinq rangées de pieds ambulacraires qui servent à leur locomotion. Ces animaux possèdent également autour de leur cavité buccale des pieds ambulacraires modifiés qui leur permettent de se nourrir appelés **tentacules buccaux**.

Chez le lis de mer (**Crinoïdes**), les pieds ambulacraires sont attachés à des ramifications des bras et s'étendent à partir des bords d'une coupe tournée vers le haut. Au moyen de ces pieds ambulacraires, ces animaux prélèvent leur nourriture dans le milieu environnante.

Chez les ophiures, les pieds ambulacraires sont pointus et spécialisés dans la capture de nourriture.

I.3.2.3 La Cavité cœlomique

Le cœlome des échinodermes est relativement grand. Il est connecté à un système complexe de tubes et contribue à la circulation générale et à la respiration.

Chez de nombreux échinodermes, la respiration et l'élimination des déchets s'effectuent à travers la peau par de petites extensions digitiformes du cœlome, nommées **papules**. Elles sont couvertes par une fine couche de tégument et fonctionnent comme des branchies (sous forme d'excroissances traversant la paroi corporelle).

I.3.3 Classification des Holothuroidea

Les **Holothuroidea** sont placés sous le taxon **Echinozoa** avec les **Echinoidea**. La larve des holothuries est appelée **Auricularia**.

Il existe quelques 1400 espèces d'holothuries divisées en six ordres : *Dendrochirotida*, *Dactylochirotida*, *Aspidochirotida*, *Elasipodida*, *Apodida* et *Molpadiida* (SOLIS-MARIN, 2003).

Leurs tailles va de 1 mm (ex. *Leptosynapata minuta*) à plus de 5 mètres (ex. *Synaptula maculata*) selon l'auteur.

Selon GILLILAND (1993 in KERR (2000)), les plus vieux fossiles de concombres de mer remonterait au Silurien (env. 400 millions d'années).

Smith (1988 in PAWSON (2007)) dans ces travaux d'analyse phylogénétique des restes fossiles, suggère que la période à laquelle est intervenue la divergence des cinq classes modernes remonte à 450-590 millions d'années (Figure 9).

KERR (2000) de son côté estime que les ancêtres des **Apodida**, **Elasipodida** et la lignée conduisant aux ordres restants ont divergé dans le milieu et la fin de l'ère paléozoïque (env. 350 à 250 millions d'années). Les **Aspidochirotida**, **Molpadiida**, **Dendrochirotida** et **Dactylochirotida** ont commencé à diverger un peu plus tard dans le Trias et le Jurassique du Mésozoïque précoce (env. 200 millions d'années).

Pour PAWSON (2007), note qu'en raison du regain d'intérêt des spécialistes pour les quelques 1400 espèces d'holothuries, en particulier celles des eaux tropicales peu profondes, on devrait s'attendre au cours de la prochaine décennie à des changements importants dans la classification en dessous du rang de la famille. En effet au-dessus du niveau de la famille, la classification est restée relativement stable durant de nombreuses années.

Pour l'auteur, les ordres **Aspidochirotida** Grube, 1840; **Elasipodida** Théel, 1882; **Molpadiida** Haeckel, 1896 et **Apodida** Brandt, 1835 devraient rester bien caractérisé. La distinction entre l'ordre **Dendrochirotida** Grube, 1840 et **Dactylochirotida** Pawson et Fell, 1965 est par contre moins bien défini. On estime que sur certains points les prétendue différences morphologique entre ces deux groupes sont moins bien définis, mais qu'au niveau moléculaire la distinction est plus robustes (KERR et KIM, 2001).

KERR et KIM (2001) ayant établi de façon convaincante l'impraticabilité des trois sous-classes présentées par Pawson et Fell (1965) comme un regroupement convenable des ordres à savoir **Apodacea**, **Aspidochiroacea**, et **Dendrochiroacea**, ils furent dès lors abandonnés par les spécialistes.

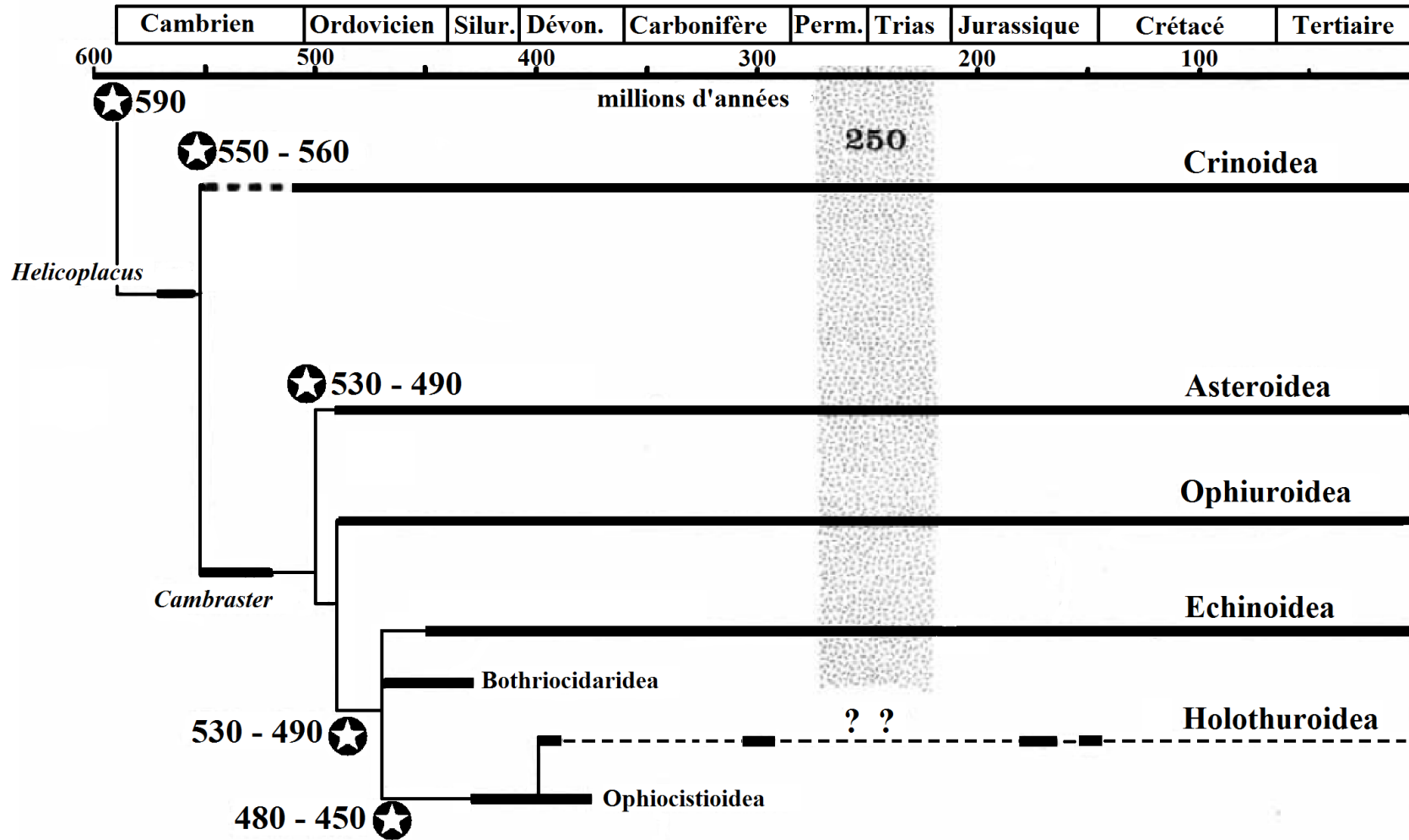


Figure 9. Phylogramme des cinq classes d'échinodermes, d'après Smith (1988a in PAWSON (2007)).

Barres pleines : distances stratigraphiques et distances par rapport au groupe taxon proposé. Les temps de divergence pour les grands groupes sont signalés par des étoiles.

Avant 1990, les aspects portant sur les interrelations au-dessus du rang de famille chez les espèces existantes furent plutôt négligées, avant d'être analysé par certains auteurs qui utilisèrent pour cela les approches morphologiques et moléculaires.

Ainsi, les publications de KERR et KIM (1999); KERR et KIM (2001) et KERR (2000) ont énormément contribué à restimuler la recherche sur la classification des holothuries à tous les rangs, ouvrant la porte à d'autres chercheurs qui viendront enrichir les débats.

Ainsi, LACEY *et al.* (2005) conclurent à une position basale pour l'ordre des **Apodida** contredisant ainsi Kerr & de Kim sur ce point.

Pour PAWSON (2007), il est à attendre que les études phylogénétiques en cours sur le rang de famille et groupes inférieurs auront forcément une incidence importante sur la classification supérieure dans un proche avenir.

Les différents ordres des **Holothuroidea** sont différenciés taxonomiquement sur la base de l'aspect générale du corps, des tentacules, de la couronne calcaire et des spicules ainsi que sur la distribution et arrangement des pieds ambulacraires (PAWSON 1982 *in* SOLIS-MARIN (2003) ; PAWSON et PAWSON (2008)).

CANNON et SILVER (1986 *in* PRESTON (1993)) proposèrent une clé de classification basique des Holothuries basée sur des études réalisées sur des espèces d'holothuries d'Australie (Figure 10).

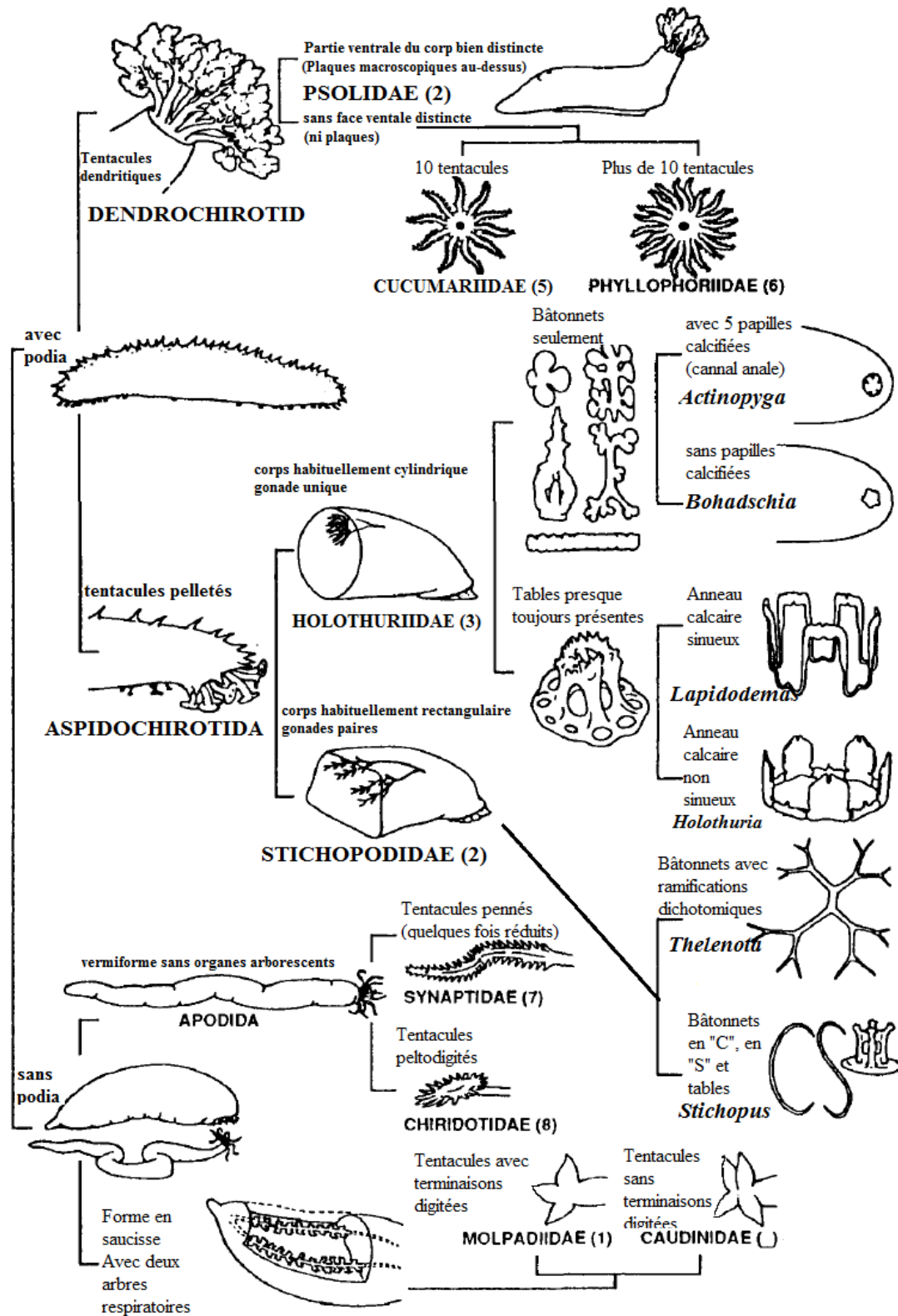


Figure 10. Classification des holothuries [d'après CANNON et SILVER, 1986 in PRESTON (1993)]

Par la suite KERR (2000) proposera que l'affectation aux différents ordres soit basée principalement sur la forme de la couronne calcaire, des tentacules, ainsi que la présence ou non de certains organes, tel que les arbres respiratoires ou les muscles rétracteurs de la région orale.

Il proposera donc une description modifiée des différents ordres à partir de celle de PAWSON (1982 *in* KERR 2000) et de SMILEY (1994 *in* KERR 2000) :

I.3.3.1 Ordre des Apodida: contient quelques 269 espèces pour 32 genres et 3 familles.

- Tentacules digités, pennés ou simples chez quelques espèces de petite taille ;
- arbres respiratoires absents ;
- pieds totalement absents ;
- l'anneau calcaire sans projections postérieures ;
- la paroi du corps est très mince et parfois même transparente ;
- habitent à la fois sur le littoral et les grands fonds.

I.3.3.2 Ordre des Elasipodida: Contient quelques 141 espèces pour 24 genres et 5 familles:

- Tentacules sont en forme de bouclier et utilisés pour pelleter les sédiments ;
- Arbres respiratoires présents ;
- L'anneau calcaire ne présente pas de projections postérieures ;
- A l'exception des Deimatidae, le corps est mou et gélatineux
- Toutes les formes habitent les grands fonds.

I.3.3.3 Ordre des Aspidochirotida: quelques 340 espèces représentent cet ordre pour 35 genres et 3 familles :

- Tentacules sont en forme de boucliers ;
- Arbres respiratoires présents ;
- L'anneau calcaire ne présente pas de projections postérieures ;
- La paroi du corps est généralement douce et souple ;
- La plus part vivent près des côtes à l'exception d'une famille connue dans les grands fonds.

I.3.3.4 Ordre des Molpadiida: Contient quelques 95 espèces dans 11 genres et 4 familles :

- Tentacules simples ;
- Arbres respiratoires présents ;
- L'anneau calcaire ne présente pas de projections postérieures ;
- La paroi du corps est généralement douce et souple ;
- La plus part vivent près des côtes à l'exception d'une famille fréquentant les grands fonds.

I.3.3.5 Ordre des Dendrochirotida: Contient quelques 550 espèces pour 90 genres et 7 familles :

- Tentacules sont très ramifiées et étendu pour filtrer le contenu de la colonne d'eau ;
- Arbres respiratoires présents ;
- Quelques représentants ont un anneau calcaire composé de nombreuses petites pièces ou avec de longues extensions postérieures ;
- Possèdent de muscles rétracteurs de l'« introvert » ;
- La paroi du corps pouvant être rendu dure à partir de spicules élargies en forme de plaques;
- Vivent soit sur des fonds durs ou terre dans les sédiments mous ;
- La plus part vivent près des côtes.

I.3.3.6 Ordre des Dactylochirotida: Contient quelques 35 espèces pour 7 genres et 3 familles :

- Tentacules sont simples ou avec de toutes petites digitations ;
- Arbres respiratoires présents ;
- L'anneau calcaire ne présente pas de projections postérieures ;
- Possèdent de muscles rétracteurs de l'« introvert » ;
- Tous ont un corps rigide recouvert de grandes spicules élargies et aplaties ;
- Tous vivent enterrer dans le sédiment ;
- La plus parts colonisent les grands fonds.

Une récente étude traitant de la taxonomie des holothuries de la baie de Floride (USA) propose une clé de détermination des différents ordres de la classe des **Holothuroidea** (PAWSON *et al.*, 2010) :

Les podia sont absents. Le corps cylindrique et vermiforme ou fuselé avec un étranglement du corps en forme de queue visible. Pas de symétrie bilatérale apparente. Tentacules digités ou pennés. La forme des spicules souvent inclue des roues et ancres → 2

- les podia sont présents. La forme du corps variée, présentant souvent une symétrie bilatérale. Les tentacules ne sont digités que dans peu de taxa mais le plus souvent ils sont extrêmement ramifiés, ou en forme de bouclier → 3

2. Corps cylindrique. 10 à 12 tentacules. Arbres respiratoires et papilles anales absents. Spicules comprenant souvent des roues ou des ancres : Ordre **Apodida**

- corps fusiforme se rétrécissant postérieurement pour former une queue évidente. Tentacules au nombre de 15. Arbres respiratoires présents ; les papilles anales peuvent l'être aussi. Les spicules ne présentent pas de formes en roues : Ordre **Molpadiida**

3. Présence de muscles rétracteurs et « introvert ». Tentacules généralement richement ramifiés et occasionnellement digités : Ordre **Dendrochirotida**

- muscles rétracteurs et « introvert » absents. Tentacules en forme de boucliers :
Ordre **Aspidochirotida**.

I.4 Ordre des Aspidochirotes GRUBE (1840)

Dans cet ordre on distingue 3 Familles, 35 Genres et 339 espèces.

L'ordre des **Aspidochirota** GRUBE (1840) regroupe les Holothuries Pédifères chez lesquelles on distingue les caractéristiques suivantes: (MEZALI, 2008)

- ✓ le corps est cylindrique ou aplati et est bilatéralement symétrique;
- ✓ corps généralement mou et flexible (KERR, 2000);
- ✓ les appendices ambulacraires peuvent être des pieds, des papilles, ou les deux à la fois sur le même animal;
- ✓ les tentacules sont pelletés et constitués par une tige courte se terminant par un disque élargi plus ou moins couvert de petites digitations (KOEHLER, 1921);
- ✓ le canal hydrophore s'ouvre et se ferme à l'extérieur;
- ✓ le mésentère appartenant à la troisième boucle de l'intestin, tourne dans l'inter-radius ventral droit;
- ✓ pas de muscles rétracteurs spéciaux pour le pharynx (KOEHLER, 1921);
- ✓ les tubes de Cuvier sont soit absents, soit peu développés ou extrêmement abondants;
- ✓ les organes arborescents (arbres respiratoires) sont bien développés (KOEHLER, 1921; KERR, 2000);
- ✓ les spicules calcaires sont simples et se présentent sous forme de corpuscules crépus, de tourelles plus ou moins développées, de boutons noduleux et de bâtonnets pointus ;
- ✓ et l'anneau calcaire ne présente pas de projections postérieures (KERR, 2000).

KERR (2000) recense 340 espèces réparties en 35 genres et trois familles qui composent cet ordre. Toutes les espèces connues vivaient sur la marge continentale sauf une famille qui est restreinte au grands fonds (KERR, 2000).

I.5 Famille des Holothuriidea Ludwig (1894)

De nos jours, les Holothuriidae comptent quelques 175 à 180 espèces assumées valides. Elles sont distribuées un peu partout dans le monde et réparties en 5 genres : *Actinopyga* Bronn, 1860; *Bohadschia* Jaeger, 1833; *Labiodemas* Selenka, 1867; *Pearsonothuria* Levin, 1984 et *Holothuria* Linnaeus, 1767.

Les représentants du taxon sont décrits comme présentant :

- ✓ un corps allongé de forme cylindrique, pourvu d'une sole (ou semelle) plantaire généralement peu accusée et une face dorsale (bivium) couvert de papilles (KOEHLER, 1921; CONAND, 1989);
- ✓ les canaux aquifères allant aux tentacules possèdent chacun à sa base une vésicule libre baignant dans la cavité générale (KOEHLER, 1921);
- ✓ le tube hydrophore s'ouvre dans la cavité générale (KOEHLER, 1921); (Figure 11)
- ✓ l'organe arborescent gauche est entouré d'un réseau (KOEHLER, 1921); (Figure 11) ;
- ✓ les gonades formant une touffe unique, sont situées à gauche du mésentère dorsal (CONAND, 1989) ; (Figure 11)
- ✓ les spicules, de formes très diverses, ne présentent pas de corps en C ou en S (CONAND, 1989) ;
- ✓ et une bouche en position terminale et ventrale (MEZALI, 2008);

La plus part des représentants de cette famille seraient littoraux selon KOEHLER (1921).

I.6 Le genre *Holothuria*

Nommées *olothurion* par Aristote du fait de leur ressemblance avec un phallus, le terme holothurie vient du Grecs *thourios* = *thaurios* qui signifie impudique (Ludwig 1889 *in* SAMYN *et al.* (2006))

Le nombre de vésicules de Poli et les organes de Cuvier sont les principaux critères de distinction retenus par KOEHLER (1921) pour la détermination des espèces du genre *Holothuria*.

Plus tard, à la suite des révisions de PEARSON (1913 *in* ROWE, 1969), de PANNING (1929, 1935 *in* ROWE, 1969) et de DEICHMAN (1958 *in* ROWE, 1969), ROWE (1969) présentera une revue de la famille où les 114 espèces du genre *Holothuria* seront réparties en 17 sous-genres. La distinction entre elles étant essentiellement basée sur la complexité des spicules.

L'auteur, en se basant sur des études antérieures traitant des spicules, a pu confirmer par ses propres observations que la complexité des spicules constitue une base solide pour la reconnaissance des groupes d'espèces au sein de genre *Holothuria* sensu-extenso (Tableau 1).

Il s'inspira en cela des travaux de PEARSON (1914) qui auparavant avait subdivisé le taxon *holothuria* en cinq sous-genres : *Bohadschia* Jaeger, *Actinopyga* Bronn et trois nouveaux sous-genres *Argiodia*, *Halodeima* et *Thymiosycia*.

De l'avis de l'auteur, à partir de l'élaboration de simples bâtonnets fourchus et de rosettes comme ceux des espèces d'*Actinopyga* et de *Bohadschia*, les plaques perforées et plus tard les boutons et les tables ont pu être développés. Il justifie son idée en considérant que la forme de la couronne calcaire dans *Actinopyga* et *Bohadschia* qui ne présente pas de

projections antérieures et postérieures, montre des encoches ampoullaires profondes. Elle serait en cela primitive en comparaison avec la forme de la couronne calcaire des *Argiodia*, *Halodeima* et *Thymiosycia* présentant elles des projections antérieures marquées, des plaques radiaires et interradiaires. Les projections étant clairement séparées par une profonde échancrure et les plaques radiaires sont aussi nettement plus longues que les plaques interradiaires. Par contre l'auteur ne donne pas beaucoup d'importance au critère taxonomique de la présence ou l'absence des « dents » ou papilles anales.

Pour ROWE (1969) le fait que l'étude de PEARSON portait uniquement sur les espèces de l'océan Indien la rend incomplète. Il citera plusieurs travaux qui sont venues compléter ceux de PEARSON (1914) ce qui lui permit de proposer un tableau des taxons supra-spécifiques du genre *Holothuria* (Figure 12).

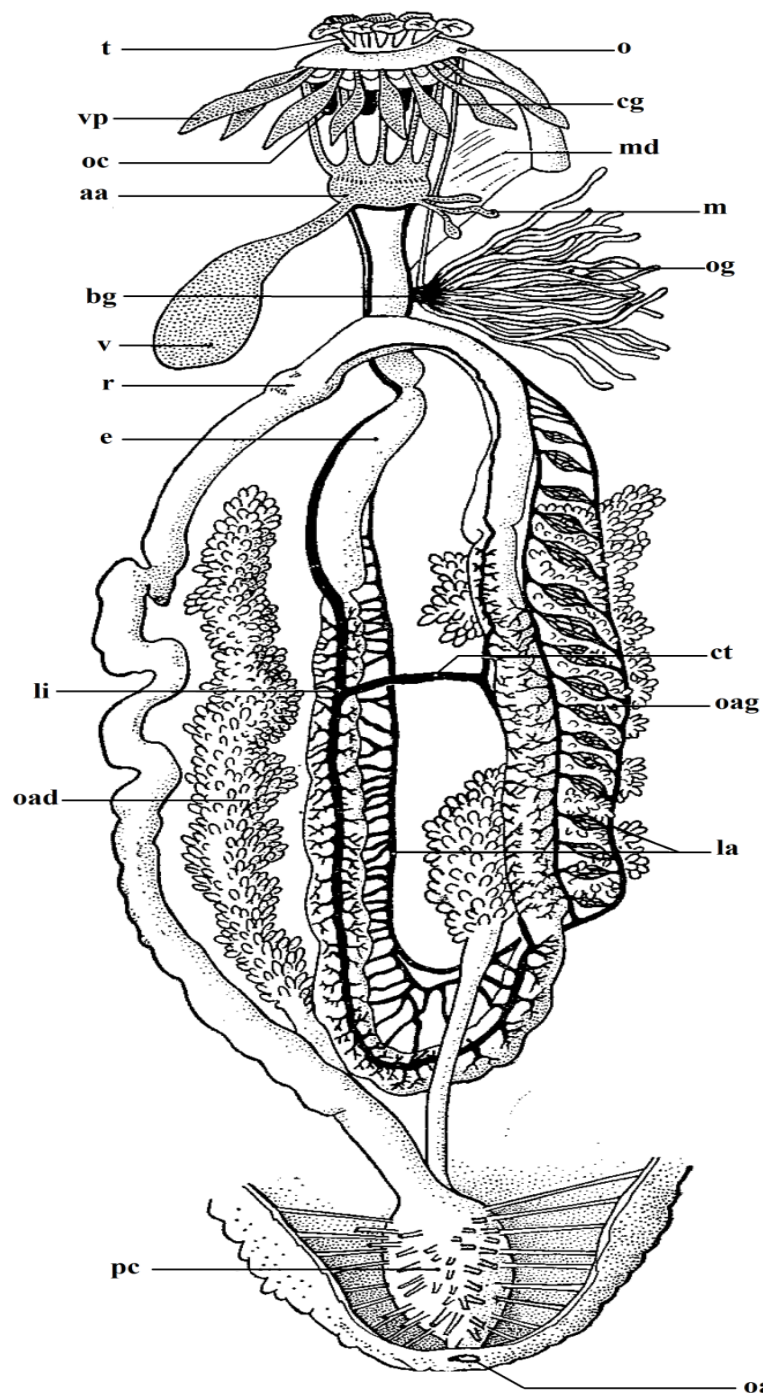
Après l'impressionnant travail de ROWE (1969), il n'y a pas eu beaucoup d'autres modifications à la classification du taxon *Holothuria*.

Il y a eu CHERBONNIER (1980 in LAGUARDA-FIGUERAS et SOLIS-MARIN (2009)) qui a établi un sous-genre monotypique *Stichothuria* Cherbonnier, 1980 pour placer sa nouvelle espèce *H. (S.) coronopertusa*.

Ensuite, LEVIN *et al* (1984 in SAMYN (2001)) ayant réalisé un travail approfondi sur l'espèce récifale *Pearsonothuria graeffei* (Semper, 1868) ont découvert qu'en raison de la nature des caractéristiques chimiques de l'espèce, qui fut à l'origine assimilée à *Holothuria graeffei* (Semper, 1988), elle constitue forcément un genre à part. Il lui attribuera dès lors le nom de genre *Pearsonothuria* (Levin, Kalinin & Stonik, 1984).

Par la suite THANDAR (1988) distinguera le sous-genre *Roweothuria* Thandar, 1988 pour s'accommoder de trois espèces *H. (R.) arguinensis* Koehler & Vaney, 1906, *H. (R.) vemae* Thandar, 1988 et *H. (R.) poli* Delle Chiaje, 1823.

De sorte que de nos jours on recense 175 à 180 espèces d'holothuries assumées valides (LAGUARDA-FIGUERAS et SOLIS-MARIN, 2009), classées en cinq genres : *Actinopyga* Bronn, 1860; *Bohadschia* Jaeger, 1833; *Labidodemas* Selenka, 1867; *Pearsonothuria* Levin, Kalinin & Stonik, 1984 et *Holothuria* Linnaeus, 1767. Et à ce jour, le genre *Holothuria* comprend 20 sous-genres.



[tiré de CUENOT (1948)]

Figure 11. Schéma de l'organisation interne d'*Holothuria tubulosa* :

aa, anneau ambulacraire oral; **bg**, base de la gonade; **cg**, canal de la gonade (gonoducte); **ct**, canal transverse de communication entre les deux parties de la lacune marginale interne; **e**, estomac musculueux; **la**, lacune anastomotique avec la lacune externe; **li**, lacune interne; **m**, madréporite de l'un des tubes aquifères; **md**, mésentère dorsal; **o**, orifice génital; **oa**, orifice anal; **oad** et **oag**, organes arborescents droit et gauche; **oc**, orifices de communication entre le cœlome et l'espace péripharyngien; **og**, organe génital (gonade); **pc**, poche cloacale; **r**, début du rectum; **v**, vésicule de Poli; **vp**, vésicules des podia buccaux; **t**, tentacule.

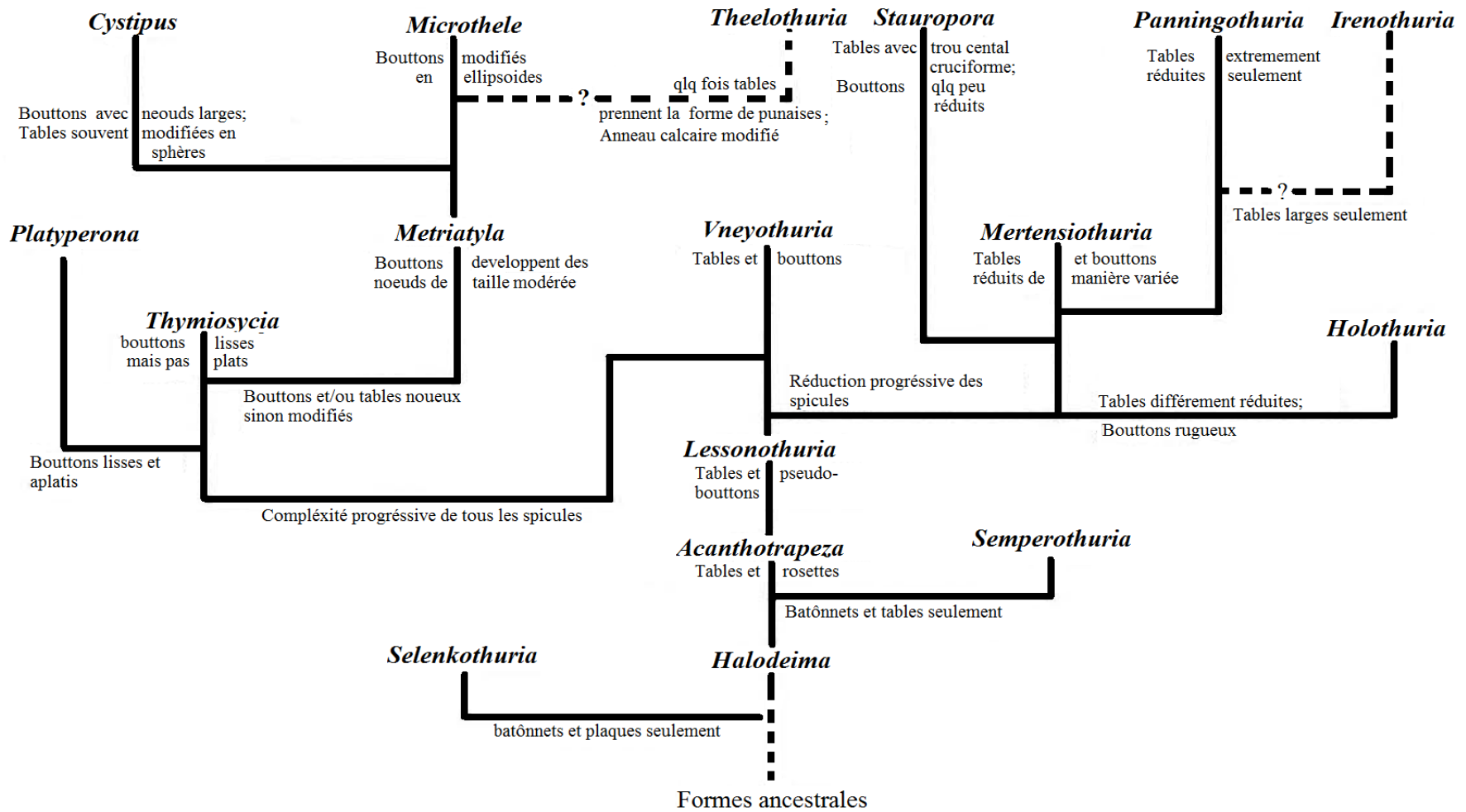


Figure 12. Arbre Provisoire de l'évolution hypothétique des sous-genres de *Holothuria*, d'après ROWE (1969)

I.7 Les modes de reproduction chez les Holothuroidea

Les holothuries se reproduisent principalement par reproduction sexuée. Gonochoriques (soit mâles soit femelles) dans la majorité des cas, elles ne présentent pas de dimorphisme sexuel extérieur apparent. En période de ponte, les animaux se rassemblent et émettent, après s'être dressé verticalement, leurs produits génitaux en pleine eau dans un synchronisme parfait. Néanmoins, SMILEY *et al.* 1991 *in* MACKEY *et* HENTSCHEL (2001) rapportent le cas de quelques espèces hermaphrodites dans le taxon, protandres pour la plupart d'entre elles.

Un autre mode qui concernerait 41 espèces d'Holothuries, soit environ 3%, est la couvaison. Ces espèces dites couveuses, au lieu de libérer les œufs fertilisés dans le milieu, les collectent et les retiennent à l'intérieur ou collés à l'extérieur de leur corps. En faisant cela, elles offrent leur protection aux embryons qui se développent à l'abri des prédateurs.

Les holothuries présentent également un mode de reproduction asexuée, la scissiparité simple. L'organisme, après scission transversale régénère par la suite la partie manquante.

En milieux profonds (zone aphytale), les holothuries présentent une reproduction continue tout au long de l'année avec un faible nombre d'œufs de grosse taille (MACKEY *et* HENTSCHEL, 2001).

Néanmoins, le schéma de reproduction pour la grande majorité des concombres de mer est la reproduction sexuée qui se traduit par le largage du sperme et des ovules en pleine eau en synchronie. Pour certaines, les holothuries peuvent produire des milliers d'œufs.

I.7.1 La reproduction asexuée

La reproduction asexuée est une autre méthode par laquelle les concombres de mer se propagent. DAYLYELL (1851, *in* CROZIER 1917) a le premier présenté l'idée de la reproduction asexuée, à travers le processus de la fission transversale chez les Holothuries. Cela est fondé en grande partie sur des observations d'individus placés en aquariums. L'idée a été abordée avec incertitude par CROZIER (1917) qui au départ a estimé que l'autotomie n'était pas une méthode de propagation des Holothuries dans leur environnement naturel. Cependant, grâce à ses recherches sur la fission transversale de *Holothuria surinamensis*, il obtient des preuves que c'est bien un processus qui se produit dans des conditions naturelles.

Smiley *et al.* (1991) décrivent trois modes de fission parmi les Holothuries :

Le premier procédé implique la fixation de l'individu par ses pieds ambulacraires antérieurs et postérieurs au substrat. Par la suite l'animal se met à marcher dans des directions opposées ce qui aminci le milieu du corps, qui finit par se rompre. L'animal reste alors connecté uniquement par l'intestin, qui finira lui aussi par se rompre et donner deux sections séparées.

Dans le second mode de fission, l'animal se divise en trois parties par étranglement du corps à ses deux extrémités et en gonflant la région médiane. A la suite de cette forte torsion, les parois du corps rompent au niveau des deux sites de constriction.

Le troisième mode de fission est similaire à la seconde en ce qu'il implique une constriction du corps, mais au lieu de se diviser en trois parties, le concombre de mer ne se divise qu'en deux moitiés. C'est le processus de la fission observée par CROZIER (1917) et est illustrée par la Figure 13.

Après que la fission soit terminée, chaque section formée devra alors régénérer soit l'extrémité antérieure ou postérieure, selon la partie qui a été perdu.

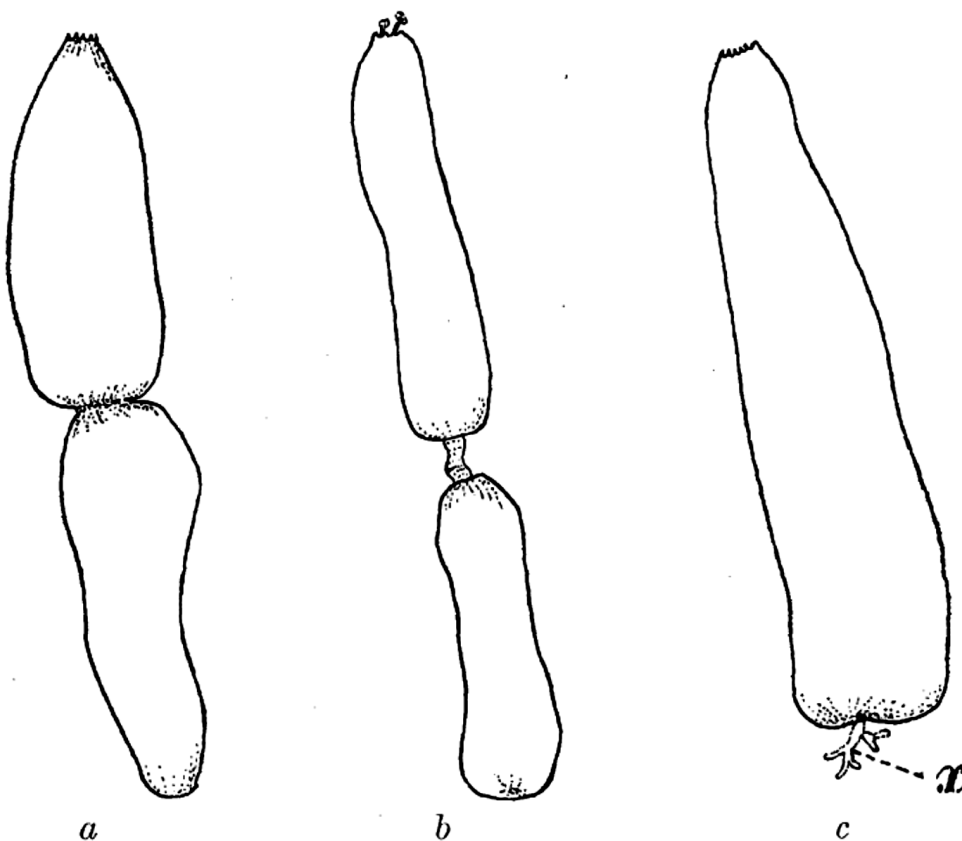


Figure 13. Esquisse d'individus en division ou récemment divisée [d'après CROZIER (1917)].

a et **b** la division est en cours; en **b** la partie exposée non divisée de l'intestin est visible; en **c** est représenté le contour de la moitié orale récemment séparée.

I.7.1.1 Facteurs influençant la reproduction asexuée

Pour PURWATI et DWIONO (2007), la fission (reproduction asexuée) chez les espèces d'holothuries fissipares est un phénomène qui n'intervient pas à partout au niveau des différents points du globe. Les raisons de cette variabilité inter-populations resteraient inconnues. L'auteur cite le cas de *Holothuria atra*, chez laquelle la fission a été observée à Wanlitung (Taiwan) et La Réunion, mais pas au Nanwan (Chine) et Fanning Island.

Jusqu'à aujourd'hui, la fissiparité comme mode de reproduction chez les holothuries fait l'objet de débats entre les différents auteurs ayant traité du sujet (HARRIOTT, 1982; CONAND, 1996; UTHICKE, 1997). Plusieurs facteurs déclenchant sont suggérés pour expliquer le recours à ce mode chez ces populations fissipares :

Ces animaux subiraient ainsi la fission lorsque les habitats sont eutrophiés (CONAND, 1996) ou que la reproduction sexuée a échoué.

Pour UTHICKE (2001), la taille du corps d'un concombre de mer pourrait avoir un effet sur la probabilité que la reproduction asexuée est lieu. Il émet ainsi l'hypothèse que certains habitats favoriseraient les grands individus. Si tel est le cas, les concombres de mer pourraient diriger leur énergie vers la croissance (et la reproduction sexuelle éventuellement) plutôt que la fission.

Si par contre l'habitat devait favoriser les individus de plus petite taille, la reproduction asexuée serait renforcée. L'auteur écrit que les facteurs spécifiques qui détermineraient la taille appropriée ne sont pas connus, mais avance comme piste probable la granulométrie des sédiments et la disponibilité des abris.

Pour UTHICKE (1997), la disponibilité alimentaire pourrait elle aussi influencer la survenue de la reproduction asexuée. Durant les mois froids de l'hiver, les bactéries, détritus et diatomées, sur lesquels se nourrissent certaines holothuries, sont généralement moins abondants. L'auteur a constaté qu'il y avait une augmentation significative de la reproduction asexuée durant cette période. Or, étant donné que les concombres de mer cessent de s'alimenter au cours de la période de régénération qui suit la fission, une réduction de la disponibilité alimentaire pourrait être le signal que la fission doit avoir lieu.

L'auteur estime donc que la disponibilité alimentaire influe sur la stabilité de l'habitat dans lequel les concombres de mer vivent et donc sur leur mode de reproduction. Pour cela, il suggère qu'un habitat stable aurait un effet inhibiteur sur la reproduction asexuée.

L'idée est que l'augmentation du stress conduit à une augmentation de la mortalité. Ces espèces réagiraient alors en renforçant la reproduction asexuée afin de maintenir la densité de la population.

Tout en reconnaissant que la fission puisse être un mécanisme de maintien de la population, CHAO *et al.* (1994) soulignent néanmoins que cela peut causer une réduction du potentiel de reproduction sexuée. Particulièrement si la fission a lieu durant la phase de croissance des gamètes et interfère donc avec la ponte.

A l'inverse, EMSON et MLADENOV (1987) proposent que la reproduction asexuée puisse être le résultat d'un potentiel de reproduction sexuelle réduit au lieu de sa cause. Durant l'étude sur la fission chez *Holothuria parvula* (Selenka), ils ont noté qu'il y avait une absence de petits individus autres que ceux qui s'étaient récemment scinder. Cela est sensé démontrer que la reproduction sexuée a échoué à produire assez de larves jusqu'aux recrues tardifs et même des juvéniles. Il y aurait eu ainsi, nécessité de reconstituer la population par reproduction asexuée.

En combinant les facteurs mentionnés précédemment (la taille du corps, la disponibilité alimentaire, la stabilité de l'habitat, la mortalité et la quantité de larves pour la reproduction sexuée), UTHICKE (2001) a conçu un modèle prédisant la réponse en matière de reproduction à ces facteurs. Dans ce modèle, illustré par la **Erreur ! Référence non valide pour un signet.**, les facteurs interagissent les uns avec les autres et ne sont pas des influenceurs indépendants du mode de reproduction.

Pour MACKEY et HENTSCHEL (2001), ce modèle d'UTHICKE (2001) ne prend pas en compte l'interaction entre la disponibilité alimentaire et l'approvisionnement des larves. L'approvisionnement alimentaire dans le modèle, se réfère uniquement à la nourriture disponible pour les adultes détritivores. Toutefois, si les sources de nourriture (i.e. phytoplancton) disponibles pour les larves planctoniques ne sont pas suffisantes, il pourrait conduire à une diminution de la quantité de larves. En conséquence, il y aurait probablement une amplification de la reproduction asexuée.

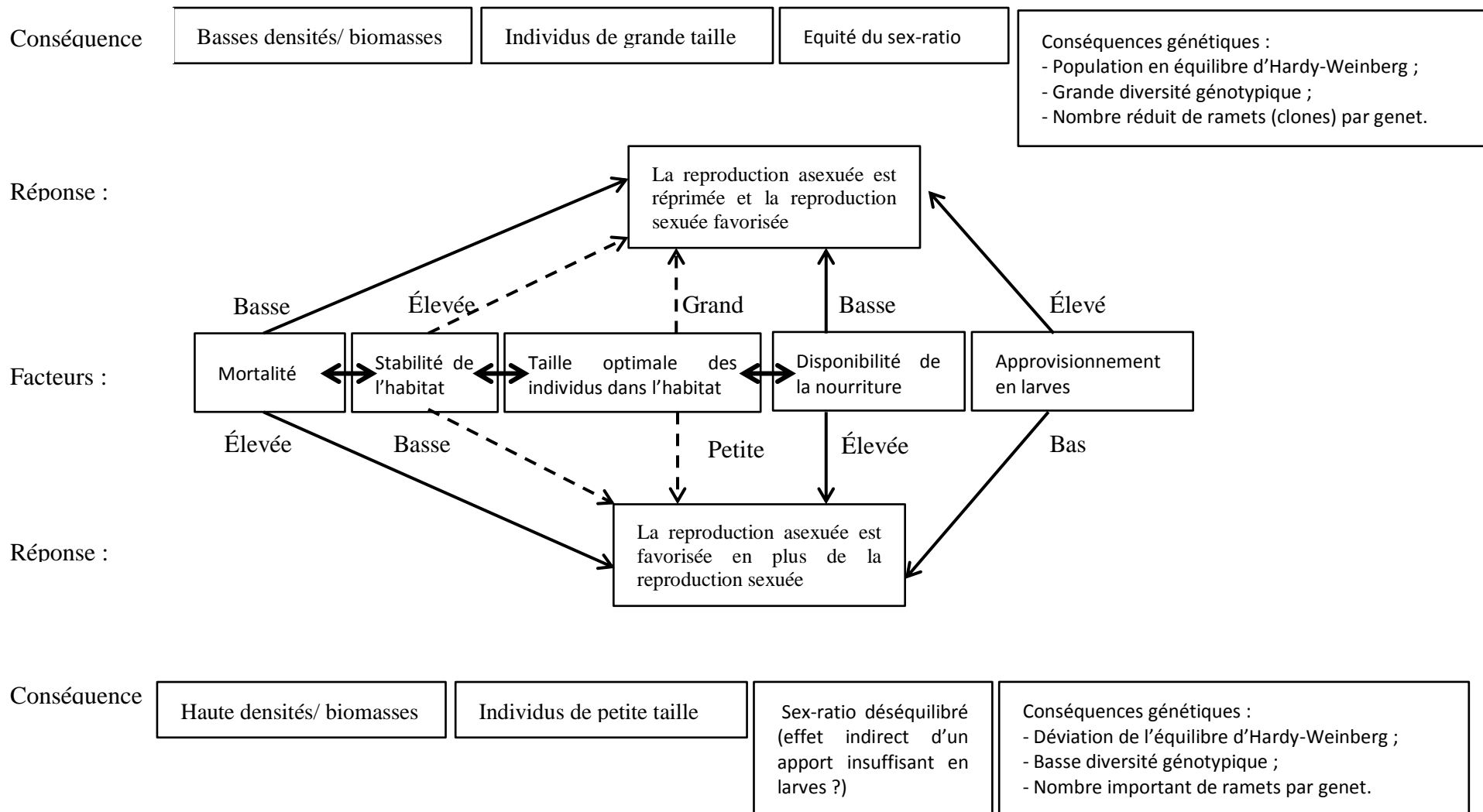


Figure 14. Modèle d'UTHICKE (2001) pour les facteurs influant la reproduction asexuée chez les Holothuries.

I.7.2 La reproduction sexuée chez les holothuries :

(MACKEY et HENTSCHEL, 2001)

Ce mode est le principal moyen de reproduction des holothuries et pour la grande majorité des espèces connues, elles sont dioïques. Il existe néanmoins des cas d'hermaphrodisme chez certaines espèces (SMILEY *et al.*, 1991; MACKEY et HENTSCHEL, 2001).

La reproduction sexuelle se compose de deux phases principales: la gamétogenèse et le frai. La gamétogenèse est la formation de spermatozoïdes et des ovules. Ce processus se déroule dans des tubules gonadiques regroupés en une ou deux touffes selon l'espèce (Figure 11). Le terme de ponte ou frai se référant à l'acte de libération des gamètes matures dans l'eau.

SMILEY *et al.* (1991) relèvent deux modes par lesquels le processus de la ponte peut se dérouler. Une première méthode est dite par diffusion de gamètes, par laquelle les concombres de mer dispersent leurs produits génitaux dans l'eau. Ce mode concerne la grande majorité des Holothuries.

Le deuxième mode « l'incubation » concerne lui 41 espèces environ, soit près de 3% des espèces connues. Ces espèces incubatrices produisent généralement un nombre d'œufs et de juvéniles incubés variant entre 2 et 70 (SMILEY *et al.*, 1991).

L'incubation pouvant se réaliser soit dans des poches tégumentaires inter-radiales, soit dans un marsupium dorsal, soit dans le tégument de la sole ou bien encore dans l'appareil génital.

En faisant cela, les espèces couveuses offrent une meilleure protection aux embryons en développement.

MCEUEN (1988) note qu'en dépit du mode de reproduction, une position particulière est prise par les concombres de mer adultes avant la ponte. Chaque individu libère son emprise sur le substrat et soulève son extrémité antérieure. Peu de temps après la prise de cette position, les mâles libèrent leurs gamètes dans l'eau.

La ponte des femelles, suit celle des mâles, généralement dans un délai de l'ordre de minutes à quelques heures.

Ainsi, pour de nombreuses espèces l'élévation de l'extrémité antérieure, l'étirement de l'introvert, l'agitation des tentacules, et le balancement sont des comportements souvent associés à la libération des gamètes.

D'autres comportements moins communs ont été associés à la phase de ponte, incluant l'agitation des podia de l'introvert, des vagues de contractions qui parcourent la paroi du corps, les mâles errants, l'agrégation et la pseudocopulation.

MCEUEN (1988) note également que les mâles libèrent rarement la totalité de leurs gamètes en une seule salve, contrairement aux femelles qui pondent souvent en une ponte explosive.

I.7.2.1 Facteurs influençant la reproduction sexuée

Pour HOPPER *et al.* (1998) un certain nombre d'études ont été menées pour déterminer les facteurs influençant la phénologie reproductive des invertébrés marins. Selon les gradients latitudinaux, des chercheurs ont suspectés qu'une élévation de latitude avait pour effet de raccourcir la période de reproduction.

De nombreux facteurs environnementaux ont été proposés pour expliquer cette synchronisation. Il s'agit notamment de la température (TANAKA, 1958), de la prolifération phytoplanctoniques (CAMERON et FANKBONER, 1986 *in* MACKEY et HENTSCHEL (2001)), la périodicité lunaire (KUBOTA et TOMARI, 1998) et la communication chimique (HAMEL et MERCIER, 1996).

A ce propos, HOPPER *et al.* (1998) notera qu'une grande partie des travaux de recherche ont portés sur les effets de la température alors que d'autres chercheurs suspectent la photopériode comme facteurs de control des cycles de reproduction chez les invertébrés (PEARSE et EERNISSE, 1982; PEARSE *et al.*, 1986a; PEARSE *et al.*, 1986b).

Concernant les concombres de mer, la grande majorité des connaissances proviennent d'études menées dans l'hémisphère sud, dans les zones tropicales du Pacifique (CONAND, 1981; HARRIOTT, 1982; CONAND, 1989; CONAND, 1993; CONAND, 1994; CONAND, 1996).

Souvent, il est mentionné dans la littérature que les Holothuries ont des cycles de reproduction synchrones. L'avantage d'avoir un signal qui coordonnerait la production des gamètes et/ou leurs libération dans le milieu réside dans la maximisation du taux de fécondation et par la même minimiser le gaspillage de gamètes (HAMEL et MERCIER, 1999). Or, ces deux aspects sont importants pour la réussite de la reproduction sexuée. En effet il faut de l'énergie pour produire et faire mûrir les gamètes, ainsi que pour les libérer (la reproduction ayant des coûts métaboliques). Chez la plupart des invertébrés, au moins la moitié de l'énergie totale ingérée est détournée vers la production de gamètes. Il est donc préférable de ne pas gaspiller cette énergie quand on ne peut rien en tirer.

Par exemple, il serait désavantageux pour un concombre de mer de libérer ses gamètes lorsque peu de ses congénères ou pas sont en ponte. Les gamètes libérés par cet individu deviendraient alors rien de plus que de la nourriture pour d'autres organismes. De même, si les conditions environnementales ne sont pas favorables pour le développement embryonnaire au moment de la ponte.

D'autres part, il est important pour les différentes espèces de concombres de mer de frayer à des moments différents dans le but de réduire la quantité de gamètes perdus dans l'hybridation (MACKEY et HENTSCHEL, 2001).

Un des facteurs primordiaux souvent cité comme influençant la ponte des Holothuries est la **température** de l'eau. Ceci est en grande partie basé sur les résultats des études de TANAKA (1958) sur l'espèce *Stichopus japonicus*.

D'autres études ont également rapportées que des températures de l'eau en hausse brutale, même de quelques degrés, induisaient la ponte chez certaines holothuries (LAXMINARAYANA, 2005; DABBAGH et SEDAGHAT, 2012), ce qui confirmerait le rôle déterminant de ce facteur dans le déroulement du cycle de reproduction.

CONAND (1993) et HAMEL *et al.* (1993) concluent qu'une majorité des espèces d'holothuries subissent une augmentation de la gamétogenèse après les mois d'hiver, lorsque la température de l'eau commence à s'élever. Cela implique une ponte durant les mois chauds de l'été, chose qui fut démontrée chez les espèces de deux zones tempérées et tropicales (CHAO *et al.*, 1994).

Un autre facteur suggéré comme contrôlant les cycles de reproduction des échinodermes est la **photopériode**. Bien qu'il n'ait pas été largement étudié chez les concombres de mer, ce facteur a fait l'objet d'études poussées chez d'autres échinodermes ; l'étoile de mer *Pisaster ochraceus* (PEARSE *et al.*, 1986a), l'oursin *Strongylocentrotus purpuratus* et les étoiles de mer *Leptasterias sp.* (espèce couveuse) et *Asterias vulgaris* (PEARSE *et al.*, 1986b).

PEARSE *et al.* (1986b) ont pu constater, chez les trois dernières espèces, que la photopériode a une grande influence sur l'initiation de la gamétogenèse. Résultats auxquels parviendra également MCCLINTOCK et WATTS (1990) chez l'oursin *Euclidaris tribuloides*.

Pour PEARSE *et al.* (1986b), lorsque *S. purpuratus* est exposé à une photopériode fixe de journées courtes (8-12 heures de lumière du jour), la croissance et la maturation des gamètes est activée. Et lorsque la durée du jour fut augmentée cela inhibe la gamétogenèse. Ainsi, en jouant sur la photopériode, ces derniers réussirent à faire décaler la période de reproduction de *S. purpuratus* de six mois, provoquant la gamétogenèse en hors saison. Ils obtinrent le même résultat avec les étoiles de mer *Leptasterias sp.* et *Asterias vulgaris* mais pas avec l'autre étoile de mer *Patiria miniata*.

Plus tard, une étude menée par CONAND (1993) a mis en évidence, de même que pour *S. purpuratus*, le rôle de la photopériode comme facteur déclencheur de la gamétogenèse chez cette holothurie.

A ce sujet CAMERON et FANKBONER (1986 *in* MACKEY et HENTSCHEL, 2001) proposent que la photopériode prenne un rôle plus passif concernant la phase de ponte. Ce facteur agirait ainsi principalement sur l'amélioration de la productivité du phytoplancton. D'autres parts, HOPPER *et al.* (1998) en étudiant *Actinopyga mauritiana* en milieu naturel (Tumon Bay à l'île de Guam entre Avril 1988 et février 1990) suggèrent que même si la température et/ou la photopériode sont importants dans la mise en place du calendrier de reproduction de l'holothurie, ces facteurs agissent non pas en terme relatif mais de manière absolue (en seuil). Les auteurs ayant constaté que les différences temporelles dans les pics de reproduction entre les années ont coïncidé avec les épisodes de La Niña.

Un autre facteur cité, qui influencerait grandement la ponte de certaines holothuries, est le **phytoplancton**. En effet, de nombreuses espèces ont des larves planctoniques, qui se nourrissent de phytoplancton. SMILEY *et al.* (1991) ont ainsi observé que *Cucumaria*

frondosa pondait brusquement lorsque les concentrations de chlorophylle étaient élevées ce qui indique un bloom phytoplanctonique (HAMEL et MERCIER, 1995).

Aussi pour l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis*, HIMMELMAN (1975) a établi que le signal pour le frai est donné par la floraison printanière de phytoplancton. Il nota qu'en 1973 la ponte a eu lieu brusquement au début du mois d'Avril au moment du bloom printanier de phytoplancton. Par contre l'année d'après (en 1974) la ponte a été moins brutale en corrélation avec la lenteur de la floraison du phytoplancton enregistrée.

L'auteur mènera une série de mesures en laboratoire sur un certain nombre d'animaux recueillis avant le frai. Maintenus, sous différentes températures et régimes de lumière (à 5°C et 14°C dans l'obscurité, et à 5°C et 14°C dans des conditions de lumière semblables du milieu naturel) ces animaux n'ont pas pondu lorsque survint la ponte en milieu naturel.

Cependant, les animaux du laboratoire ayant été remis par la suite dans leur milieu naturel ont tous pondus. En outre une grande proportion des animaux a pondu en laboratoire une fois exposés au phytoplancton recueilli avec un filet à mailles 50 µm. L'auteur suggère donc que certaines substances, liées au phytoplancton ou libérées par ce dernier, stimuleraient la ponte.

Il est aisé de concevoir que pour les holothuries qui sont des espèces à larves planctoniques, la synchronisation de la ponte avec la prolifération du phytoplancton augmente la probabilité de nourriture alors que des conditions favorables de température sont primordiales pour le développement des larves et des juvéniles.

Un autre facteur externe incriminé lui aussi dans l'induction de la ponte chez les holothuries est le **cycle lunaire**. BABCOCK *et al.* (1992) notent qu'ils étaient en mesure de prédire le jour et l'heure de la ponte chez trois espèces de concombres de mer: *Bohadschia argus* ; *Euapta godeffroyi* et *Stichopus chloronotus* selon les phases de la lune. Leurs observations montrèrent que ces espèces pouvaient pondre au coucher du soleil à la première, deuxième et troisième nuit suivant la pleine lune, pendant la saison de reproduction.

C'est le cas également pour *Polycheira rufescens* (KUBOTA et TOMARI, 1998) et *Holothuria scabra* (MORGAN, 2000) qui ont présenté un rythme de ponte lunaire au cours de la saison de reproduction. Ces deux espèces fraieraient ainsi au crépuscule à l'approche d'une nouvelle ou pleine lune, lorsque les marées sont à leur plus haut niveau. Pour KUBOTA et TOMARI (1998) la périodicité lunaire pourrait contrôler la ponte en stimulant les signaux endogènes chez les concombres de mer.

Il existe également la **communication chimique** comme autre facteur probable de synchronisation de la ponte. C'est d'ailleurs la piste de recherche la plus récente suivie concernant les facteurs influençant la reproduction des Holothuries. HAMEL et MERCIER (1996) ont réussi à démontrer l'utilisation de ces signaux chimiques au cours du cycle de reproduction de l'espèce de concombre de mer *Cucumaria frondosa*. Ils ont constaté que lorsque des animaux sont exposés à des conditions environnementales identiques et constantes, les individus de *C. frondosa* gardés en groupes présentent une synchronisation de la production de gamètes, contrairement à ceux maintenus en isolement. Aussi, il a été

constaté qu'un individu mature a une influence significative sur le processus de maturation d'un autre individu au stade précoce de développement gamétogénétique. Néanmoins ces derniers n'ont pu mettre en évidence cette influence que chez les individus du même sexe.

Une étude ultérieure réalisée par les mêmes auteurs (HAMEL et MERCIER, 1999) a conclu que le mucus est le médiateur chimique de la synchronie gamétogénétique chez *C. frondosa*. L'étude a également démontré que les individus vivant à différents niveaux photiques sont affectés par le mucus de la même manière. Par conséquent, le mucus serait l'agent par lequel les concombres de mer situés plus en profondeur arrivent à se synchroniser, là où d'autres facteurs exogènes sont négligeables, (i.e., changements de photopériode ou de température).

I.7.3 Le système reproducteur et développement larvaire chez les holothuries

Le système de reproduction des holothuries est constitué d'une ou deux gonades (selon le taxon). Cette gonade consiste en un groupe de tubules (en touffe) débouchant dans un conduit unique qui s'ouvre sur la surface supérieure de l'animal (Figure 11), à proximité des tentacules buccaux ou carrément entre ceux-ci (CONAND, 1993).

La famille des **Holothuridae** en possède une alors que les **Stichopodidae** en ont deux, une touffe de chaque côté du mésentère dorsal (Figure 11).

Les larves de toutes les classes ont des formes et des noms caractéristiques et sont très différentes des adultes.

Au terme de la vie embryonnaire, l'embryon se développe en de petites larves planctoniques ou nageant activement. Chaque classe contient des espèces chez lesquelles la mère est pourvue d'une poche incubatrice et qui n'ont ainsi pas de forme larvaire libre (BURKE, 2012). Chez les autres espèces, l'œuf se développe en une larve nageant librement dans l'eau (généralement après trois jours de développement embryonnaire). La première étape du développement larvaire est connue comme le stade **auricularia** qui est de l'ordre du millimètre de longueur (Figure 15).

La larve nage au moyen d'une longue bande de cils enroulé autour de son corps, et ressemble un peu à la larve **bipinnaria** de l'étoile de mer. Plus la larve grandit, plus elle se transforme en **doliolaria** avec un corps en forme de tonneau pourvu de trois à cinq couronnes de cils séparées. Les tentacules sont généralement les premières caractéristiques de l'adulte à apparaître, avant même les pieds ambulacraires.

Dans le Tableau 2 sont repris des résultats d'études sur les temps de développement larvaire, menées en écloserie sur deux variétés de la même espèce ; *Holothuria scabra* (Jaeger, 1833) et *Holothuria scabra* var. *versicolor* (Conand, 1986) par respectivement DABBAGH et SEDAGHAT (2012) et IVY et BENI GIRASPY (2006):

Tableau 2. Temps d'apparition des différents stades de développement larvaire chez deux sous espèces de *H. scraba*
(NA : données non disponibles)

Stade de développement	Temps écoulé	
	IVY et BENI GIRASPY (2006)	DABBAGH et SEDAGHAT (2012)
Fertilisation	0	0
1 ^{ère} scission (2 cellules)	40 min	NA
2 ^{ème} scission (4 cellules)	2h 10 min	NA
3 ^{ème} scission (8 cellules)	3h 40 min	NA
Blastula	9 h	NA
Fin Gastrula	2 jours	NA
Début Auricularia (Formation des lobes préoraux)	3 j 12 h	2 jours [350–450 µ]
Auricularia intermédiaire (Extension de protubérances)	8 j	4 jours
Fin Auricularia (Nodules hyalins distincts)	14 j	8 jours
Doliolaria (5 bandes ciliées)	17 j	14 jours [420–620 µ]
Début Pentactula (Disparition des bandes ciliées)	19 j	20 jours
Fixation (métamorphose complète, Juvénile de 1mm)	22 j	30 jours
Juvénile de 22 gr	NA	1 an

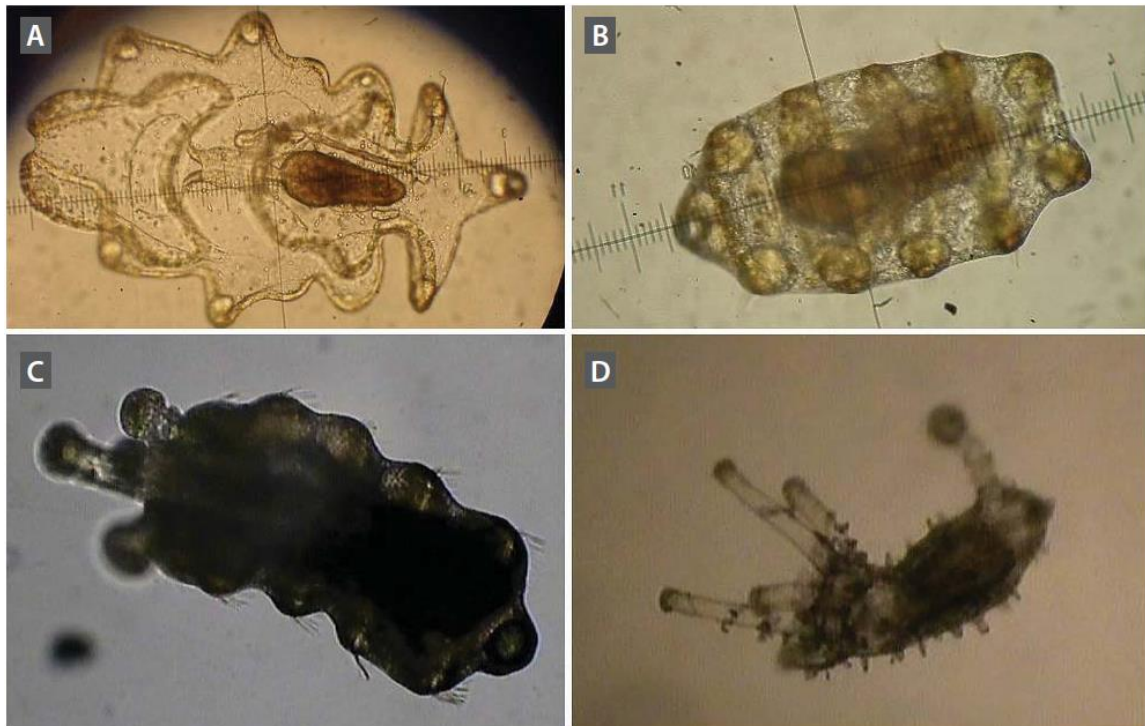


Figure 15. Photographies des différents stades de développement d'une holothurie Aspidochirote *Holothuria scabra* (Jaeger, 1833)

[Tirée de DABBAGH et SEDAGHAT (2012)].

A - *Auricularia*; B - *Doliolaria*; C - *Pentactula*; D - stade juvénile précoce.

MATERIEL ET METHODES

II. MATERIEL ET METHODES

II.1 Choix et localisation des sites de prélèvement

Deux questions qui s'étaient posées dès le début de l'étude ont été déterminantes dans le choix des sites d'échantillonnage :

La première, d'ordre scientifique avait trait à l'objectif même de l'étude. Quelle était la relation entre le comportement reproducteur des holothuries et les facteurs environnementaux du milieu ?

En d'autres termes, comment évaluer l'influence des facteurs environnementaux liés au milieu de vie sur le cycle de reproduction des holothuries Aspidochirotes des côtes Algériennes?

Vu le peu d'études réalisées sur ce sujet pour nos espèces méditerranéenne, il a paru judicieux de comparer des milieux écologiquement différents pour mieux cerner le déterminisme reproducteur chez ces organismes.

Dès lors, l'option de comparer deux sites, l'un plus ou moins épargné par l'influence anthropique et l'autre sous influence directe, a été retenue.

La plage de Tamentfoust qui est un site sous influence continentale directe a été retenue pour la collecte d'échantillons d'holothuries vivants en milieu perturbé.

Cette plage est située au niveau du cap Matifou à l'extrémité EST de la baie d'Alger dans la commune de Bordj El Bahri (ex. Lapérouse). Elle a pour coordonnées géographiques 36° 48.379 N / 003° 13.696 E. (Figure 16)

Le deuxième site, moins soumis à l'action anthropique, est situé dans le périmètre de la ferme mytilicole « ABBOURA » (commune de Aïn Taggourait ex. Bérard) dans la baie de Bou-Ismaïl. Les coordonnées du site sont 36° 36.608 N / 002° 36.995 E. (Figure 16)

Le site de Tamentfoust se différencie essentiellement par l'influence des eaux continentales qui y est beaucoup plus forte qu'au niveau du deuxième site à Bérard.

Cette influence continentale, qui a comme principaux vecteurs Oued El Hamiz et Oued el Harrach, se manifeste doublement au niveau du site de prélèvement. D'abord en termes de perturbation liée aux modifications des paramètres physiques du milieu (température, salinité et turbidité) mais également par les charges importantes de matière détritique et alluvions charriés par ces oueds.

Cette charge supplémentaire de matières particulaire véhiculée par les deux effluents, apporte en plus son lot de polluants organiques et inorganiques générés par les activités anthropiques installés sur les bassins versants. Cette matière particulaire vient ensuite alimenter la

production secondaire *in situ* contribue ainsi à augmenter la charge en matière organique morte disponible dans le sédiment. Or, c'est bien là le compartiment dans lequel évoluent les holothuries détritivores objet de l'étude.

Au contraire, le site de Bérard, est un site relativement éloigné de l'influence des eaux continentales ainsi que des zones urbaines et industrielles. Il est pour cela considéré plus stable écologiquement. Il est donc retenu pour servir de site témoin à l'étude du comportement reproducteur des cinq espèces d'holothuries Aspidochirotes en relation avec leur habitat.

Concernant la deuxième raison pour laquelle notre choix s'est porté sur ces deux sites, elle est purement d'ordre pratique. En effet, la question s'étant posée dès le départ : comment constituer les échantillons pour l'étude ?

Or, les holothuries n'étant ni pêcher ni produites en cultures en Algérie, le seul moyen de disposer de spécimens pour l'étude, passe forcément par l'échantillonnage *in-situ*.

Pour nous permettre de suivre de manière adéquate l'évolution temporelle des paramètres étudiés (variations inter-saisonniers), les sites d'échantillonnage choisis devaient présenter donc impérativement un accès facile et sécurisé à la mer (la collecte se faisant en plongée libre). D'où le choix du site de Lapérouse où nous disposons de la logistique fournie par l'association des sports subaquatiques « RECIF » qui a son siège sur place. De l'autre côté, pour le site de Bérard nous avons pu compter sur l'appui et le soutien de la direction de la ferme mytilicole ABBOURA (ex. ferme Khaber) qui nous a ouvert ses portes.

II.2 Caractéristiques des deux sites d'échantillonnage

II.2.1 Le site de Lapérouse :

L'eau au niveau du site est presque en permanence chargée en matériel particulaire. Il nous a été donné de constater cela au cours de nos différentes sorties sur terrain. D'ailleurs cette turbidité a rendu les tentatives d'échantillonnage souvent délicates par manque de visibilité (les prélèvements se faisant par plongée en apnée). Cette situation a tendance à s'empirer sous certains régimes de vents ; E à NE ou plein SUD et sous l'effet de courants favorables longeant le rivage de la baie dans le sens OUEST - EST.

Il est clair que cette partie Est de la baie d'Alger, se situant entre le Cap Matifou et l'embouchure de l'oued El Hamiz, est fortement influencée par les apports de ce dernier mais aussi par les effluents domestiques provenant de la région d'Alger Plage, Bordj El Bahri et Lapérouse. Surtout que cette zone connaît ces dernières années une très forte urbanisation (SAMSON-KECHACHA, 1993; MEZALI, 2008).

Pour BACHARI-HOUMA (2009), le secteur connaît un développement industriel et urbain qui l'expose à une pollution assez accentuée selon le sens du courant local. Les courants d'OUEST charrient tous ce que déversent des deux oueds El-Harrach et El-Hamiz vers le

site de La Perouse. Néanmoins, l'auteur attribue une plus grande influence dans la région aux apports de l'Oued el Harrach du fait de l'importance relative de son bassin versant. Ce dernier est estimé à 970 Km² pour un débit en période de pluie de l'ordre de 1 000 m³/s (mesures effectuées par le Laboratoire d'études Maritime LEM *in* BACHARI-HOUMA (2009)). Comparativement, les données mesurées pour l'oued El Hamiz sont plus modeste avec un bassin versant de seulement 160 km² et un débit régulé par le barrage du même nom (situé en amont de l'oued). Selon l'auteur cela suppose une charge polluante beaucoup moins importante que celle de l'Oued El Harrach.

Toutefois, nous avons pu observer durant les grandes crues saisonnières de l'année 2011, d'importantes quantités d'alluvions, de matière en suspension et de déchets en tout genre charriés par l'oued El Hamiz qui finissent par s'échouer sur les plages de Tammenfoust du fait de la proximité de son embouchure (Figure 16).

En effet, le site d'échantillonnage de La Perouse est situé à une distance de 1.52 miles nautiques au Nord de l'embouchure de l'oued soit dans le périmètre du panache en période de crue, contre 5.99 miles nautiques pour oued El harrach (Figure 16).

Une autre caractéristique importante du site est qu'il se situe à un des deux points d'entrée et de sortie des eaux de la baie d'Alger, l'autre point d'entrée étant Rais Hamidou (Pointe Pescade) à l'extrémité ouest de la baie.

Cette localisation dans une zone à forts courants longeant la côte en permanence explique le faciès sableux du fond. Les forts courants caractérisant cette région limitent les dépôts des fines particules charriées par les affluents continentaux et ces dernières sont en permanence remises en suspension pour se retrouver par la suite prises dans les courants de dérive (ROUIBAH *et al.*, 2005; BACHARI-HOUMA, 2009).

L'autre singularité du site de Lapérouse est qu'il est relativement plus abrité que le site de Bérard contre l'action de la houle et du vent en raison de sa situation partiellement protéger à l'intérieur de la baie d'Alger (SEMROUD, 1996).

II.2.2 Le site de Bérard (Ain Taggourait) :

Au contraire, le site « Bérard » est situé dans une baie ouverte et est donc beaucoup plus exposé aux houles et aux vents. Seule l'orientation SW-NE de la baie rend le site relativement à l'abri des vents de secteur EST et SUD-EST. Ce dernier reste néanmoins sous l'influence de l'hydrodynamisme général de la baie, qui a plusieurs reprises compliqua le travail de collecte des échantillons.

L'exposition aux courants et sa localisation relativement éloigné par rapport aux effluents majeurs de la baie (environ 10 miles nautiques de distance des embouchures des deux oueds : l'Oued Mazzafran à l'EST de la baie et l'Oued Nador à l'OUEST) minimise d'autant l'influence continentale au niveau du site « Bérard » (Figure 16 et Figure 17).

De plus, depuis la mise en service du barrage de Boukourdene (W. Tipaza) le débit de l'Oued Nador a énormément chuté et on peut supposer que l'étendue de son influence a énormément reculée.

L'autre aspect important, est que le tissu urbain de la région est nettement moins dense et étendu que celui autour de la baie d'Alger. Cela réduit d'autant l'impact des eaux domestiques sur la bande littorale. La carte établie par l'ex. Ministère de l'Environnement et de l'Aménagement du Territoire (MEAT) dans le cadre du programme d'aménagement côtier (PAC) « Zone Côtière Algéroise » (Figure 18), illustre cette évolution du tissu urbain dans toute la région Algéroise. Elle fait ressortir des différences de pression anthropique générée au niveau de nos deux sites d'études (Les flèches, Figure 18).

A la lumière des résultats du recensement effectué par l'ex MEAT entre 1987 et l'année 1997, on constate que c'est effectivement la zone EST de la baie d'Alger (où est localisé le site « Lapérouse ») qui a connu la plus grande pression urbanistique (les zones en jaune).



Figure 16. Vue aérienne de la côte centre montrant la localisation des deux sites de prélèvement. Le site « Lapérouse » situé au niveau de la baie d'ALGER et le site « Bérard » dans la baie de Bou Ismaïl. (©2013 Google)

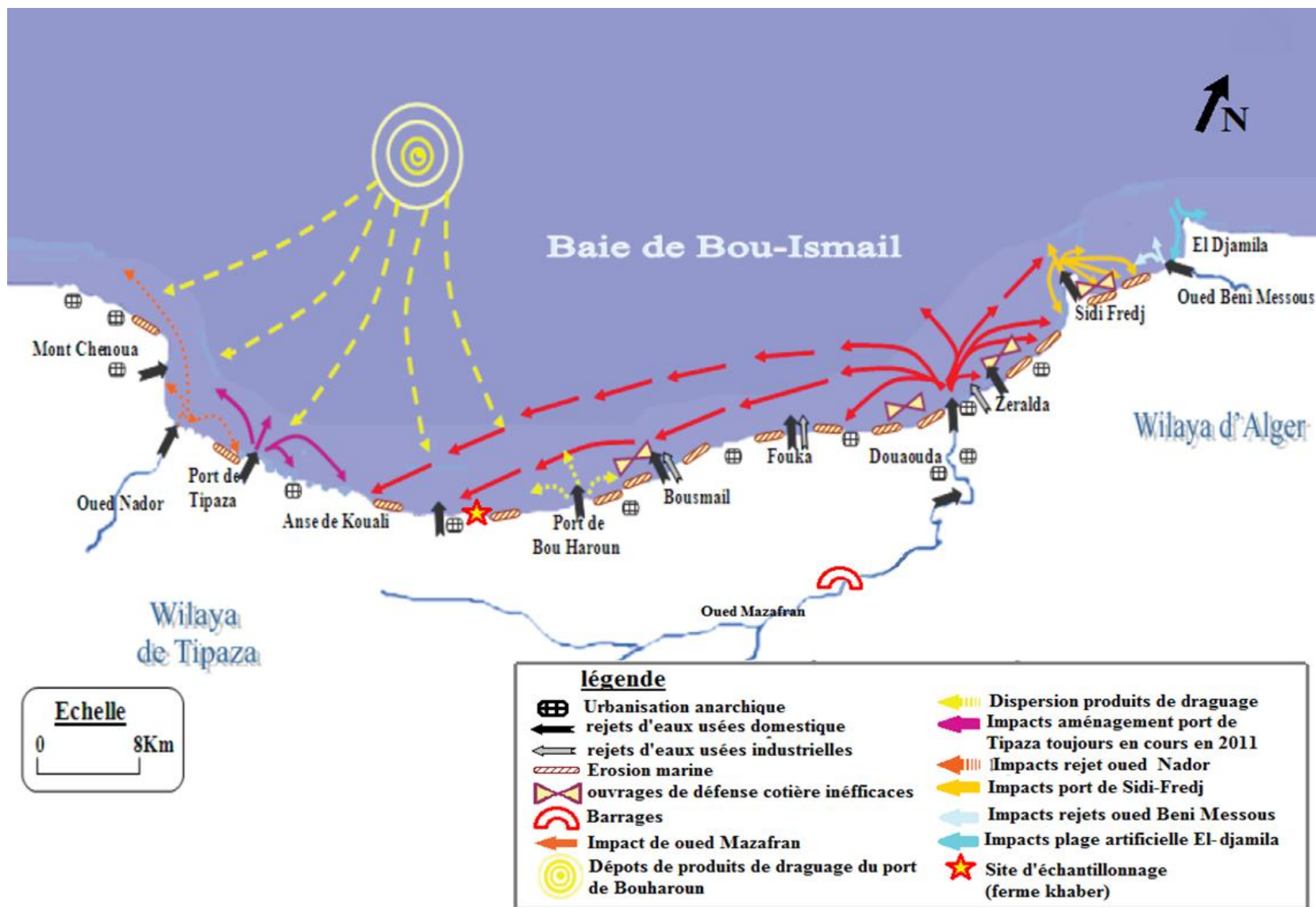


Figure 17. Carte des pressions naturelles et anthropiques autour du site d'échantillonnage de Bérard (baie de Bousmail). [Adaptée de (BACHARI-HOUMA, 2009)]

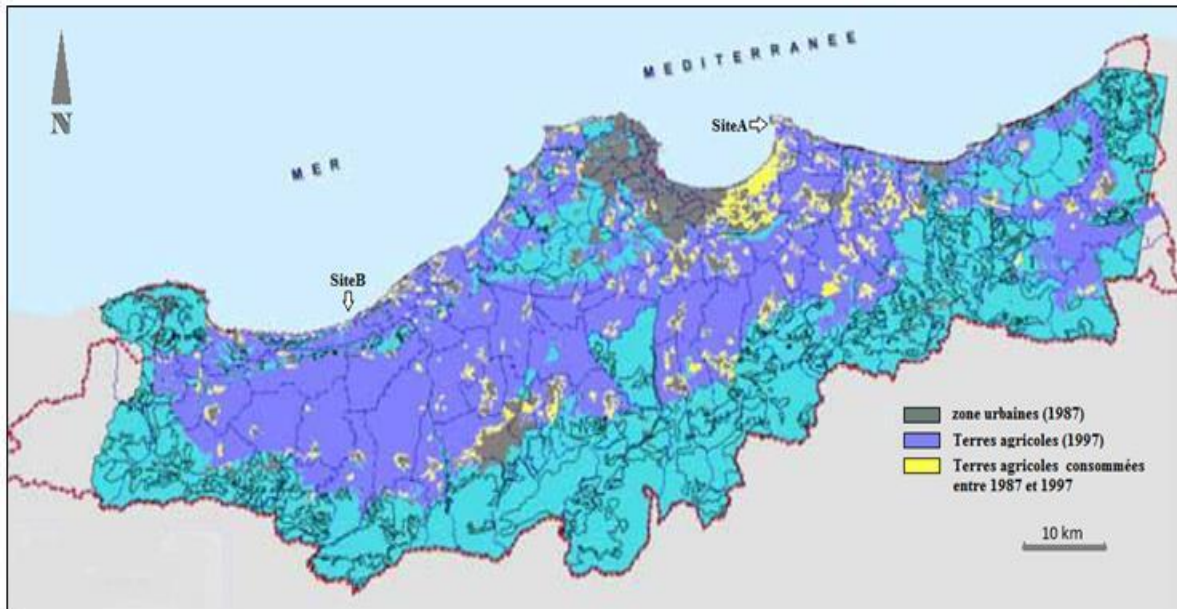


Figure 18. Évolution de l'urbanisation dans l'Algérois au détriment des terres agricoles entre 1987 et 1997 [source : M.E.A.T. (2005)]

La localisation des deux sites est matérialisée par les deux flèches blanches (A : Lapérouse, B : Bérard).

Enfin, nos observations *in-situ* (en plongée) au cours de la phase d'échantillonnage, confirment que le site « Bérard » est nettement mieux préservé, avec une couverture algale beaucoup plus dense sur la bande des 0m à -20m.

Le contraste avec le site « Lapérouse » est tel qu'il est possible d'avancer sur la foi des observations *in-situ* que l'herbier à *Posidonia oceanica* de la région de Bérard est en bien meilleur état et santé. D'ailleurs au niveau de « Lapérouse » il ne subsiste de l'herbier originel que quelques touffes éparses et clairsemées et on y relève un fort taux d'infestation par l'espèce algale invasive *Caulerpa racemosa* qui est indicatrice d'un déséquilibre de l'écosystème.

Comparativement, le site d'Ain Tagourrait (Bérard) nous a semblé moins concerné par l'invasion de la caulerpe (*C. racemosa*), même si quelques petites colonies en pu être observée dans le site (d'environ 2 m² de superficie) clairsemées au milieu de l'herbier à *Posidonia oceanica*.

II.3 Méthode de collecte du matériel biologique et des paramètres du milieu

Le matériel biologique de la présente étude a été collecté au cours de plongées en apnée au niveau des deux sites précités. Pour les besoins du suivi de la reproduction des holothuries la démarche d'échantillonnage retenue est la méthode de collecte systématique à l'intérieure de la frange proche côtière, sur des fonds de -4m à -10m. (Figure 19 A)

Pour chaque échantillon, la profondeur de collecte est systématiquement notée ainsi que la température de l'eau *in-situ*, l'état de la mer (force du vent) et la visibilité sous l'eau (par appréciation).

Les données de température de l'eau ainsi et de profondeur sont donnés par un ordinateur de plongée type SUNTO GEKKO (Figure 19 B). La précision de mesure de l'instrument fournie par le constructeur est de l'ordre de 0.3m pour la profondeur et 0.5° Celsius pour la température de l'eau.

La force du vent est estimé selon l'échelle Beaufort et la visibilité par appréciation selon une échelle à quatre niveau : visibilité très bonne ou bonne, moyenne, faible ou nulle.

L'échantillon ainsi récolté est maintenu dans un bac remplis d'eau de mer jusqu'à son traitement ultérieur au laboratoire.

Pour tous les échantillons, le temps entre la collecte et le traitement n'a guère dépassé les quelques heures nécessaires pour rejoindre le laboratoire.

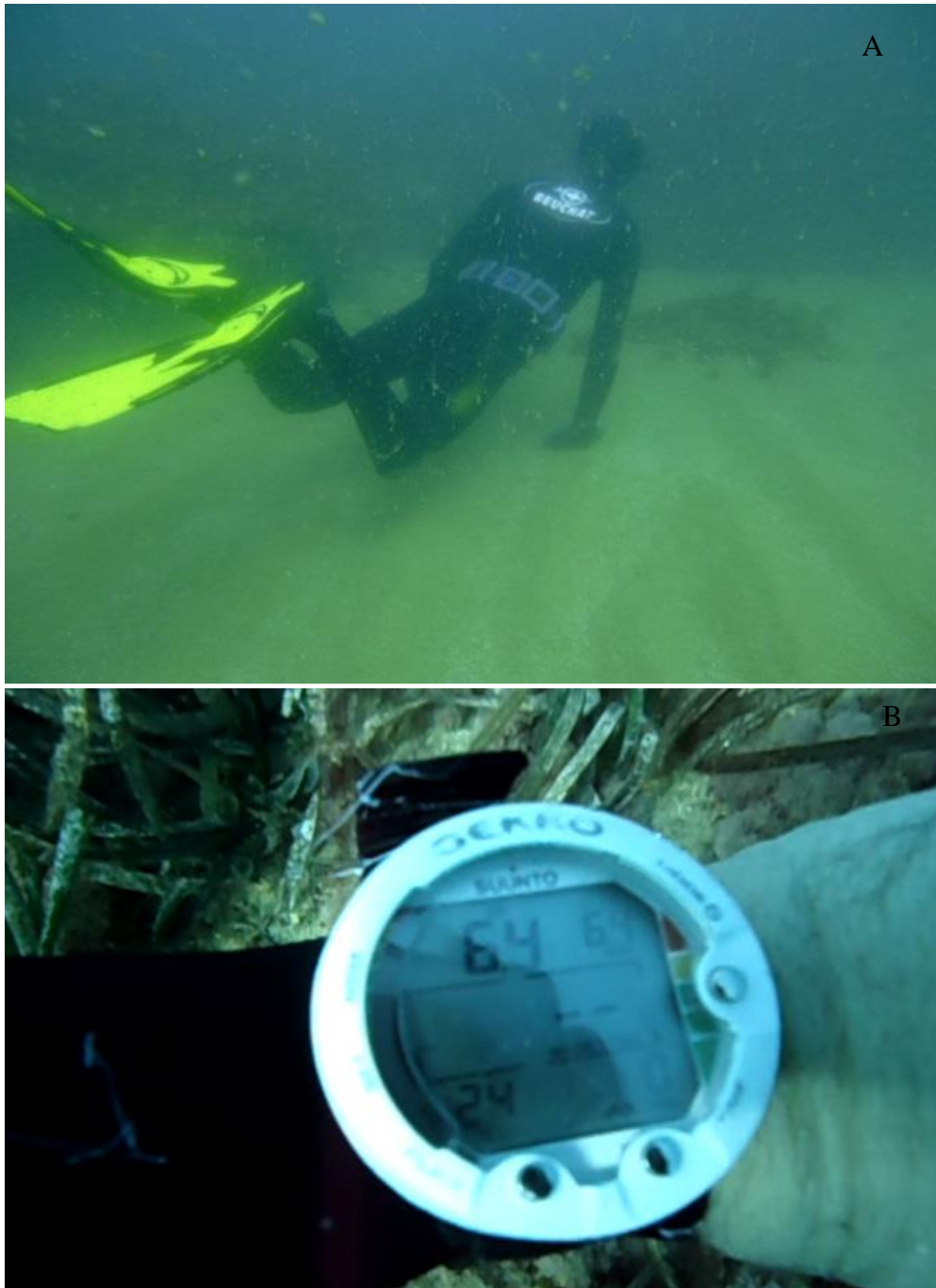


Figure 19. Collecte des échantillons biologiques.

- (A) photo sous-marine d'un plongeur en phase de recherche près du fond au site de Lapérouse.
- (B) photo sous-marine de l'ordinateur de plongée indiquant la profondeur de 6.4 m et une température de l'eau de 24°C prise au niveau du site de Bérard.

II.4 Mensurations et prélèvements des tissus biologiques

La biométrie des holothuries est particulièrement difficile à étudier en raison de la variabilité des mesures (CONAND, 1994). La consistance molle de son corps couplée à un squelette peu développé fait que les paramètres morphométriques varient suivant plusieurs paramètres ; l'état de contraction de l'animal, le volume d'eau contenu dans le cloaque et les arbres respiratoires, la quantité de liquide cœlomique et le sédiment contenu dans le tube digestif.

CONDE et LABOY-NIEVES (2006) ont relevé cette difficulté en étudiant la croissance de *Holothuria mexicana* et *Isostichopus badionotus* aux fins de l'évaluation des stocks. Ils exprimèrent à ce sujet leur inquiétude quant à la multiplicité des méthodes utilisées pour la mensuration des holothuries. Pour leur étude ils ont opté pour la longueur contractée (contraction obtenue en plongeant l'individu dans de l'eau de mer froide) estimant que c'est là la meilleure méthode pour les études non destructives (les spécimens seront relâchés après la manipulation).

Concernant la présente étude, et puisque de toute façon les spécimens échantillonnés devront être sacrifiés pour les besoins de l'étude des autres aspects biologiques, nous avons choisi de travailler sur les longueurs détendues, pour éliminer tous risques d'introduction de biais dû à une contraction partielle des individus des suites de leur manipulation (Figure 20_A).

Pour obtenir cette détente, les holothuries récoltées sont plongées dans une solution d'eau de mer additionnée de chlorures de magnésium $MgCl_2, 6H_2O$ (10 à 15g / litre), jusqu'à obtention de la relaxation totale des individus (environ 10 à 15 minutes plus tard). (Figure 20_B)

Après totale relaxation, tous les individus sont mesurés longueur totale (L_T) au 0.5 cm près avec un ruban mètre, en essayant de solliciter le moins possible l'animal pour ne pas provoquer de contraction. La longueur L_T étant mesurée dorsalement de l'extrémité buccale à l'extrémité anale.

Ensuite, l'animal est disséqué par incision longitudinale de la face ventrale ; de l'orifice anal jusqu'à l'ouverture buccale le long de l'espace interradiaire (Figure 20_D). La gonade est alors prélevée. Elle se trouve dans la partie antéro-dorsale du corps de l'holothurie ; elle est constituée d'une touffe unique de tubules gonadiques débouchant dans un bulbe. Ce dernier est inséré dans l'épaisseur du mésentère médio-dorsal constituant la base de la gonade. A partir de cette dernière, part un canal excréteur vers le gonopore situé à l'extrémité d'une papille à l'avant du corps. ([tiré de CUENOT (1948)])

Figure 11 et Figure 20_E et 22_C)

Un premier sexage de l'individu est réalisé macroscopiquement quand cela est rendu possible par l'état de maturité de la gonade (généralement les ovaires sont jaunes ou rouges orangés et les testicules sont blanchâtres à rosâtre en phase gamétogénétique avancée).

Le plus souvent nous avons constaté que lors de la phase de repos génétique la différenciation n'est pas aisée et nécessite le recours à la microscopie pour la détermination du sexe. C'est également le cas des plus jeunes individus.

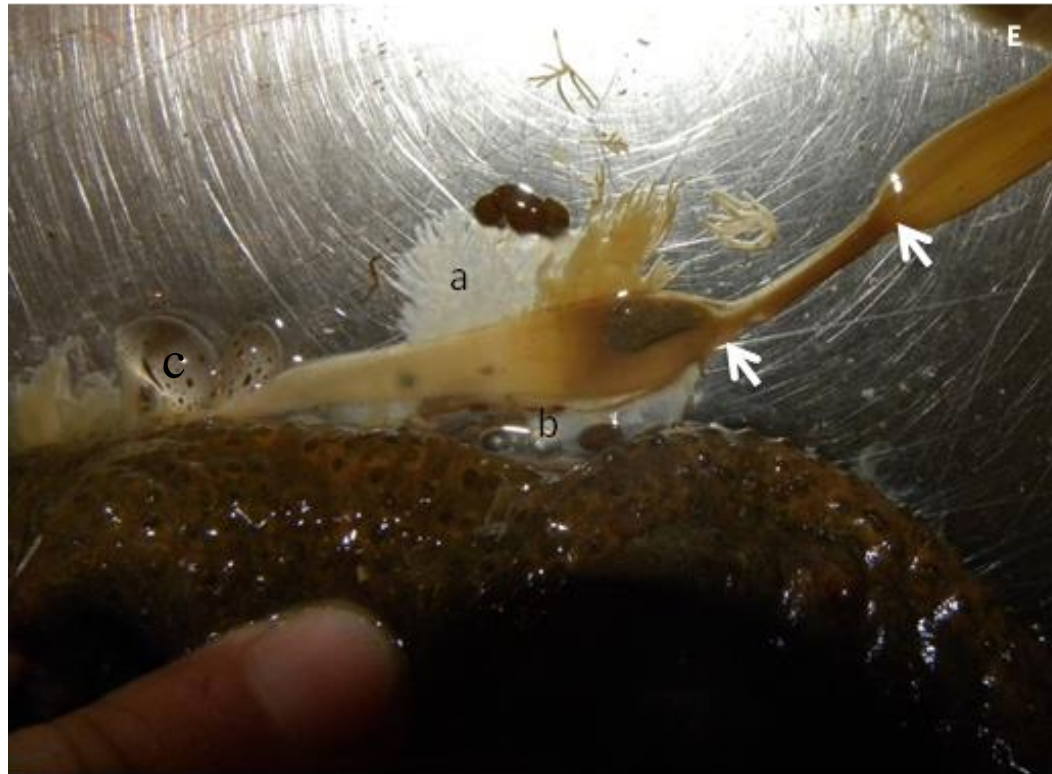
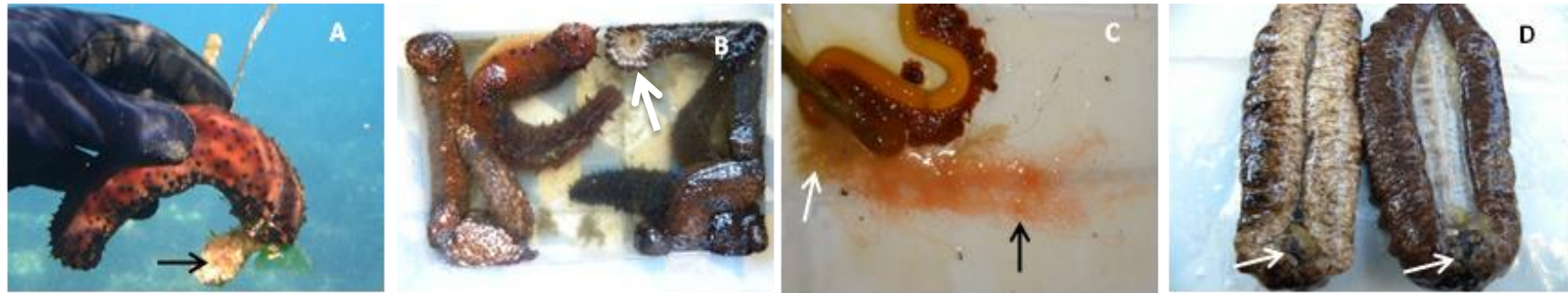


Figure 20. Traitement et dissection des échantillons biologiques d'holothuries.

A) Prélèvement d'un spécimen d'H.(R.) sanctori en plongée libre. L'individu s'accroche encore avec ses pédicelles à un bout du substrat duquel il a été arraché (flèche).

B) Spécimens maintenus dans un bac d'eau de mer additionnée de MgCl₂ pour favoriser la relaxation avant la prise des mensurations. (Flèche : couronne de tentacules détendus)

C) photo après dissection d'un spécimen montrant la touffe gonadique ; filaments rosâtres (flèche noire) enchevêtrés dans les ramifications des arbres respiratoires (flèche blanche).

La gonade est encore fixée par sa base au mésentère médiodorsal et donc au reste des viscères.

D) Deux spécimens après dissection auxquels il a retiré tous les viscères. Ne subsiste que la paroi du corps et la couronne de tentacules buccaux (flèches). Incision réalisée longitudinalement entre les deux muscles longitudinaux du bivium dans l'espace de l'interradius.

E) Touffe gonadique mâle (a) d'une *H. tubulosa* encore rattachée au mésentère médiodorsal de l'intestin (b). Vésicules de poli (c) et zone de rupture du tube digestif lors de l'auto-éviscération (flèches).

Dans d'autres cas, il s'est avéré que les gonades aient été complètement résorbées après la ponte de 2010. Ce phénomène ayant été relevé par DESPALATOVIC *et al.* (2004) chez *H.(H.)tubulosa* de l'Adriatique et par RAMOFAFIA et BYRNE (2001a) chez deux holothuries Aspidochirotés tropicales ; *Holothuria fuscogilva* et *Actinopyga mauritiana*.

Le traitement de la gonade au laboratoire consiste à relever le poids égoutté (W_g) au 0.01g près. Par la suite la gonade est fixée dans une solution de Bouin à l'eau de mer durant 24 à 48 heures (PIETERSE, 2006). Ensuite les échantillons sont rincés dans des bains successifs d'éthanol 50% et d'eau distillée jusqu'à disparition de la teinte jaunâtre de la solution de Bouin.

Tel que recommander par MARTOJA et MARTOJA-PIERSON (1967) et de BENSALÉM-BENDJELLOUL (1998), les gonades sont conservées dans le liquide d'attente composé d'éthanol à 70% jusqu'au traitement histologique (Voir chap. préparation histologique).

Après cela, le contenu interne de l'holothurie est vidé pour la prise du poids éviscéré (W_e) au 0.1g près. Toute l'eau et tous les organes internes (tube digestif, gonades, arbres respiratoires...) seront retirés.

La prise du poids éviscéré au contraire du poids total permet d'éliminer le biais que peut induire la prise en compte du poids des sédiments ingérés et de l'eau contenue dans la cavité coelomique lors de la pesée des individus poids total.

Le poids éviscéré (W_e) mesuré comprend donc, le poids de la paroi du corps, des cinq muscles longitudinaux ainsi que du bulbe buccal. Ce qui est de l'avis de beaucoup d'auteurs plus précis (CONAND, 1994; HOAREAU et CONAND, 2002; KAZANIDIS *et al.*, 2009; KAZANIDIS *et al.*, 2010a).

Enfin, à l'aide d'un pied à coulisse la mesure de l'épaisseur de la paroi du corps est relevée sur les deux parties de l'holothurie que sont le bivium et le trivium (avec une précision de mesure de 0.1 mm). Pour permettre l'analyse comparative des mesures, le milieu du corps de l'animal a été choisi comme point de prise de l'épaisseur de la paroi.

II.5 Méthodologie de l'étude de la reproduction des holothuries

Deux approches complémentaires sont utilisées pour étudier la biologie de reproduction des holothuries Aspidochirotés des eaux algériennes :


- ✓ Etude comparative de la croissance et suivit temporel de l'indice de condition et du RGS, par sexe et par site ;
- ✓ Etude histologique du cycle de reproduction et des stades de maturité des gonades ;

La première approche consistant à suivre l'évolution des indices de condition RGS « Rapport gonado-somatique » et Kn « Indice de condition relative de Le Cren » est la plus facile à mettre en œuvre et permet de cerner dans des délais très courts les principaux phénomènes du cycle de reproduction (gamétogenèse, périodes d'expulsion des gamètes), contrairement à l'approche histologique qui nécessite des prélèvements d'échantillons de gonades et des traitements fastidieux au laboratoire.

Cependant, même si elle est plus longue à mettre en pratique, l'étude histologique offre plusieurs opportunités que n'autorise pas l'étude des indices de conditions. En effet, les techniques histologiques rendent possible le suivi des stades d'évolution gonadique confus, notamment les phases de repos et de restauration des gonades après émission de gamètes. L'histologie permet également l'étude de la stratégie de ponte de l'espèce (partielle ou totale).

L'autre intérêt de l'histologie réside dans le fait qu'elle permet d'observer les processus biologiques qui prennent place à l'intérieur des gonades durant les différents stades de reproduction tel que les phénomènes d'atrésie ovocytaires en phases de post-ponte. Mais aussi, grâce à l'analyse d'images, des renseignements sur la qualité des gamètes peuvent être recueillis.

Enfin, en raison du phénomène de résorption gonadique après la ponte chez les holothuries Aspidochirotés (RAMOFAFIA et BYRNE, 2001b; DESPALATOVIC *et al.*, 2004) et c'est le cas pour les espèces concernées par la présente étude, il est clair que pour la détermination du sexe des individus en post-ponte le recours à la microscopie est indispensable (BASKAR, 1994).

Concernant l'analyse numérique, l'essentiel des traitements statistiques effectués sur les données présentées dans la présente étude, ont été réalisés avec le logiciel open-source  (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012) en s'appuyant sur les packages :

1. « CAR » (FOX et WEISBERG, 2011) ,
2. « Le logiciel R » (LAFAYE DE MICHEAUX *et al.*, 2010)
3. « RVAideMemoire » (HERVÉ, 2013).

Pour les statistiques descriptives, l'autre logiciel open-source TANAGRA[®] (RAKOTOMALALA, 2005) a été utilisé. Ce dernier présente en effet l'avantage d'être beaucoup plus maniable pour ce type de traitements basiques.

II.5.1 Le sex-ratio

MCGOVERN (2002) dans un essai sur la reproduction de l'étoile de mer *Ophiactis savignyi* (*Echinodermata, Ophiuroidea*) rapporte que le sex-ratio des populations naturelles suscite l'intérêt des biologistes au moins depuis l'époque de Darwin (1809-1882). Suite à quoi Fisher (1930 in MCGOVERN 2002) proposait un modèle fréquentiel simple et élégant prédisant un égal investissement pour la production des mâles et des femelles.

Pour MCGOVERN (2002) cette prédiction est confirmée chez de nombreux organismes, néanmoins des écarts dans les rapports sexuels peuvent survenir et même être la norme pour un certain nombre de taxons.

Il relève à ce sujet, plusieurs raisons pouvant aboutir à une telle situation :

- des différences en termes de taux de mortalité par sexe, induisant un déséquilibre dans le sex-ratio;
- des différences en termes de sex-ratio opérationnel observées chez les individus en ponte, pouvant être le résultat d'une différence d'âge ou de taille à maturité chez la population considérées ;
- Ou alors en raison de la fréquence à laquelle les deux sexes se reproduisent ;

Parce que le sex-ratio permet de déterminer la force et le sens de la sélection sur les caractères liés à la reproduction, l'étude des rapports sexuels et du comment des biais apparaissent dans les rapports sexuels ont été des domaines d'investigation extrêmement actifs en biologie.

Pour le gestionnaire des ressources naturelles, l'évolution en fonction de la taille du sex-ratio peut apporter des indications sur l'étude de la croissance par la méthode de PETERSEN par exemple (FONTANA, 1981). Car la difficulté qu'on éprouve parfois à suivre la progression de certains modes (particulièrement pour les classes âgées) peut être due à une croissance différentielle des deux sexes à partir d'un certain âge.

Dans certaines conditions, la sélection peut favoriser la surproduction dans la progéniture d'un sexe, créant ainsi un biais dans le sex-ratio primaire (c.-à-d. le sex-ratio à la naissance). Des biais dans le sex-ratio peuvent aussi apparaître secondairement, comme une déviation par rapport à un sex-ratio primaire, car les femelles et les mâles se distinguent dans divers aspects de l'histoire de leur vie. En sommes, l'auteur suggère que les différences dans les taux de mortalité entre les sexes pourraient être responsables des biais dans le sex-ratio observée.

Pour certains organismes vivants se reproduisant par clonage (reproduction asexuée comme pour certaines holothuries), des biais dans le sex-ratio peuvent également survenir si les femelles et les mâles se distinguent par le taux avec lequel ils produisent des clonemates (MCGOVERN, 2002).

A ce sujet, il est à constater un manque dans la littérature scientifique traitant de ce mécanisme de reproduction dans les taxons animaux.

Peu d'informations dans la littérature scientifique existent quant aux proportions relatives des deux sexes dans les populations naturelles chez les échinodermes. Les échantillons étudiés seraient dans la plus part des cas trop faible selon VEVERS (2009). L'auteur cite des travaux de Selenka (1867) et Becher (1907) qui concluent que les holothuries mâles sont généralement plus rares que les femelles alors que Koehler (1907 *in* VEVERS (2009)) observa plus de femelles que de mâles chez l'ophiure *Ophiacantha vivipara*.

Chez les échinides, HERNÁNDEZ *et al.* (2007) notent que la plupart des rapports sexuels ayant été signalés (pour les quelques espèces examinés de façon adéquate) le rapport est proches de 1:1. Néanmoins, Il cite les résultats de l'étude de LAWRENCE (1987 *in* HERNÁNDEZ *et al.* 2007) qui amène à penser que le ratio de 1:1 n'est pas universel pour le dit taxon.

Les écarts par rapport au 1:1, par excès de l'un ou de l'autre sexe, sont connus même chez les différentes populations de la même espèce (PEARSE, 1969). Des déviations à partir d'un sex-ratio de 1:1 pourrait refléter des conditions environnementales qui influenceraient la détermination du sexe selon PEARSE and CAMERON (1991 *in* HERNÁNDEZ *et al.*, 2007). Ils cite BOOLOOTIAN (1960) pour qui des variations prononcées de température peuvent influencer la différenciation sexuelle. Pour GHISELIN (1987) les populations existeraient en un état d'équilibre 1:1 mais dont le ratio serait affecté par la concurrence et les ressources disponibles.

Concernant la présente étude le sex-ratio calculé est celui défini conventionnellement comme étant le rapport du nombre de mâles au nombre de femelles :

$$\text{Sexe-ratio} = \frac{\text{Nb de mâles}}{\text{nb de femelles}} \quad (1)$$

Le taux de masculinité T_m et le taux de féminité T_f , quant à eux sont donnés par respectivement les l'équation (2) et (3):

$$T_m = \frac{\text{nb males}}{\text{nb total des individus sexés}} \times 100 \quad (2)$$

$$T_f = \frac{\text{nb femelles}}{\text{nb total des individus sexés}} \times 100 \quad (3)$$

La détermination du sexe est systématiquement faite par examen microscopique des gonades même si en période de maturation et de ponte l'aspect macroscopique des gonades le permet.

II.5.2 Étude du rapport gonado-somatique RGS

PIETERSE (2004) dans une analyse sur l'historique de l'utilisation des indices gonado-somatiques cita l'étude de MEIEN (1927 *in* PIETERSE, 2004) sur les variations ovariennes annuelles chez les femelles de *Perca flavescens* (Perciformes) comme étant la première citation sur l'utilisation de l'IGS en tant que biomarqueur de la reproduction. Plus tard, NICHOLSKY (1963 *in* PIETERSE, 2004) devait adopter cette méthode en entérinant le principe que «*l'effet de la taille du poisson sur la masse des gonades est éliminé en exprimant la masse des gonades en pourcentage de la masse corporelle*».

BOUAZIZ (2007) par contre, cite HOEK (1895) comme étant la plus ancienne référence de l'utilisation du poids des ovaires par rapport au poids d'un animal, pris comme référence et comme mesure de l'état de maturation.

Le Rapport Gonado-Somatique, noté RGS, est donné par le rapport du poids des gonades au poids éviscéré de l'individu (poids du corps sans organes) selon l'équation de CONAND (1977):

$$\text{RGS} = \frac{\text{Poids des gonades}}{\text{Poids éviscéré}} \times 100$$

Pour FREON (1977), le RGS est défini par le rapport du poids des gonades au poids total de l'individu.

De son côté BOUAZIZ (2007) note que pour le calcul du rapport gonado-somatique le poids du corps peut être considéré comme étant celui du poisson plein ou celui du poisson éviscéré.

Il est que dans la bibliographie deux indices sont couramment calculés pour rendre compte de la condition de maturité gonadique des êtres vivants. On parle à la fois de Rapport gonado-somatique noté RGS et d'Indice Gonado-Somatique noté IGS.

Pour LE BEC (1983), l'indice gonado-somatique, ou coefficient de Clark (CONAND, 1977), appelé également «*indice ovarien*», est utilisé lorsque le poids du poissons n'est pas disponible. Il est donné par l'équation :

$$\text{IGS} = \frac{Wg}{L^3} \times 10^4$$

Ou simplement :

$$\text{IGS} = \frac{Wg}{L^3} \text{ (FREON, 1977)}$$

où Wg est le poids des gonades et L la longueur de l'individu. Toutefois, ce rapport n'aura qu'une valeur relative dans le cas où b, de l'équation taille-poids $W = a \cdot L^b$, n'est pas égal à 3 et varie au cours de la croissance (CONAND, 1977).

Même si la plupart des auteurs utilisent le RGS ou rapport gonado-somatique comme indice de la maturité sexuelle, pour FREON (1977) l'IGS a l'avantage de ne pas nécessiter la mesure

du poids total de l'individu pour son calcul. En effet, ce poids n'est pas toujours facile à obtenir pour les individus de grande taille chez certaines espèces animales (ex. les thonidés).

Comme précisé auparavant, l'intérêt du suivi des indices ovariens réside dans le fait qu'ils permettent notamment :

- ✓ de connaître le nombre de pontes ayant eu lieu,
- ✓ et de chiffrer quantitativement l'importance d'une saison de ponte pour en tirer, par exemple, des conclusions relatives au recrutement.

FREON (1977) en choisissant le rapport du poids de l'individu au cube de sa longueur :

$$IGS = \frac{W}{L^3}$$

avancera comme argument que seule la connaissance de l'état de développement des gonades pour une taille donnée intéresse le biologiste. Il considère que le poids ne rend qu'imparfaitement compte de la taille de l'individu puisqu'il varie à longueur égale en fonction de l'état d'engraissement.

Néanmoins, l'auteur insiste sur le fait que lorsque la croissance est allométrique les variations de l'indice gonadique IGS en fonction de la taille L devront être interprétées avec prudence. Ainsi, si l'allométrie est majorante, l'IGS sera une fonction croissante de LT. Alors qu'à l'inverse, si l'allométrie est minorante, l'IGS diminuera avec l'augmentation de la longueur.

La comparaison des deux indices RGS et IGS serait donc hasardeuse du fait que le numérateur concerne le poids des gonades alors que le dénominateur concerne la longueur du corps de l'individu.

La relation entre RGS et IGS dépend donc de facteurs multiples :

- 1) du poids des gonades et de la longueur de l'animal ;
- 2) de la relation entre les dimensions de l'ovaire et celles de l'individu ;
- 3) de sa condition propre (morphologie individuelle, état de réplétion du tube digestif) ;
- 4) et de la valeur du coefficient d'allométrie propre à l'espèce.

Afin de supprimer l'influence de ce dernier facteur, FREON (1977) propose l'utilisation d'un "indice gonado-somatique net « IGS_n » :

$$IGS_n = \frac{\text{poids des gonades}}{aL^n}$$

Avec n le coefficient de l'allométrie reliant la taille de l'espèce à son poids par la relation :

$$\boxed{W=aL^n}$$

L'interprétation des résultats obtenus serait plus aisée mais resterait délicate du fait que l'indice IGS_n correspond au rapport du poids observé des gonades d'un individu à son poids total standard (poids attendu d'après la relation d'allométrie propre à l'espèce). Cette formulation présenterait l'avantage, selon l'auteur, de ne pas faire intervenir la condition relative de l'individu considéré, contrairement à la formule du RGS.

Ainsi, pour la présente étude, le suivi de l'évolution de l'état de maturité gonadiques des holothuries Aspidochirotes d'Algérie se fera au travers du suivi du rapport gonadosomatique RGS (CONAND, 1981) et de l' IGS_n (FREON, 1977) durant la période échantillonnée, en prenant en compte le poids éviscéré au lieu du poids total pour le calcul des indices.

II.5.3 Etude de la croissance et de l'indice de condition

La condition est une mesure de la santé physique d'une population d'organismes vivants basée sur l'embonpoint ou l'adiposité relative de l'individu. Le plus souvent la condition d'un individu est estimée en comparant le poids réel de l'individu à un poids attendu (espéré) en fonction de la longueur de ce dernier. En d'autres termes, la mesure de l'état d'un animal particulier est un exercice pour déterminer s'il pèse plus ou moins que prévu en fonction de sa longueur. Une mesure globale de l'état de toute une population est obtenue alors en faisant la moyenne de l'état de tous les poissons dans un échantillon.

Généralement, le changement du poids d'un animal peut être décrit par la relation $W=aL^b$ où W est le poids observé de l'animal, L : la longueur, alors que a et b : sont estimés par le $Ln W = Ln a + b Ln L$ (a , étant la constante de régression et b la pente de la droite de régression).

Par conséquent, $b < 3$ représente le cas où l'animal devient moins rond à mesure que sa taille augmente, alors que quand $b > 3$ il prend de l'embonpoint avec l'augmentation de taille. Ce sont là les deux cas de croissance allométrique. Par contre quand $b = 3$, on pourrait dire que la croissance est isométrique (croissance des proportions du corps inchangés avec la pesanteur spécifique), mais il est possible que la forme change lorsque $b = 3$, par la variations du coefficient a (JONES *et al.*, 1999).

L'hypothèse étant que des individus plus lourds pour une longueur donnée sont en meilleure condition. L'utilité de mesurer la condition physique des organismes vivants comme indicateur de l'état de santé de la population a été résumée par BLACKWELL *et al.* (2000). Ils expliquent que pour les besoins de la gestion des stocks de poissons : « l'état de l'animal peut être extrêmement important pour les gestionnaires des pêches. Un animal dodu peut être un indicateur de conditions environnementales favorables (habitat favorable, forte disponibilité de la nourriture...etc.), tandis que des individus minces peuvent indiquer des conditions environnementales moins favorables. Ainsi, être en mesure de surveiller le bien-être des animaux peut être d'une extrême utilité pour les biologistes des pêches qui doivent faire des recommandations de gestion concernant les populations sauvages. »

Bolger et Connolly (1989 *in* JONES *et al.*, 1999) identifient huit formes d'indices utilisées dans la bibliographie pour analyser et mesurer l'état des poissons. Trois sont couramment utilisés (BLACKWELL *et al.*, 2000) :

1. Le Facteur de condition de Fulton :

$$K = \frac{W}{L^3} \times cte$$

Où la constante cte n'est qu'un facteur d'échelle égale à 100 000 si l'échelle métrique est utilisée et 10 000 si c'est l'unité anglaise.

Évidemment le facteur de Fulton suppose une croissance isométrique ce qui n'est pas le cas chez beaucoup d'organisme vivants. Une alternative à cet inconvénient fut proposée par Bagenal *et* Tesch (1978 *in* RICHTER *et al.*, 2000) pour éliminer l'effet de l'allométrie sur l'estimation de la condition de l'animal en remplaçant le facteur d'allométrie:

$$K' = \frac{W}{L^b} \times 100$$

Où b est une constante déterminée par la relation taille-poids:

$$W = a \times L^b$$

2. Le Facteur de condition Relative de Le Cren :

COMPUTING (1951) introduit la notion de Facteur de Condition Relative pour mesurer l'état des poissons et suggère que K_n pouvait servir à distinguer et mesurer séparément les influences de la longueur et d'autres facteurs sur la condition. Le facteur de condition relative est calculé selon la formule:

$$K_n = \frac{W}{W'}$$

W étant le poids de chaque poisson et W' le poids relatif prédit pour la population étudiée à la longueur spécifiée.

Néanmoins BOLGER et CONNOLLY (1989 *in* BLACKWELL *et al.*, 2000) montrent que les comparaisons de K_n sont limitées aux espèces ou régions qui ont la même pente **b** de la relation taille-poids.

Pour SWINGLE et SHELL (1972) K_n pourrait servir à la mise en évidence d'un cas de pollution ou toute autre situation de stress physiologique prolongé sur un segment d'une population d'animaux.

Pour ANDERSON et NEUMANN (1996 in BLACKWELL *et al.*, 2000) il existerait un avantage pratique à l'utilisation de Kn en ce que la moyenne chez les animaux de toutes les longueurs pour toutes les espèces avoisine 1. Ainsi, l'influence de la longueur est supprimée comme cela fut indiqué par COMPUTING (1951).

L'inconvénient dans l'utilisation de Kn apparaît lors de la comparaison de l'indice entre espèces ayant des pentes b de la relation taille-poids différente (ANDERSON ET NEUMANN, 1996). Il est nécessaire donc que des équations différentes de W' soient établies pour chaque région ou peut-être pour chaque population, d'où la difficulté de comparer ces indices estimés pour différentes masses d'eau.

3. Le poids relatif

WEGE et ANDERSON (1978 in BLACKWELL *et al.*, 2000) ont introduit pour la première fois l'idée du poids relatif W_r comme mesure de la condition chez la perche à grande bouche (*Micropterus.salmoides*). Ils estiment que W_r possède plusieurs avantages par rapport aux autres mesures de l'état des animaux:

- (a) le calcul serait simple,
- (b) W_r ne change pas avec les différentes unités de mesure
- (c), poids standard (W_s) compensent les changements inhérents à la forme du corps,
- (d) les Variations de W_r seraient principalement due à des facteurs écologiques existantes, et
- (e) les valeurs de W_r peuvent être comparées entre individus de différentes longueurs et de différentes populations.

Le Poids relatif se calculant comme suit:
$$W_r = \frac{W}{W_s} \times 100$$

Où W est le poids réel de l'individu, et W_s = le poids standard pour des individus de même longueur.

Simplement dit, l'équation donnant le poids standard pour une espèce donnée est une relation taille-poids qui prédirait à 75% des cas les variations du poids moyen des individus en fonction de la longueur de ces derniers.

CONE (1989) soulève quelques réticences quant à l'utilisation des indices de condition en gestion des ressources vivantes. Pour lui, leur utilisation pour définir la relation liant la taille aux poids des individus d'une population ou sous-groupe (par exemple, la race, le sexe ou la catégorie d'âge) donnent, dans de nombreux cas, une représentation inexacte de cette relation. Il se base sur le fait que la réduction de la relation taille-poids à deux dimensions en un seul résultat statistique génère forcément une perte d'informations sur le lien entre ces deux paramètres. L'auteur reprochant à ces indices des postulats qui seraient erronés.

Le facteur de condition de Fulton (K) serait basé sur l'hypothèse que la pente de la relation entre le poids et la longueur est de 3,0. Le facteur de condition relative (Kn) est lui basée sur l'hypothèse que les pentes de tous les échantillons devant être comparées sont égales à une valeur spécifique. Alors que le Poids relatif (Wr) est basée sur l'hypothèse que la pente et l'ordonnée à l'origine de la relation taille-poids sont les mêmes que ceux d'une équation «idéal».

Pour l'auteur, au lieu de fournir des descriptions simples et interprétables de la relation taille-poids des populations d'animaux, ces indices couramment utilisés présentent des failles critiques qui peuvent conduire à des conclusions erronées. Le Poids relatif étant selon lui le plus trompeur de ces indices, et son utilisation doit être réexaminé avant que son utilisation ne devienne aussi abusive que ce qui fut déjà fait avec le facteur K de Fulton.

Pour CONE (1989), la méthode la plus pratique pour l'évaluation de l'état d'un animal passe par l'estimation des paramètres de la régression ordinaires des moindres carrés.

MURPHY *et al.* (1991) nuancent quant à eux les conclusions de CONE (1989) considérant que l'indice du poids relatif (Wr) permettait d'interpréter facilement l'état des animaux de diverses espèces et diverses longueurs. Mais que c'est la prolifération rapide de l'utilisation de l'indice, avec une approche fragmentaire de la recherche sur ce sujet, aurait conduit à un ensemble confus d'équations et de méthodes de développement de ces équations.

L'auteur recommande donc un certain nombre de règles qui devraient permettre d'apporter une certaine cohésion et consistance aux équations du poids standard :

1. L'adoption de la technique de « Regression-Line-Percentile (RLP) » comme méthode standardisée pour développer les équations spécifiques du poids standard (Ws) en raison de la bonne cohérence statistique démontrée par la dite approche ;
2. La modélisation des équations à partir de données du 75^{ème} centile du poids pour une interprétation cohérente et à partir d'ensembles de données qui représentent l'ensemble de l'éventail géographique des espèces ;
3. Le Poids standard devrait être considéré comme une référence pour la comparaison plutôt qu'un objectif de gestion ;
4. Les équations du poids standard Ws obtenues doivent être évaluées pour les biais liés à la longueur. Aussi, la longueur minimale applicable pour Ws doit être définie en raison de l'importance de l'erreur lors des pesées des petits individus
5. Enfin, les équations du poids standard proposées devraient être publiées dans des revues révisées par des pairs pour faciliter l'application et l'évaluation efficace par la communauté scientifique.

Pour la présente étude, le facteur de condition de Fulton « K » a d'emblée été écarté en raison de l'allométrie minorante caractérisant les holothurie en général (CONAND, 1994; UTHICKE, 2001; AL-RASHDI *et al.*, 2007; HERRERO-PÉREZRUL et REYES-BONILLA, 2008; KAZANIDIS *et al.*, 2009; ABDEL RAZEK *et al.*, 2010; KAZANIDIS *et al.*, 2010b) et celles des eaux algériennes également comme cela fut établi par MEZALI *et al.* (2006) pour les deux espèces *Holothuria (H.) tubulosa* et *H.(R.)poli*.

Pour le poids relatif « Wr », il est pour le moment impossible de le mettre en œuvre car nous ne disposons pas d'assez de couples de données taille-poids pour ces espèces nous permettant d'établir une équation du poids standard correct.

Seul le facteur de condition relative de Le Cren « Kn » sera utilisé pour la mise en évidence d'une éventuelle influence des paramètres environnementaux ou facteurs de stress (pollution, perturbation physico-chimique du milieu ...etc.) sur la condition des holothuries *Aspidochirotés*. Par-delà cette relation, le lien sera ensuite fait avec le comportement reproducteur chez ces animaux. Cette influence est établie ou non en comparant les indices de condition entre les deux sites d'échantillonnage et au cours des saisons.

Suivant les recommandations des auteurs, on se propose de n'effectuer de comparaison de l'indice Kn qu'au sein de la même espèce. D'autre parts, les deux sites de prélèvement retenus sont assez proches géographiquement pour que les différences observées dans les indices de condition soit le reflet d'une différence dans l'état de la sous-population considérée. En somme cela revient à comparer Kn chez des individus de la même espèce et dans la même zone tel que recommandé par BLACKWELL *et al.* (2000).

Comme précisé auparavant, il sera pris en compte pour cette partie de l'étude sur la croissance des holothuries *Aspidochirotés*, la longueur détendue L_T et le poids éviscéré We .

L'étude de la relation entre la croissance pondérale des individus et leur taille est effectuée sur la base de l'équation de la croissance allométrique communément admise (CONE, 1989):

$$Y = a X^b$$

Où Y est le poids du corps We exprimé en grammes, X la longueur totale L_T exprimée en cm, « a » étant l'ordonnée à l'origine et « b » la pente de la droite de régression.

L'équation s'écrit donc :

$$We = a L_T^b$$

L'estimation des deux paramètres a et b se faisant par la résolution de l'équation qui est la forme linéarisée de l'équation de régression précédente. Cette linéarisation s'obtient par la transformation logarithmique des facteurs de régression.

Ce qui donne :

$$\ln (We) = \ln (a) + b \ln (L_T)$$

II.5.4 Etude histologique des gonades :

Pour cette partie de l'étude le protocole utilisé pour le traitement des gonades en vue de l'étude histologique s'inspire principalement des ouvrages références : MARTOJA et MARTOJA-PIERSON (1967); BENSALÉM-BENDJELLOUL (1998).

L'analyse histologique se base sur les résultats du traitement de 119 gonades (tous sexes confondus) prélevées systématiquement à partir de l'échantillon global composé de 169 spécimens d'holothuries. Le reste étant des individus n'ayant pas présentés de gonades identifiables à la dissection, au nombre de 10, auxquelles s'ajoutent 06 individus de l'échantillon du 23 Avril 2011 pour lesquels il a été impossible d'appliquer le protocole de travail en laboratoire et enfin 34 gonades collectées en 2012 puis conservées mais toujours en attente d'un traitement histologique (par manque de temps).

Pour l'échantillon du 23 avril 2011, nous avons malgré nous expérimenté l'effet du stress sur ces organismes primitifs. En effet, lors du transport des holothuries après leur collecte dans un bac d'eau de mer commun, tous les spécimens de l'échantillon ont expulsé leurs viscères et les organes s'étant emmêlés dans l'eau du bac ne pouvaient plus être différenciés.

Le Tableau 3 ci-après dénombre les échantillons d'holothuries objet du traitement histologique. Les effectifs étant regroupés par site et par sexe.

Tableau 3. Effectifs des échantillons d'holothuries utilisées pour l'étude histologique

	Espèces	Effectif total	♂	♀	Sexe indéterminé
Bérard	<i>Holothuria (P.) sanctori</i>	42	14	26	2
	<i>Holothuria (H.) tubulosa</i>	6	2	3	1
	<i>Holothuria (R.) poli</i>	15	10	4	1
	<i>Holothuria (H.) stellati</i>	-	-	-	-
	<i>Holothuria (P.) forskali</i>	-	-	-	-
Total Bérard :		63	26	33	4
Lapérouse	<i>Holothuria (P.) sanctori</i>	24	8	16	-
	<i>Holothuria (H.) tubulosa</i>	6	1	4	1
	<i>Holothuria (R.) poli</i>	4	1	3	-
	<i>Holothuria (H.) stellati</i>	5	4	1	-
	<i>Holothuria (P.) forskali</i>	4	3	1	-
Total Lapérouse :		43	17	25	1
Total général :		106	43	58	5

Le traitement histologique des gonades passe par cinq étapes : (MARTOJA et MARTOJA-PIERSON, 1967; BENSALÉM-BENDJELLOUL, 1998) :

II.5.4.1 La fixation des tubules gonadiques

Les gonades une fois prélevées et pesées sont fixées dans du Bouin aqueux (préparé à l'eau de mer) dans des piluliers en verre pour une durée de fixation de 2 à 4 jours (TANAKA, 1958; KIM, 1968; HAMEL *et al.*, 1993; SEWELL et CHIA, 1994; TEHRANIFARD *et al.*, 2006).

La gonade est fixée dans sa totalité toute en prenant soin de garder la proportion de 1/3 du volume de gonade pour 2/3 de Bouin pour une bonne fixation.

A noter que la bonne marche de cette phase fut grandement facilitée par la forme même de la gonade des holothuries composée de tubules. Cette configuration offre en effet une surface de contact plus grande au fixateur. De plus, la finesse des parois gonadiques facilite grandement la pénétration du fixateur.

II.5.4.2 Inclusion à la paraffine

Selon MARTOJA et MARTOJA-PIERSON (1967); BENSALÉM-BENDJELLOUL (1998) avant de procéder à l'inclusion des pièces, celles-ci ont été lavées pour arrêter la fixation. Ensuite, les échantillons sont amenés graduellement dans une série de bains vers le solvant du milieu d'inclusion. Ces étapes sont décrites ci-dessous :

II.5.4.2.1 Le rinçage

Après 2 à 4 jours de fixation au Bouin, les gonades sont retirées puis rincées à plusieurs reprises. Le rinçage est réalisé à l'eau courante alternée avec un rinçage à l'alcool éthylique à 50% (GUZMAN *et al.*, 2003; TEHRANIFARD *et al.*, 2006).

Cette étape est répétée plusieurs fois jusqu'à élimination du maximum de résidus de Bouin ce qui se traduit par la perte de la teinte jaunâtre caractéristique du fixateur.

A la fin du rinçage les pièces sont conservées dans de l'éthanol à 70% qui est le liquide d'attente préconisé par MARTOJA et MARTOJA-PIERSON (1967) ; les échantillons pouvant y rester fixés plusieurs mois sans risque de détérioration.

II.5.4.2.2 La déshydratation

Cette étape sert à amener la pièce depuis le liquide de lavage, ou comme dans notre cas le liquide d'attente (alcool éthylique 70°) jusqu'à l'alcool absolu, par l'intermédiaire de bains successifs.

En pratique cela donne:

1 bain de 20 à 30 minutes _____ Ethanol 70-75° ;

2 bains de 20 à 30 minutes _____ Ethanol 90-95°;

3 bains de 20 à 30 minutes _____ Butanol 100° ;

Nous précisons ici que pour l'alcool absolu nous avons opté pour le butanol qui selon MARTOJA et MARTOJA-PIERSON (1967) provoque moins de rétrécissement des tissus que l'éthanol.

II.5.4.2.3 L'éclaircissement

C'est le passage de la pièce dans un solvant à la fois miscible à l'alcool et à la paraffine. Cette étape comporte dans le cas présent 2 bains successifs de 15 minutes chacun dans du toluène, que nous avons choisi comme solvant.

Néanmoins, MARTOJA et MARTOJA-PIERSON (1967) préconisent de ne pas trop prolonger la durée de cette étape, qui doit être adaptée à la grosseur des échantillons, car les solvants benzéniques sont connus pour avoir un effet durcissant sur les tissus organiques.

II.5.4.2.4 L'imprégnation

L'éclaircissement des pièces est immédiatement suivi d'une imprégnation très soignée à la paraffine. C'est une étape qui se réalise à chaud à une température très légèrement supérieure au point de fusion de la paraffine (de 1° ou de 2°C).

Dans le cas de la présente étude, comme la paraffine utilisée a un point de fusion de 56°C (PARAPLAST PLUS de la marque McCormick Scientific), l'étuve a été réglée à 2 degrés au-dessus la température de fusion, soit à 58°C.

Trois (03) bains successifs ont ainsi été pratiqués afin d'éliminer totalement le solvant intermédiaire. La durée de chaque bain n'étant pas fixe ; dépendant essentiellement de la nature du tissu à imprégner et de la grosseur de la pièce selon MARTOJA et MARTOJA-PIERSON (1967), nous l'avons fixé à ½ heure pour chaque bain. Ce choix nous l'avons fait en tenant compte de la faible grosseur des tubules et de la finesse des parois gonadiques.

L'inclusion proprement dite dans les blocs de paraffine consiste à positionner les pièces dans les moules préalablement remplis de paraffine en fusion et à les placer de manière à pouvoir obtenir les coupes recherchées.

II.5.4.3 Coupe et montage

A partir de ces blocs ainsi moulés, des coupes semi-fines (de 6 à 8 µm d'épaisseur) sont réalisées au microtome (réf. KD-2258 de la marque KEDEE - HEJIANG JINHUA KEDI Instrumental Equipment) (Figure 21).

Immédiatement après, les coupes sont étalées sur des lames de verre à l'eau gélatinée de MASSON (MARTOJA et MARTOJA-PIERSON, 1967). L'eau gélatinée servant à coller les coupes sur la lame porteuse.

Les lames sont ensuite gardées, après égouttage, dans une étuve à 40 °C pendant 3 à 4 jours pour un bon séchage des lames.

II.5.4.4 Coloration des lames

Pour les besoins du sexage et du suivi des étapes de maturations des gonades des holothuries Aspidochirotes des côtes algériennes, nous avons choisi de pratiquer des colorations topographiques sur les coupes préparées à partir des gonades échantillonnées.

En réalité, nous avons été plus ou moins contraint à ce choix car ne disposant de produits pour les colorations cytochimiques spécifiques. Néanmoins, certaines colorations topographiques permettent amplement d'apprécier les gros traits des différents stades de maturité ovocytaires chez les échinodermes. De même, les critères utilisés pour la détermination des stades de maturité des gonades sont basés sur des caractères cytologiques (TANAKA, 1958), qui peuvent être mis en évidence par certaines colorations topographiques.

A ce sujet, nous avons relevé dans la bibliographie plusieurs études sur la reproduction des **Holothuridae** pour les quelles leurs auteurs ont eu recours à ce type de coloration :

Tableau 4. Exemples d'études sur la reproduction d'espèces marines où la coloration topographique a été utilisée.

Auteur	Coloration	Organisme étudié	Tissu
TEHRANIFARD et al. (2006)	Hématoxyline-éosine	<i>Stichopus herrmanni</i> (holothurie)	Gonades
GABR et al. (2004)	Hématoxyline- éosine	<i>Actinopyga mauritiana</i> (holothurie)	Gonades
RAMOFAFIA et al. (2003)	Hématoxyline- éosine	<i>Holothuria scabra</i> (holothurie)	Gonades
PURWATI et LUONG-VAN (2003)	Hématoxyline- éosine.	<i>Holothuria leucospilota</i> (holothurie)	Gonades
HOAREAU et CONAND (2002)	Trichrome	<i>Stichopus chloronotus</i> (holothurie)	Gonades
SEWELL et CHIA (1994)	Hématoxyline- éosine	<i>Leptosynapta clarki</i> (holothurie)	Gonades
HAMEL et al. (1993)	Hématoxyline- éosine	<i>Psolus fabricii</i> (holothurie)	Gonades
HUET (1974)	Trichrome de Prenant	<i>Asterina gibbosa</i> (Asteride)	Cel. germinales
NAIMI (2009)	Trichrome de Prenant-Gabe	<i>Crassostrea gigas</i> (huitre)	Gonades
DIADHIOU (1995)	Trichrome de Masson	<i>Crassostrea gasar</i> (huitre)	Gonades
GIRARD (1972)	Hémalun-éosine	<i>Haliotis tuberculata</i> (Ormeau)	Gonades
BOUHBOUH (2002)	Trichrome de Masson var. Goldner	<i>Barbus callensis</i> (poisson)	Gonades
DEMESTRE et FORTUNO (1992)	Hématoxyline- éosine.	<i>Aristeus antennatus</i> (Crevette)	Gonades

Il en ressort que les techniques de coloration topographique les plus utilisées pour l'étude de la reproduction des espèces marines sont l'Hematoxyline-Eosine et le Trichrome de Masson dans toutes ses variantes.

Compte tenu des colorants disponibles, nous avons réalisé deux types de colorations sur les lames préparées:

- ✓ **Coloration de MANN-DOMINICI (1894-1905) :** qui colore les noyaux et les cytoplasmes basophiles en bleu, les cytoplasmes acidophiles en rose et les sécrétions muqueuses en bleu-violet à violets francs. Les nucléoles apparaissent roses et les fibres collagènes roses (MARTOJA et MARTOJA-PIERSON, 1967; BENSALÉM-BENDJELLOUL, 1998);

- ✓ **Trichrome en un temps :** cette coloration fait apparaître les noyaux et certains grains de sécrétion en rouge, le cytoplasme en rose ou gris, les fibres conjonctives, substance fondamentale du cartilage et certains grains de sécrétion verts, hématies jaunes (MARTOJA et MARTOJA-PIERSON, 1967; BENSALÉM-BENDJELLOUL, 1998).



Figure 21. Équipement de laboratoire du Centre National de Recherche et de Développement de la Pêche et de l'Aquaculture (CNRDPA-BouIsmaïl) ayant servi à l'étude histologique

II.5.4.5 Lecture du stade de maturité des gonades

En plus du suivi de l'évolution du rapport gonado-somatique (RGS) le long de l'année (qui du reste est un bon indice pour situer la période de la ponte) nous avons eu recours aux critères cytologiques pour décrire l'évolution de l'état de maturité des gonades.

Sur la base de coupes histologiques colorées effectuées sur les 119 échantillons de gonades, un certain nombre de critères ont été retenus dans l'attribution du stade de maturité.

Dans la littérature sur la reproduction des holothuries, deux types de gamétogénèse ont été mis décrits. Dans le premier type décrit par SMILEY (1988), suite aux travaux détaillés de SMILEY et CLONEY (1985) sur la structure fine des gonades de l'holothurie *Aspidochirote Stichopus californicus* (Stimpson, 1857), la gonade unique de l'espèce est composée de tubules appartenant à différentes cohortes. A ces différentes cohortes correspond un stade de maturité différent des cellules de la lignée germinale.

Selon l'hypothèse défendue par l'auteur, la maturité des cellules germinales est synchrone dans les tubules gonadiques appartenant à la même cohorte. Il décrit alors un recrutement permanent des tubules d'une année à l'autre vers la partie arrière de la base de la gonade, partie où sont sensés se trouver les tubules féconds.

Ce schéma abouti à un développement de la gonade dans le sens de l'axe longitudinal de la base de la gonade, avec des ovogonies en phase mitotique dans les tout petits tubules primaires les plus antérieurs suivies par des ovocytes en début de prophase de la méiose I dans les tubules secondaires plus en arrière. Les ovocytes diplotènes se rencontrent quant à eux dans les tubules secondaires plus grands et plus en arrière et les ovocytes les plus avancés s'observent dans les tubules féconds les plus postérieurs.

SMILEY (1988) note qu'à chaque fois que les ovocytes mures sont expulsés du tubule le plus postérieur, ce dernier se résorbe complètement et celui qui était devant lui (moins développé) est alors recruté vers la partie arrière de la base de la gonade, pour la prochaine ponte (à la même année ou pour le cycle d'après).

L'autre mode, de loin le plus commun et le plus observé, est celui décrit par SEWELL *et al.* (1997), puis par RAMOFAFIA et BYRNE (2001b) dans un essai intitulé « évaluation du modèle de recrutement des tubules chez trois holothuries tropicales *Aspidochirotes* ». Selon ces derniers il n'y aurait pas de recrutements successifs des tubules gonadiques mais une résorption après la ponte de la gonade qui peut être totale dans certains cas étudiés.

Dans leur essai les auteurs mettent à l'épreuve le modèle de SMILEY (1988) et ses conclusions sur la possible applicabilité de son modèle pour les autres holothuries *Aspidochirotes*. Ainsi, ils réussirent à établir pour les trois espèces *Holothuria fuscogilva*, *Holothuria scabra* et *Actinopyga mauritiana*, qu'il n'existe qu'une seule cohorte de tubules, sans aucun recrutement progressif. La ponte est suivie à chaque fois d'un renouvellement gamétogénétique des tubules ayant pondus et que la maturation des ovocytes se réalise en

moins d'un cycle annuel. Evidemment, ces conclusions vont à l'encontre des prévisions du "modèle de recrutement des tubules" de SMILEY (1988).

Concernant la présente étude, seules trois espèces sur les cinq étudiées (*H.(H.)tubulosa*, *H.(P.)sanctori* et *H.(R.)poli*) ont pu être échantillonnées de manière assez régulière entre mars 2011 et décembre 2011 pour fournir assez d'éléments afin de pouvoir opter pour l'un ou l'autre modèle. Pour les deux autres espèces *H.(H.)stellati* et *H.(P.)forskali*, leur apparition dans la zone d'échantillonnage au niveau des deux sites d'étude (le proche côtier entre 0 et -10 m) fut épisodique (mars et avril 2011).

Sur le plan microscopique, l'évolution des stades de maturité des gonades chez le concombre de mer a été décrite par TANAKA (1958) en suivant les changements structuraux survenant au niveau de la gonade entre les saisons. L'espèce décrite par l'auteur, *Stichopus japonicus* (faisant partie de la famille des holothuries Aspidochirotés) vie dans la baie de Funka au sud de l'île d'Hokkaido (Japon), une espèce d'eaux tempérée.

De l'évolution de l'aspect de la gonade ainsi que des développements structurels et cytologiques y survenant tout au long de l'année, l'auteur proposa une clé de détermination à cinq niveaux. Cette clé sera souvent citer comme référence dans les études ultérieures traitant de la reproduction des holothuries (KIM, 1968; HAMEL *et al.*, 1993; HAMEL et MERCIER, 1996; SEWELL *et al.*, 1997; TUWO, 1999).

TANAKA (1958) Décrit comme suit les cinq stades de maturation de la gonade des holothuries :

1) Phase de repos sexuel

Chez les femelles: En état de repos la paroi gonadique est remarquablement rétrécit et la paroi du follicule très mince. Le follicule ovarien contient des ovocytes non émis de petite taille, comparés aux ovocytes en cours de développement. Ces œufs seront résorbés par la suite. Dans certains œufs on observe même un début de lyse par des cellules phagocytaires

Chez les mâles: comme pour les femelles, le follicule des mâles présente des résidus de spermatozoïdes non émis, qui présentent un aspect mature.

2) Phase de récupération

Chez les femelles: À ce stade, il n'y a pas d'ovules non pondus dans le follicule. Si la paroi ovarienne est encore dans un état plissée comportant plusieurs rides, la couche folliculaire commence à se développer comme un cercle concentrique le long de la partie intérieure de la paroi de la gonade. Les jeunes ovocytes, qui sont attachés à un follicule, ont un noyau unique et un nucléole. Leur diamètre est inférieur à 30 µm et le centre du follicule est vide.

Chez les mâles: Très mince au stade de repos, la paroi du follicule devient de plus en plus épaisse en conformité avec le développement survenant à ce stade. La spermatogenèse vient de débiter.

3) Phase de croissance avancée

Chez les femelles: La paroi du follicule grandie de plus en plus et forme des saillies en étoile vers la lumière du tubule à l'intérieur duquel l'ovogenèse est active, même si cette croissance survient le long des parois des gonades durant cette première étape. Les nombreux ovocytes qui apparaissent dans les sections sont encore connectés à la paroi du follicule. Le noyau et le nucléole chromatique sont clairement visibles dans tous les ovocytes.

A ce stade, on ne trouve pas d'ovocytes entourés par un épithélium folliculaire. L'ovocyte jeune présente de petites inclusions et grandit de taille pendant cette phase. Il est inférieur à $\sim 60 \mu\text{m}$ de diamètre.

Chez les mâles: À ce stade, la paroi du follicule prend la forme d'étoile de manière plus prononcée que chez les femelles. On retrouve des spermatozoïdes matures dans la lumière du follicule, et des spermatozoïdes actifs peuvent être obtenus de la gonade mâle à partir de ce stade.

4) Stade mature

Chez les femelles : l'ovaire à ce stade est plein d'œufs présentant un noyau, un nucléole chromatique et une paroi gonadique élargie. Une des caractéristiques majeure est que tous les œufs sont entourés par un épithélium folliculaire. Les œufs à l'intérieur du tubule présentent à l'examen microscopique des coupes un aspect polygonal, ce sont des ovocytes primaires après développement. Ces grands ovocytes qui composent la majorité des cellules du follicule, mesurent $\sim 130 \mu\text{m}$ de diamètre. Quelques œufs immature de $\sim 90 \mu\text{m}$ de diamètre peuvent être rencontrés le long de la paroi du follicule. Les œufs dans un stade précoce d'ovogénèse sont pratiquement inexistant.

Chez les mâles : le tubule mâle, contenant une plus grande proportion de spermatozoïdes mûrs, est plus grand que pour les stades précédant. La spermatogenèse continue au cours de cette phase. Un tel tubule contenant des spermatozoïdes mûrs en abondance peut être considéré en stade mature.

5) Phase d'émission

Chez les femelles: L'animal durant cette phase est un individu en frai. Les ovules mûrs dans le follicule semblent libres pour être émis, quoiqu'ils soient maintenus à l'intérieur compactés au stade mature.

En outre, ils présentent une forme ronde et uniforme d'un diamètre $160 \times 130 \mu\text{m}$ et pourvus d'un noyau et un nucléole chromatique. L'épithélium folliculaire ne peut pas être vu clairement à la différence de ce qu'il était en phase de maturité.

Mâles: le tubule testiculaire est élargi par les spermatozoïdes mûrs, et la paroi gonadique devient très mince. L'activité spermatique ralentie. Dans certaines sections des vides peuvent être observés dans la lumière du follicule.

A partir de l'échelle de TANAKA (1958), KIM (1968) adoptera sa propre échelle (en rajoutant deux stades supplémentaires) pour décrire le déroulement de la maturation sexuelle chez un autre échinoderme de la baie de Mutsu (Japon), l'étoile de mer *Asterias amurensis* LÜKEN. En plus des 5 stades décrits par TANAKA (1958), il ajoutera un stade pour décrire les gonades d'individus juvéniles et un autre stade pour décrire la gonade en phase de résorption ou post-ponte (phase succédant immédiatement à l'émission des gamètes).

L'échelle de maturité de KIM (1968) est également basée sur la description des formes des gamètes et de l'espace que les gamètes occupent au sein du follicule. Elle compte sept (07) stades couvrant l'ensemble du cycle du développement gonadiques de l'échinoderme.

Une description sommaire des différents stades établis par KIM (1968) donne :

STADE 0 (juvénile): à ce stade ce sont des gonades d'individus immatures. Il est impossible de reconnaître l'existence de gamètes dans la section transversale de la gonade teinte à l'hématoxyline – éosine.

Dans les échantillons relativement avancés la cavité folliculaire est rempli de mésenchyme, qui disparaît avec le développement, peut-être être absorbés par les gamètes.

STADE 1 (récupération): La lumière du tubule est entièrement vide et des gonies peuvent être observées le long de l'épithélium germinal. Il est toutefois impossible de déterminer le sexe. La taille de la gonie est de 1-2 μm de diamètre et les gamétocytes ne peuvent pas être différenciés.

La gonade des spécimens appartenant à ce stade peuvent être classées en deux formes: l'une qui a donné naissance l'année précédente et l'autre qui attend de frayer pour la première fois.

Les sections de ces deux formes sont très semblables en apparence, sauf que de plus larges espaces vides sont observés dans les tubules du premier groupe.

En outre, des spermatozoïdes ou des ovocytes peuvent parfois être observés dans la section des gonades de spécimens ayant donné naissance au cours de l'année précédente en raison d'une décharge incomplète.

STADE 2 (début de croissance): Une caractéristique importante de ce stade est l'apparition d'ovocytes et de spermatocytes rendant facile la différenciation entre sexes.

STADE 3 (croissance tardive): A ce stade les mâles et les femelles se distinguent par la couleur des gonades, les testicules sont blanc crémeux tandis que les ovaires sont de couleur orangé.

L'intérieur de l'épithélium germinale est densément couverte par un grand nombre de cellules et seule la partie centrale du tubule est vide.

STADE 4 (pré-mature): Les gamètes que ce soit dans l'ovaires ou le testicule se développent rapidement, provoquant une augmentation substantielle de la taille des gonades.

STADE 5 (mature): les cellules reproductrices sont bien développées. Les spermatozoïdes ou ovules remplissent la cavité gonadique tandis qu'un petit nombre d'ovocytes et les spermatocytes jeunes sont toujours présents près de la paroi. Les gonades atteignent leur croissance maximale durant ce stade.

STADE 6 (post-ponte): après émission des ovules et spermatozoïdes, le tubule gonadique devient presque vide, bien que certains ovocytes et des spermatozoïdes jeunes puissent demeurer dans la lumière du tubule. Le poids des gonades diminuent rapidement.

Male: La paroi de la gonade se rétrécit, bien que quelques spermatozoïdes vestiges puissent subsister.

Femelle: L'ovaire à ce stade de développement se caractérise par l'apparition d'un espace vide dans le centre du tubule et par la présence d'un petit nombre d'ovocytes jeunes attachés à la paroi. Ces jeunes ovocytes non pondus seront probablement résorbés. La paroi folliculaire se rétrécit ensuite rapidement.

Concernant le présent travail, afin de décrire le déroulement du cycle de reproduction chez les holothuries échantillonnées, nous avons adopté l'échelle de TANAKA (1958) à laquelle nous avons rajouté un stade supplémentaire pour décrire les gonades en phase de résorption.

Ce sera donc les cinq stades de maturité décrits par TANAKA (1958) en plus d'un sixième stade pour les gonades en post-ponte tel que décrit par KIM (1968).

Le cycle de maturité des cinq espèces d'holothuries Aspidochirotes des côtes Algériennes sera décrit donc au travers des 06 six stades suivant :

Stade I : gonade en repos sexuel ► stade 1 de TANAKA

Stade II : gonade en croissance ► stade 2 de TANAKA

Stade III : gonade en croissance avancée ► stade 3 de TANAKA

Stade IV : gonade mature ► stade 4 de TANAKA

Stade V : gonade en ponte ► stade 5 de TANAKA

Stade VI : gonade en post-ponte ► stade 6 de KIM

RESULTATS ET DISCUSSIONS

III. RESULTATS ET DISCUSSIONS

Selon les objectifs arrêtés pour la présente étude comparative du comportement reproducteur des holothuries Aspidochirotés des côtes algériennes, les résultats obtenus seront abordés selon deux aspects qui se complètent :

Dans un premier temps, l'analyse portera sur le niveau de signification des relations entre les différents paramètres biométriques des espèces étudiées. La démarche consiste à analyser le niveau de signification des relations (taille – poids) selon les deux facteurs que sont : le sexe et les conditions écologiques du site d'étude.

En deuxième lieu, figurent les résultats de l'étude sur la reproduction des holothuries proprement dite. Elle traitera de deux aspects de la reproduction des holothuries: le suivi du rapport gonado-somatique RGS et les résultats du suivi des stades de maturité sexuelle par l'analyse histologiques des gonades.

On notera, qu'en raison de leur rareté durant les différentes sorties d'échantillonnage, deux des cinq espèces initialement prévues à savoir *Holothuria (P.) forskali* et *Holothuria (H.) stellati*, ne figurent pas dans l'analyse statistique. Le nombre de spécimens récoltés n'étant pas suffisant. Ces deux espèces ont été observé au niveau des deux sites (sur des fonds inférieure à -10m) uniquement durant le printemps.

La dénombrement des effectifs par espèce échantillonnée est reportée dans le Tableau 5 et le Tableau 6

Aussi, l'analyse se résumera aux observations faites sur les trois autres espèces ; *Holothuria (H.) tubulosa* GMELIN (1790), *Holothuria (P.) sanctori* DELLE CHIAJE (1823) *Holothuria (R.) poli* DELLE CHIAJE (1823) pour lesquelles les échantillons constitués sont représentatifs.

Toutefois, les deux autres espèces seront citées à titre indicatif, à chaque fois qu'il sera utile de le faire.

Tableau 5. Effectifs des échantillons d'holothuries concernés par l'étude biométrique.

	Femelle ♀	Indéterminés	Mâle ♂	Total général
<i>Holothuria (P.) sanctori</i>	43	2	23	68
<i>Holothuria (H.) tubulosa</i>	7	2	3	12
<i>Holothuria (R.) poli</i>	11	1	12	24

Tableau 6. Effectifs des échantillons mensuels par espèces d'holothuries.

	<i>H. (P.) sanctori</i>	<i>H. (H.) tubulosa</i>	<i>H. (R.) poli</i>	<i>H. (P.) forskali</i>	<i>H. (H.) stellati</i>	Total / mois
Mars 2011	8	4		3	3	18
Avril 2011	14	2	4	1	1	22
Mai 2011	16				1	17
Juin 2011	8		5			13
Juillet 2011	8		6			14
Septembre 2011	5	4	3			12
Décembre 2011	3	2	1			6
Octobre 2012	7	2	7			16
Novembre 2012	8	3	7			18
Total /espèce	77	17	33	4	5	136

III.1 Etude biométrique

III.1.1 Etude comparative de la relation allométrique $W_e \sim L_T$

Les mesures réalisées sur les échantillons sont analysées par sexes séparés ainsi que sexes confondus pour chaque site d'échantillonnage. Les mesures prises en considération sont :

L_T → longueur totale de l'individu relaxé exprimées en (cm)

W_e → poids éviscéré de l'individu exprimé en (gr)

Afin d'étudier la relation allométrique entre la croissance en biomasse des holothuries « W_e » et la croissance en taille L_T , les deux variables ont été élevées au logarithme népérien. Cette transformation permet de linéariser l'équation qui reliant les deux facteurs $W_e = a L_T^b$.

Le modèle est alors donné par l'équation :

$$\ln W_e = \ln a + b \ln L_T$$

Le Tableau 7 regroupe l'essentiel des résultats de l'analyse. Dans la première partie du tableau, les résultats du calcul des coefficients directeur de la droite de régression sont présentés par site d'échantillonnage et par sexe.

Dans la deuxième partie les mêmes résultats sont regroupés par sexe indifféremment du lieu de collecte. Ces derniers seront pris en considération pour le calcul du facteur de condition relative (Kn) de **LE CREN (1951)**.

Tableau 7. Résultats de l'analyse comparative des coefficients d'allométrie chez les trois espèces *H.(P.) sanctori*, *H.(H.) tubulosa* et *H.(R.) poli*.

			Ln(a)	Ecart t.	t	P-value	b	Ecart t.	t	P-value		R ²	stat F	ddl	P-value
H.(P.)sanctori	Lapérouse	confondu	0.440	0.916	0.481	0.6340	1.353	0.283	4.779	6.00E-05	***	0.4676	22.84	26	0.00006028
		mâles	1.708	0.888	1.924	0.0865	0.991	0.279	3.550	0.0062	**	0.5834	12.61	9	0.006211
		femelles	-0.837	1.271	-0.658	0.5202	1.722	0.389	4.423	0.0004	***	0.5661	19.57	15	0.0004932
	Bérard	confondu	1.059	0.416	2.544	0.0139	* 1.048	0.134	7.824	1.91E-10	***	0.5313	61.22	54	1.896E-10
		mâles	1.080	0.656	1.649	0.1165	1.032	0.213	4.831	0.0001	***	0.5646	23.34	18	0.000134
		femelles	1.275	0.574	2.221	0.0346	* 0.989	0.182	5.409	9.10E-08	***	0.511	29.26	28	0.000009067
H.(H.)tubulosa	Lapérouse	confondu	1.399	0.687	2.037	0.0810	0.891	0.204	4.367	0.0032	**	0.7315	19.07	7	0.003287
		mâles	-0.487	NA	NA	NA	-0.487	NA	NA	NA		NA	NA	0	NA
		femelles	2.932	0.462	6.351	0.0239	* 0.460	0.130	3.521	0.0720		0.8611	12.4	2	0.07204
	Bérard	confondu	0.193	0.573	0.338	0.7400	1.171	0.181	6.46	1.07E-05	***	0.7356	41.73	15	0.00001075
		mâles	-1.650	1.558	-1.059	0.4005	1.699	0.446	3.804	0.0627		0.8786	14.47	2	0.06267
		femelles	-0.963	0.597	-1.614	0.2479	1.514	0.183	8.276	0.0143	*	0.9716	68.5	2	0.01429
H.(R.)poli	Lapérouse	confondu	2.104	2.073	1.015	0.3570	0.637	0.654	0.974	0.3750		0.1594	0.948	5	0.375
		mâles	-1.749	NA	NA	NA	1.79	NA	NA	NA		NA	NA	0	NA
		femelles	0.105	0.059	1.769	0.3275	1.284	0.018	68.219	0.0093	**	0.9998	4654	1	0.009331
	Bérard	confondu	-1.596	0.491	-3.245	0.0030	** 1.670	0.163	10.216	5.99E-11	***	0.7885	104.4	28	5.992E-11
		mâles	-2.269	1.372	-1.654	0.1204	1.893	0.435	4.347	6.69E-04	***	0.5745	18.9	14	0.0006694
		femelles	-1.254	0.786	-1.596	0.2516	1.519	0.259	5.864	0.0279	*	0.945	34.39	2	0.02787
H. (P.) sanctori	confondu	-0.023	0.483	-0.048	0.9620	1.432	0.153	9.332	1.57E-14	***	0.515	87.09	84	1.57E-14	
	mâles	0.224	0.830	0.27	7.89E-01	1.365	0.267	5.114	1.85E-05	***	0.4742	26.15	29	1.85E-05	
	femelles	-0.281	0.642	-0.438	0.6630	1.510	0.201	7.493	1.90E-09	***	0.5551	56.14	45	1.90E-09	
H. (H.) tubulosa	confondu	0.064	0.501	0.128	0.8990	1.240	0.155	8.004	3.13E-08	***	0.7275	64.06	24	3.13E-08	
	mâles	-0.151	0.951	-0.159	0.8810	1.287	0.278	4.624	0.0099	**	0.8424	21.38	4	0.00985	
	femelles	-0.289	0.976	-0.296	0.7768	1.342	0.287	4.675	0.00341	**	0.7846	21.85	6	0.003415	
H. (R.) poli	confondu	-1.854	0.560	-3.094	0.0038	** 1.782	0.197	9.036	1.12E-10	***	0.6999	81.64	35	1.12E-10	
	mâles	-2.703	1.223	-2.209	0.0421	* 2.037	0.386	5.276	7.54E-05	***	0.635	27.83	16	7.54E-05	
	femelles	-2.572	2.274	-1.131	0.3093	2.033	0.736	2.759	0.0399	*	0.6036	7.613	5	0.03987	

ES : erreur standard : $SE = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$; Ln(a) : ordonnée à l'origine de la droite [ln Y = ln a + b ln X] ; t : correspond à la réalisation de la statistique du test de Student associée aux hypothèses H₀ : β_i = 0 et H₁ : β_i ≠ 0 ; P-value : correspond à la valeur-p du test de Student ; * : symbole du niveau de signification statistique [*** 0.001 , *0.01 , *0.05 , . 0.1] ; R² : valeur du coefficient de détermination (pourcentage de variance expliquée par la régression) ; Stat-F correspond à la réalisation du test de Fisher associée aux hypothèses H₀ : β_i = 0 et H₁ : β_i ≠ 0.

III.1.1.1 *Holothuria (Plathyperona) sanctori* :

L'analyse graphique des couples de données (L_T , W_e) chez *H (P.) sanctori* confirme la tendance nette de l'augmentation du poids des individus en fonction de la taille (Figure 22). Cette tendance reste valable chez les mâles et les femelles pris séparément.

La confirmation graphique permet donc d'estimer les paramètres du modèle (Tableau 7) :

$$W_e = a L_T^b + \varepsilon_i$$

ε_i : résidus du modèle qui ne peut être prédits.

Les résultats obtenus permettent d'établir les équations suivantes :

Sexes confondus : $W_e = 0.977018 L_T^{1.43206} + \varepsilon_i$

Mâles : $W_e = 1.251572 L_T^{1.3658} + \varepsilon_i$

Femelles : $W_e = 0.754651 L_T^{1.5101} + \varepsilon_i$

Le test de Student réalisé sur les pentes des droites de régression, confirme la tendance positive de la régression qui est hautement significative (Tableau 7).

Le test de Fisher sur la régression donne également des résultats hautement significatifs dans les trois cas (Tableau 7).

Les résultats du calcul des coefficients de détermination, révèlent que les modèles expliqueraient un peu plus de 47% de la variance observée chez les mâles contre 56% pour les femelles et 52% les deux sexes confondus.

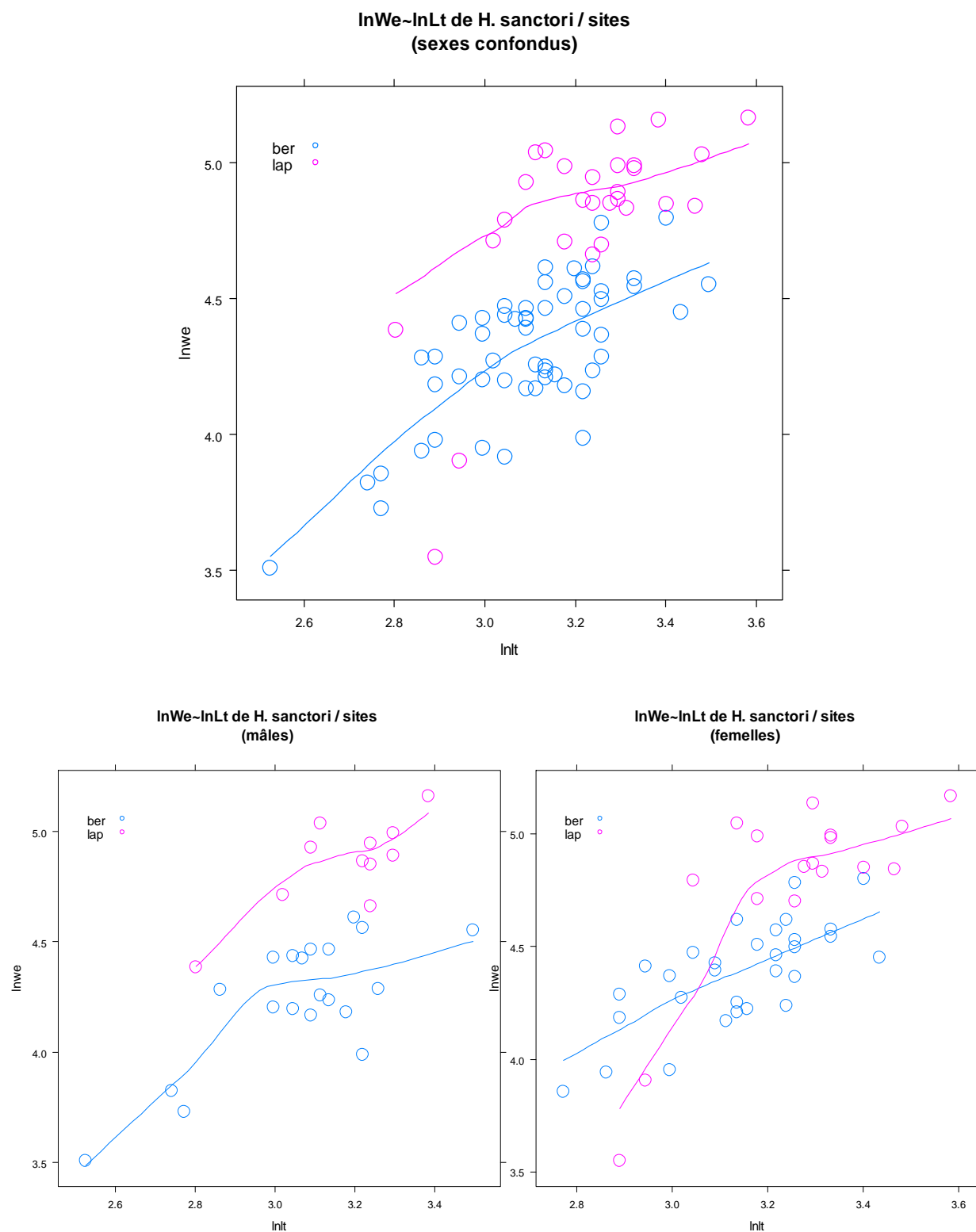


Figure 22. Graphiques des couples de données ($\ln L_T$, $\ln W_e$) et courbes de tendance de *H. (P.) sanctori* en fonction du sexe.

En rouge les données des échantillons de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en bleu celles de Lapérouse notées « Lap ».

III.1.1.1.1 Analyse comparative par site

L'analyse de la covariance ANCOVA (HERVÉ, 2013) réalisée sur les deux droites de régression afin de comparer les deux sites d'étude (sexes confondus), ne montre pas de différence significative au risque $\alpha = 5\%$ (Tableau 8).

Cette analyse qui fait intervenir la variable quantitative à expliquer « W_e », la variable quantitative explicative ou covariable « L_T » et la variable qualitative explicative (le facteur) « site d'échantillonnage », donne une p-value associée à l'interaction covariable-facteur de 0.272. Cela indique que les coefficients directeurs ne sont pas différents (i.e. les droites de régression sont parallèles).

Tableau 8. Résultats de l'analyse de covariance par site d'échantillonnage de *H. (P.) sanctori*.

	Somme des carrés	ddl	F-value	Pr(>F)	
lnLT	3.4606	1	79.1184	1.41E-13	***
Site	2.0962	1	47.926	9.98E-10	***
Interaction lnLT x site	0.0535	1	1.2237	0.272	

Résidus 3.4991 80

La fonction **reg.intcomp()** du package RVAideMemoire (HERVÉ, 2013) permet de calculer la valeur et l'intervalle de confiance du coefficient directeur commun à toutes les régressions. Elle renvoie l'ordonnée à l'origine de chaque régression ainsi que son intervalle de confiance et le résultat du test de conformité avec la valeur nulle. Le programme effectue également toutes les comparaisons deux-à-deux, possibles entre les ordonnées à l'origine.

On obtient alors la pente commune aux deux sites et son intervalle de confiance à 95% sont :

Inf.	Coefficient directeur	Sup.
0.89073	<u>1.1475</u>	1.4042

L'Ordonnée à l'origine ainsi que l'intervalle de confiance à 95% et l'égalité avec la valeur théorique 0 :

	Inf.	coeff.	Sup.	t	Pr(> t)
Bérard	0.22447	1.05911	1.8937	2.54409	0.1385 *
Lapérouse	-1.44128	0.44063	2.3225	0.48128	0.63434

Il en ressort que les ordonnées à l'origine ainsi que les pentes des deux droites de régression ne présente pas de différence significative au risque d'erreur $\alpha=5\%$.

Cela indique donc que les deux droites ne se différencient ni par leur coefficient directeur ni par l'ordonnée à l'origine, ce qui permet de regrouper les données de l'espèce *H. (P.) sanctori* des deux sites d'échantillonnage dans la même régression.

III.1.1.1.2 Analyse comparative par sexe

En regroupant les échantillons issus des deux sites d'étude et en effectuant la même démarche pour étudier l'effet séparé par sexe on arrive à la même conclusion.

Pas de différence significative à l'analyse de la covariance entre les droites des deux sexes d'*H. (P.) sanctori* de notre échantillon (Tableau 9).

Tableau 9. Résultats de l'analyse de covariance par sexe de *H. (P.) sanctori*.

	somme des carrés	ddl	F value	Pr(>F)	
InLT	5.6403	1	80.9397	1.10E-13	***
sexe	0.18	2	1.2918	0.2806	
Interaction InLT * sexe	0.0334	2	0.2394	0.7877	

Residus 5.4355 78

Ce qui donne une pente commune et un intervalle de confiance à 95% estimé par le modèle :

Inf.	Coefficient directeur	Sup.
0.89073	1.1475	1.4042

Les deux ordonnées à l'origine n'étant pas significativement différentes ($\alpha=5\%$) de la valeur théorique zéro (Tableau 10), il est de la même manière possible de calculer une droite de régression commune aux deux sexes :

Tableau 10. Ordonnée à l'origine, intervalle de confiance à 95% et égalité à la valeur théorique 0 pour *H.(P.) sanctori*

	Inf.	Ordonnée à l'origine	Sup.	t	Pr(> t)
femelles	-1.5749	-0.28152	1.0119	0.43838	0.66321
indéterminés	-6.3752	1.38590	9.1470	0.49579	0.64605
mâles	-1.4729 0	0.22440	1.9217	0.27041	0.78876

En somme, il est possible d'écrire une équation globale qui soit valable pour tout l'échantillon d'*H.(P.)sanctori*, indifféremment du sexe des individus ou du site de prélèvement, et qui résumerait l'allométrie entre le poids éviscéré des individus (W_e) et la taille (L_T) chez l'espèce (valable dans l'étendue de la zone d'étude) :

$$W_e = 0.977018 L_T^{1.43206} + \varepsilon_i$$

Les résultats (Tableau 7) montrent que cette dernière arrive à prédire 52 % des fluctuations des poids (W_e) des individus échantillonnés par la seule connaissance de la taille (L_T).

III.1.1.2 *Holothuria (Holothuria) tubulosa* :

L'analyse graphique des couples de données (L_T , W_e) confirme également la tendance de l'augmentation du poids des individus en fonction de la taille chez *H.(H.)tubulosa*, (Figure 23).

En raison d'un effectif restreint, l'analyse graphique sexes séparés ne permet pas d'observer cette tendance, mais reste tout de même valable.

Les paramètres de l'équation d'allométrie calculés ainsi que les tests effectués pour *H. (H.) tubulosa* sont présentés dans le Tableau 7.

Le test de Student effectué sur les pentes des droites de régression est positif pour les deux sexes.

Le test de Fisher quant à lui confirme qu'au risque de 5% la significativité des régressions calculées est vérifiée pour les deux sexes.

Les résultats du calcul des coefficients de détermination pour les deux droites de régression, montrent que le modèle expliquerait un peu plus de 84% de la variance observée chez les mâles, 78% chez les femelles et 73% à sexes confondus.

III.1.1.2.1 Analyse comparative par site

L'analyse de la covariance (ANCOVA) par site au risque $\alpha = 5\%$, ne montre pas de différence significative. (Tableau 11)

Tableau 11. Résultats de l'analyse de covariance par site d'échantillonnage de *H. (H.) tubulosa*.

	somme des carrés	ddl	F value	Pr(>F)	
lnL _T	2.72155	1	60.2704	9.68E-08	***
Site	0.41597	1	9.2119	0.006078	**
Interaction lnL _T x site	0.03295	1	0.7297	0.402173	
Résidus 0.99343 22					

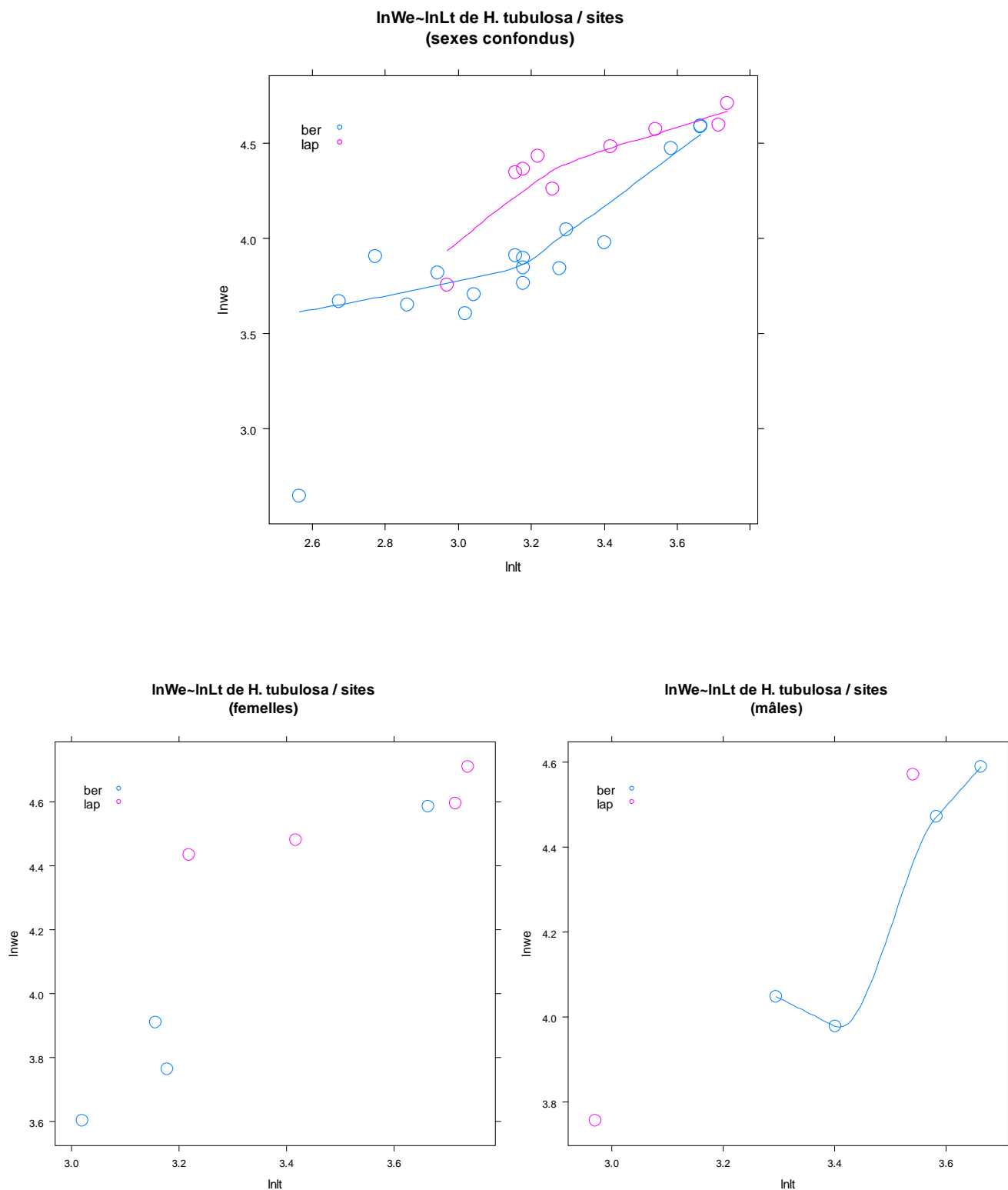


Figure 23. Graphiques des couples de données ($\ln L_T, \ln W_e$) avec les courbes de tendance de *H.(H.) tubulosa* en fonction du sexe

En rouge les données des échantillons de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en bleu celles de Lapérouse notées « Lap ».

La p-value de 0.402 associée à l'interaction covariable-facteur, révèle que les coefficients directeurs ne diffèrent pas et que les droites de régression sont parallèles.

La pente commune aux deux droites et son intervalle de confiance à 95% sont les suivants :

Inf.	Coefficient directeur	Sup.
0.80746	<u>1.1018</u>	1.3961

La comparaison des ordonnées à l'origine donne :

	Inf.	Ordonnée à l'origine	Sup.	t	Pr(> t)
Bérard	-1.02825	0.19353	1.4153	0.33763	0.740324
Lapérouse	-0.22491	1.39929	3.0235	0 2.03719	0.081049

Les deux ordonnées à l'origine des deux droites de régression ne présentent pas de différence significative au risque d'erreur $\alpha=5\%$.

Ainsi, les deux droites ne se différencient ni par leur coefficient directeur, ni par leur ordonnée à l'origine.

III.1.1.2.2 Analyse comparative par sexe

L'analyse de la covariance ne montre aucune différence significative entre les droites des deux sexes pour l'espèce *H. (H.) tubulosa*.

Tableau 12. Résultats de l'analyse de la covariance de la taille L_T de *H.(H.) tubulosa* par sexe.

	Somme des carrés	ddl	F value	Pr(>F)	
$\ln L_T$	2.75488	1	39.6612	3.79E-06	***
sexe	0.05124	2	0.3688	0.6961	
Interaction $\ln L_T$ x sexe	0.00191	2	0.0137	0.9864	

Résidus 5.4355 78

L'intervalle de confiance de la pente commune au risque $\alpha=95\%$ est de :

Inf.	Coefficient directeur	Sup.
0.90098	1.3472	1.7934

Selon les résultats obtenus (Tableau 13) pour les droites de régression d'*H. (H.) tubulosa*, les différences par sexe ne sont nullement significatives (ni par leur pente, ni par l'ordonnée à l'origine).

Tableau 13. L'ordonnée à l'origine de la droite de régression, l'intervalle de confiance à 95% et test d'égalité à la valeur théorique 0 pour *H.(H.) tubulosa*.

	Inf.	L'ordonnée à l'origine	Sup.	t	Pr(> t)
femelles	-2.6781	-0.28944	2.0992	0.29649	0.77685
indéterminés	-3.0091	-0.32565	2.3578	0.27039	0.79236
mâles	-2.7921	-0.15162	2.4889	0.15942	0.88106

L'équation d'allométrie globale pour *H. (H.) tubulosa*, pour les deux sites et à sexes confondus, s'écrit alors:

$$W_e = 1.06634 L_T^{1.24056} + \varepsilon_i$$

Elle permet d'expliquer 72% des fluctuations de W_e par les variations de L_T

III.1.1.3 *Holothuria (Rowethuria) poli* :

Pour l'espèce *Holothuria (R.) poli*, les effectifs échantillonnés ne permettent malheureusement pas de réaliser une analyse graphique des tendances sur les données L_T - W_e par sexes séparés (Figure 24).

Sexes confondus, les couples de données présentent par contre, une nette augmentation du poids moyen des individus en fonction de la longueur (Figure 24).

Selon le test de Student réalisé sur les pentes des droites de régression, seule la pente calculée pour les mâles est positif au risque $\alpha=5\%$. Néanmoins, le test indique que la pente des femelles d'*H. (R.) poli* présente elle aussi une différence significative à la valeur nulle, mais à un risque $\alpha=10\%$.

La significativité de la régression estimée au risque 5% par le test de Fisher est positive pour les *H. (R.) poli* prient à sexes séparés. Le seuil de significativité des femelles n'est atteint qu'au risque $\alpha=10\%$.

Le coefficient de détermination de la droite de régression révèle que le modèle explique 64% de la variance observée chez les mâles et 70% l'échantillon pris dans sa globalité (sexes confondus).

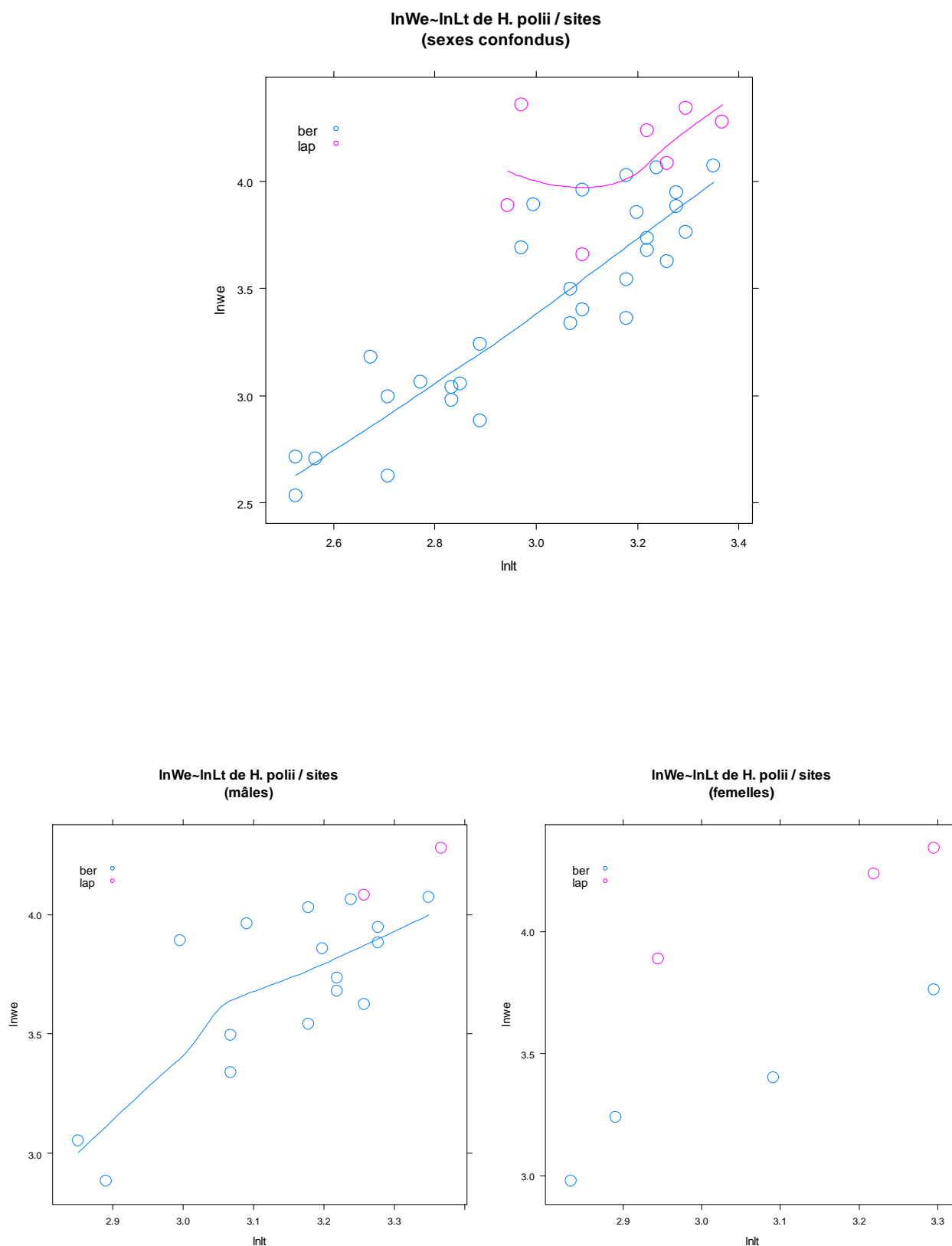


Figure 24. Graphiques des couples de données $(\ln L_T, \ln W_e)$ avec courbes de tendance de *H. (R.) poli* en fonction du sexe.

En rouge les données des échantillons de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en bleu celles de Lapérouse notées « Lap ».

III.1.1.3.1 Analyse comparative par site

L'analyse de la covariance (ANCOVA) réalisée sur les droites de régression par site et en regroupant les deux sexes, ne fait ressortir aucune différence significative ($\alpha = 5\%$). (Tableau 7)

La p-value de 0.08915 associée à l'interaction covariable-facteur indique que les coefficients directeurs ne diffèrent pas significativement ($\alpha = 5\%$) et que par conséquent les deux droites de régression sont parallèles. (Tableau 14)

Tableau 14. Résultats de l'analyse de covariance de la taille L_T d'*H.(R.)poli* par site d'échantillonnage

	somme des carrés	F value	Pr(>F)	
$\ln L_T$	4.968	96.2224	2.62E-11	***
Site	1.0424	20.1906	8.14E-05	***
Interaction $\ln L_T$ x site	0.1584	3.0677	0.08915	

Résidus 1.7038 33

L'intervalle de confiance à 95% de la pente commune est de :

Inf.	Coefficient directeur	Sup.
1.257	<u>1.5859</u>	1.9149

Tableau 15. L'ordonnée à l'origine de la droite de régression, l'intervalle de confiance à 95% et test d'égalité à la valeur théorique 0 pour *H.(R.) poli*.

	Inf.	L'ordonnée à l'origine	Sup.	t	Pr(> t)	
Bérard	-2.6035	-1.5961	-0.58864	3.2453	0.0530355	*
Lapérouse	-3.2250	2.1040	7.43289	1.0149	0.3567144	

Les deux droites ne se différenciant ni par leur coefficient directeur, ni par l'ordonnée à l'origine, il est donc possible de regrouper les données des deux sites pour l'espèce *H (R.) poli*.

III.1.1.3.2 Analyse comparative par sexe

L'analyse de la covariance ne montre pas de différence significative entre les droites des deux sexes d' *H.(R.) poli* (Tableau 16).

Tableau 16. Résultats de l'analyse de la covariance par sexe d'échantillonnage de *H. (R.) poli*.

	somme des carrés	ddl	F value	Pr(>F)	
lnL _T	4.2256	1	46.8589	1.14E-07	***
sexe	0.1002	2	0.5556	0.5793	
Interaction lnL _T x sexe	0.0089	2	0.0496	0.9517	

Residus 2.7955 31

L'intervalle de confiance (à 95%) de la pente commune est de :

Inf.	Coefficient directeur	Sup.
1.3693	1.9505	2.5316

Tableau 17. L'ordonnée à l'origine de la droite de régression, l'intervalle de confiance à 95% et test d'égalité à la valeur théorique 0.

	Inf.	L'ordonnée à l'origine	Sup.	t	Pr(> t)	
femelles	-8.4193	-2.5727	3.27384	1.1312	0.309307	
indéterminés	-5.1577	-2.0240	1.10972	1.4391	0.180679	
mâles	-5.2968	-2.7032	-0.10956	2.2095	0.042068	*

Les pentes des droites de régression de *H. (R.) poli* calculées par sexe ne montrent aucune différence significative. Les deux droites ne se différenciant ni par leur coefficient directeur, ni par l'ordonnée à l'origine (Tableau 17), il a été donc possible de regrouper les données des deux sexes de *H (R.) poli*.

L'équation d'allométrie globale pour l'échantillon *H. (R.) poli* des deux sites et à sexes confondus s'écrit donc:

$$W_e = 0.15648 L_T^{1.7828} + \varepsilon_i$$

III.1.2 Etude de l'indice de condition de Le Cren

Pour les besoins de la comparaison du niveau de bien des holothuries *Aspidochirotes* issues des deux sites d'échantillonnage l'indice de Le Cren est utilisé comme indicateur. Le but de la démarche est de déceler d'éventuelles différences dans la condition physiques des deux populations d'holothuries au travers du suivi de l'état d'embonpoint des holothuries (estimé par l'indice de Le Cren). Ce suivit se faisant parallèlement au déroulement de la maturation gonadique.

Des tests statistiques sont réalisés à partir des résultats obtenus pour déceler d'éventuelles variations de la condition physique de ces animaux en fonction du site d'étude et par sexe, lorsque cela est rendu possible en fonction des effectifs.

III.1.2.1 *Holothuria (P.) sanctori*

Les résultats de l'évolution annuelle de l'indice de condition de Le Cren « Kn » chez *H.(P.) sanctori* sont illustrés par les Figure 25 et Figure 26. Les résultats obtenus permettent de faire ressortir de manière assez claire, un schéma saisonnier des variations touchant la condition physique de ces animaux.

Les valeurs mensuelles de l'indice Kn pour les deux sexes, présentent en effet une baisse entre le mois de mars et la période juin-juillet 2011 avant d'augmenter par la suite pour atteindre des valeurs maximales au mois de décembre.

Cette baisse coïncide de manière sensible avec la phase de maturation des gonades chez *H.(P.) sanctori*. De même, l'augmentation de l'indice moyen à partir de la fin de l'été coïncide avec la phase succédant à la libération des produits génitaux.

Globalement ce schéma se vérifie pour les échantillons de *H. (P.) sanctori* issus des deux sites d'étude, mais néanmoins quelques différences subsistent. Ainsi les valeurs mensuelles calculées pour l'échantillon de Lapérouse ont été plus élevées tout au long de l'année par rapport à celles de l'échantillon de Bérard. Les valeurs moyennes de l'indice pour *H. (P.) sanctori* de Lapérouse sont supérieures à 1 durant toute l'année à l'exception de la période estivale où elles passent en-dessous de 1.

Par contre, les valeurs mensuelles calculées pour l'échantillon de Bérard sont inférieures à 1 la majorité du temps à l'exception du mois de mai et octobre (Figure 25 et Figure 26).

Le même indice calculé par sexe ne montre aucune différence notable dans le niveau de condition physique entre les mâles et les femelles de *H. (P.) sanctori*.

Néanmoins, les mâles échantillonnés au printemps au niveau du site de Lapérouse présentent un indice Kn légèrement supérieur à celui des femelles de la même période.

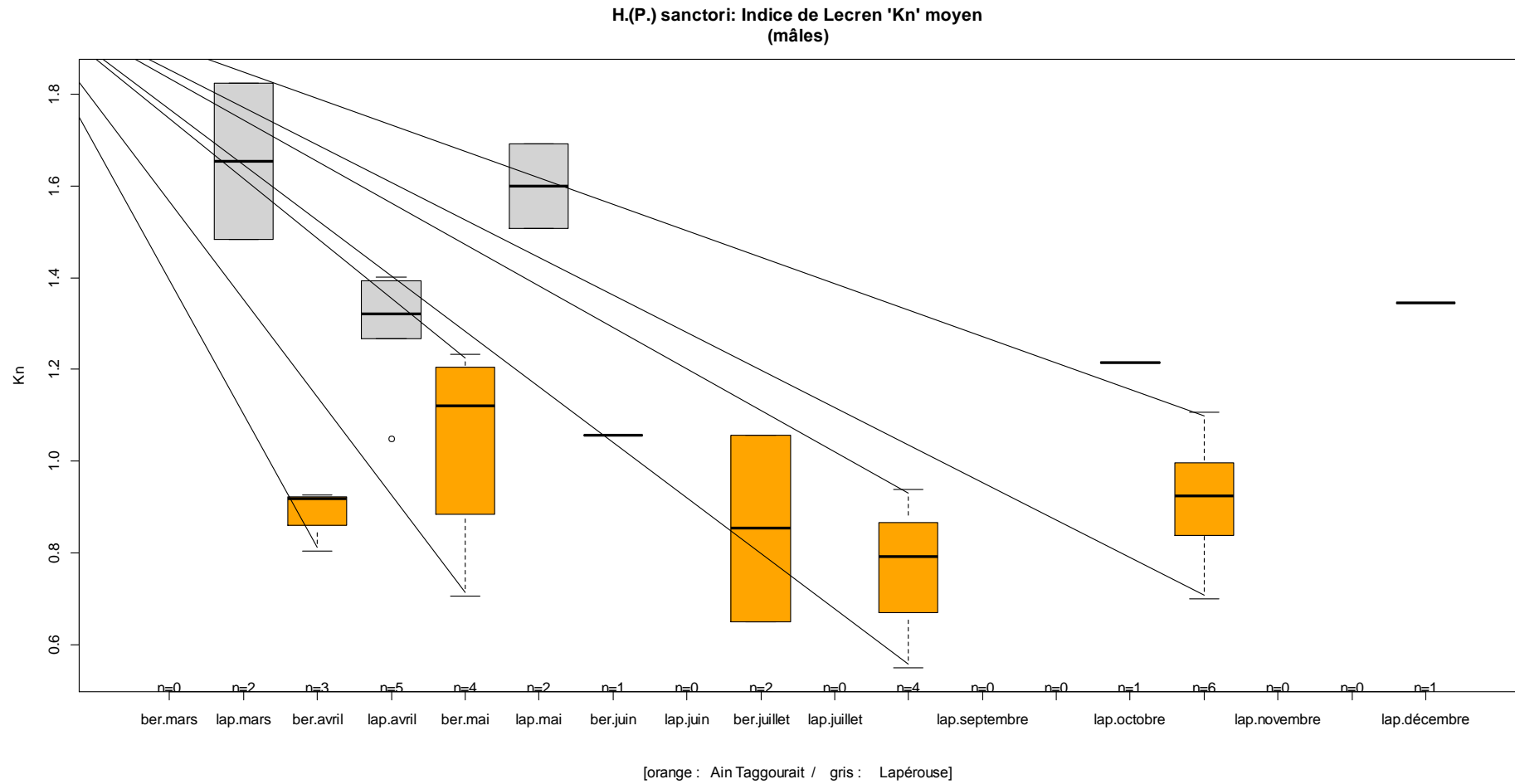


Figure 25. Evolution mensuelle de l'indice de Le Cren "Kn" chez les mâles de *H. (P.) sanctori* au niveau des deux sites d'études. En orange les données de l'échantillon de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en gris celles de Lapérouse notées « Lap ».

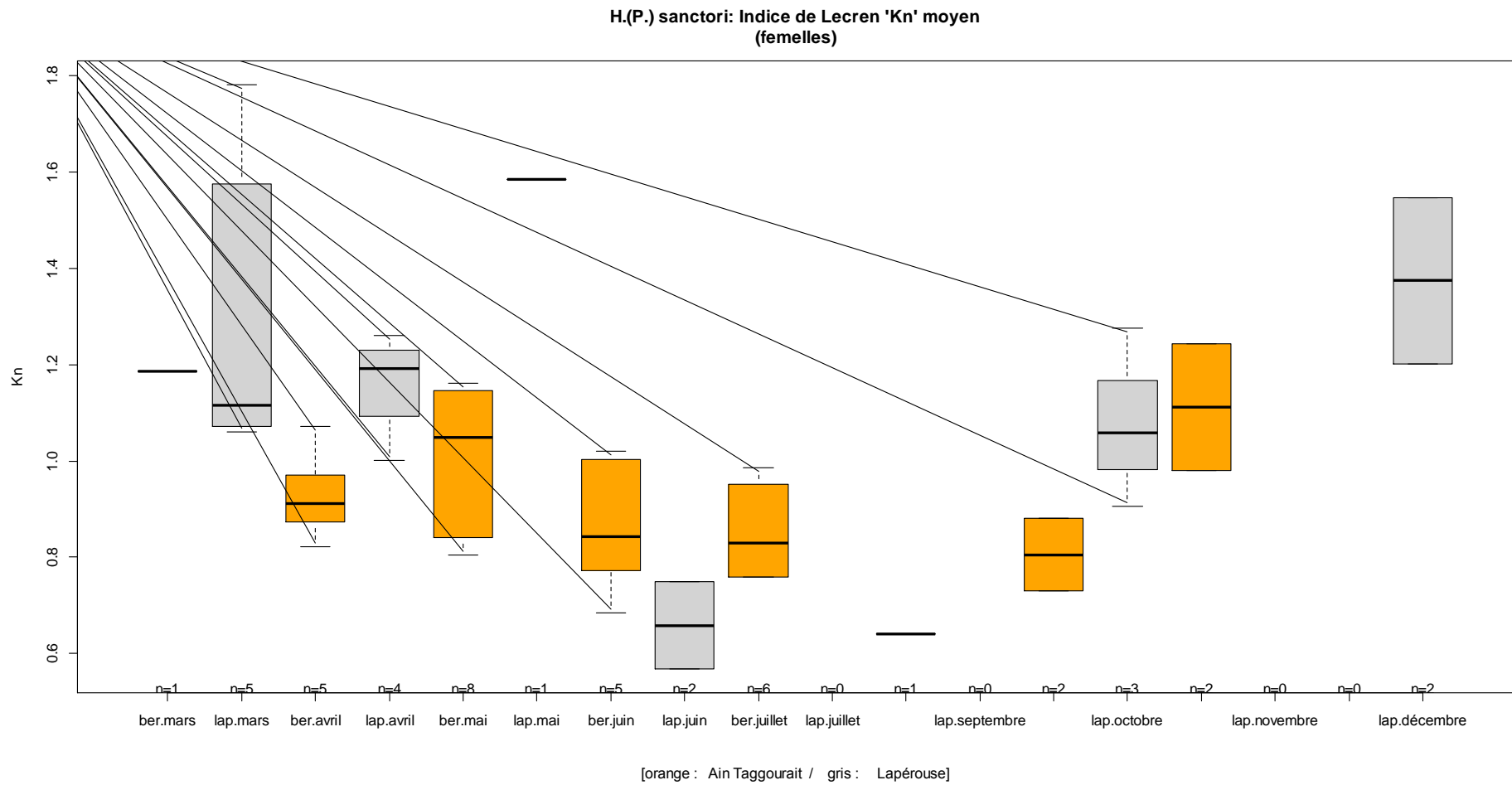


Figure 26. Evolution mensuelle de l'indice de LeCren "Kn" chez les femelles de *H. (P.) sanctori* au niveau des deux sites d'études. En orange les données de l'échantillon de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en gris celles de Lapérouse notées « Lap ».

Afin de confirmer les différences observées quant aux indices de condition moyens par site, nous avons éprouvé leurs significations au travers de test statistique de comparaison de moyennes.

Pour cette partie, l'étude s'appuie sur un l'outil statistique TANAGRA® qui est un logiciel gratuit de « Data Mining » développé par RAKOTOMALALA (2005).

Avant le choix du test, les données ont été testées pour vérifier la conformité de leur distribution à la loi normale. Le résultat (Tableau 18) obtenu par différentes méthodes confirme l'écart à la normalité des données de *H.(P.) sanctori*.

Tableau 18. Résultats des tests de normalité réalisé sur l'indice de condition de Le Cren Kn de *H.(P.) sanctori*.

Moyenne / écart type	Test de Shapiro-Wilk (p-value)	Test de Lilliefors D = max[D-,D+] (p-value)	Test de Anderson-Darling (p-value)
1.0344 / 0.2754	0.959521 (0.0098)	0.0898 = max [0.0526 , 0.0898] (0.05 =< p < 0.10)	0.836391 (0.025 =< p < 0.05)

Le test de KRUSKAL & WALLIS est réalisé ensuite sur les échantillons en distinguant les deux populations (site) en fonction du sexe et les résultats sont résumés par le Tableau 19. Ce Test basé sur la somme des rangs (rang de l'indice Kn) est une généralisation du test de MANN & WHITNEY, la statistique en revanche suit une loi du KHI2.

Tableau 19. Résultats des tests de comparaison de variance de l'indice Kn chez les échantillons de *H.(P.) sanctori* regroupés par site d'échantillonnage et par sexe (Test de Kruskal-Wallis).

Statistiques du test									
Kn / site		n	moyenne	Somme des rangs	Moy. rang	Stat.	Valeur	p-value	
		Bérard	56	0.9152	1810	32.3214	Kruskal-Wallis	29.252701	0.000
	Lapérouse	28	1.2726	1760	62.8571	KW (corr.)	29.252701	0.000	
	total	84	1.0344	3570	42.5				
Kn / sexe		n	moyenne	Somme des rangs	Moy. rang	Stat.	Valeur	p-value	
		femelles	47	1.0195	1952	41.5319	Kruskal-Wallis	2.328051	0.312227
		mâles	31	1.0854	1436	46.3226	KW (corr.)	2.328051	0.312227
		Indéterminé.	6	0.887	182	30.3333			
	total	84	1.0344	3570	42.5				

La P-value associée à la statistique du test montre que l'indice moyen de condition d'*H.(P.) sanctori* présente une différence très significative ($p < 0.05$) selon que l'échantillon provienne de Lapérouse ou du site de Bérard (Tableau 19).

De manière générale, les *H. (P.) sanctori* issues de la région de Lapérouse ont un indice de condition plus élevé avec un Kn moyen de 1.2726 alors que celui de Bérard est de l'ordre de 0.9152.

Par contre, le test réalisé par sexes, confirme les observations effectuées sur l'évolution mensuelles de l'indice Kn avec un indice moyen qui ne présente pas de différence significative.

III.1.2.2 *Holothuria (H.) tubulosa*

L'analyse de l'évolution de l'indice de condition mensuel moyen d'*H. (H.) tubulosa* a été menée sur l'échantillon global sans distinction de sexes car les effectifs ne permettent pas l'analyse par sexes séparés,

Globalement, l'indice de condition calculé pour *H. (H.) tubulosa* décrit le même schéma que pour *H.(P.) sanctori* (Figure 27). On retrouve la même diminution du Kn moyen à partir du printemps jusqu'à l'été et une reprise en automne.

Comparé à l'indice moyen des échantillons de Bérard, celui de Lapérouse est plus élevé. Cela est clairement observé durant les premiers mois d'échantillonnage.

De même que pour l'espèce précédente, l'effet de site a été testé statistiquement en vue de confirmer les observations.

La normalité des données Kn est confirmée par les tests statistiques (Tableau 20) avec des P-valeurs > 0.05 .

Tableau 20. Tests de normalité réalisés sur l'indice de condition de Le Cren Kn pour *H. (H.) tubulosa*.

Moyenne / écart type	Test de Shapiro-Wilk (p-value)	Test de Lilliefors D = max[D-,D+] (p-value)	Test de Anderson-Darling (p-value)
1.0278 / 0.2449	0.946360 (0.1903)	0.1467 = max [0.1036 , 0.1467] (0.15 =< p < 0.20)	0.576428 (p >= 0.10)

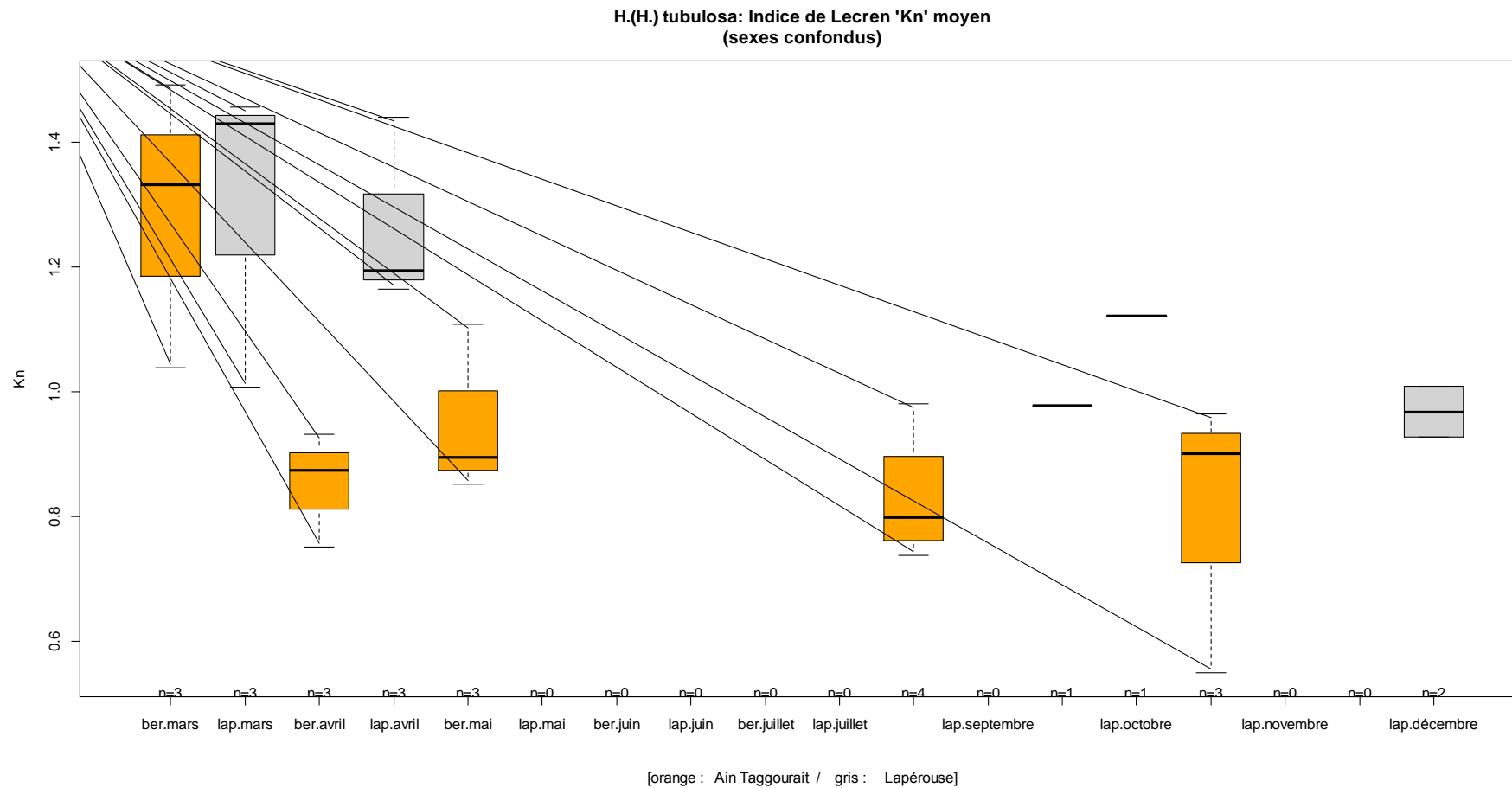


Figure 27. Evolution mensuelle de l'indice de Le Cren "Kn" de *H. (H.) tubulosa* au niveau des deux sites d'études (sexes confondus).

En orange les données de l'échantillon de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en gris celles de Lapérouse notées « Lap ».

Par contre l'égalité des variances des échantillons des deux sites est infirmée par le test de Fisher. Les résultats ayant indiqué une différence significative entre les variances (Tableau 21).

Le test réalisé pour la comparaison des indices Kn moyens dans ce cas-là est un test paramétrique appelé test de WELCH (variante de l'ANOVA à 1 facteur). Ce test sert à comparer des moyennes pour échantillons indépendants ne vérifiant pas l'égalité des variances.

Tableau 21. Test d'égalité des variances des échantillons des deux sites.

Statistiques du test					Résultats du test	
Kn / site		n	moyenne	Ecart-type	Stat. Fisher	1.1861
	Lapérouse	9	1.1942	0.2035	ddl	16/8
	Bérard	17	0.9397	0.2217	p-value	0.8406
	total	26	1.0278	0.2449		

Les résultats du test appliqué aux données d'*H. (H.) tubulosa* confirment les différences observées entre les indices de condition respectifs moyens des populations des deux zones d'étude.

Avec un Kn moyen de l'échantillon de Bérard de 0.94 contre 1.19 pour le site Lapérouse et une P-value calculée sur la statistique de Fisher très significative (Tableau 22), il en ressort que la population d'*H. (H.) tubulosa* de Lapérouse présente une meilleure condition physique que celle de Bérard.

Tableau 22. Résultats du test de comparaison des moyennes (test de WELCH) des échantillons de *H. (H.) tubulosa* des deux sites d'étude.

Statistiques du test					Résultats du test	
Kn / site		effectif	Moyenne	Ecart-type	Stat. Fisher	8.643804
	Lapérouse	9	1.1942	0.2035	d.d.l. 1	1
	Bérard	17	0.9397	0.2217	d.d.l. 2	18
	total	26	1.0278	0.2449	p-value	0.008754

III.1.2.3 *Holothuria (R.) poli*

Pour *Holothuria (R.) poli*, l'analyse de l'évolution de l'indice Kn a également été réalisée par site considéré indifféremment du sexe des individus (sexes confondus).

Les résultats de l'évolution mensuelle de l'indice Kn moyen en fonction du site d'échantillonnage sont illustrés par la Figure 28. Cette évolution indique une baisse estivale du niveau de condition physique de ces animaux.

On notera néanmoins l'unique représentant de l'échantillon du mois de mars (n°5 du 12/03/2011) au niveau du site Lapérouse, qui présente une valeur de l'indice Kn deux fois et demie plus élevé que celle de l'individu échantillonné à la même période dans la région de Bérard.

Or, avec un indice de 2.5 cet individu se situe nettement au-dessus des autres individus de l'échantillon de *Holothuria (R.) poli*. Il est probable que ce résultat soit la conséquence d'une erreur au niveau des mensurations effectuées sur l'individu. Peut-être une détente incomplète lors de la mesure de la taille chez l'individu.

Le test de normalité réalisé sur les données récoltées pour les deux sites d'étude, indique que la distribution des indices Kn ne suit pas une loi normale (Tableau 23).

Tableau 23. Tests de normalité réalisés sur l'indice de condition Kn de Le Cren pour l'espèce *H. (R.) poli*.

Moyenne / écart type	Test de Shapiro-Wilk (p-value)	Test de Lilliefors D=max[D-,D+] (p-value)	Test de Anderson-Darling (p-value)
1.0440 / 0.3491	0.815386 (0.0000)	0.1728=max[0.1217,0.1728] (p < 0.01)	1.488559 (p < 0.01)

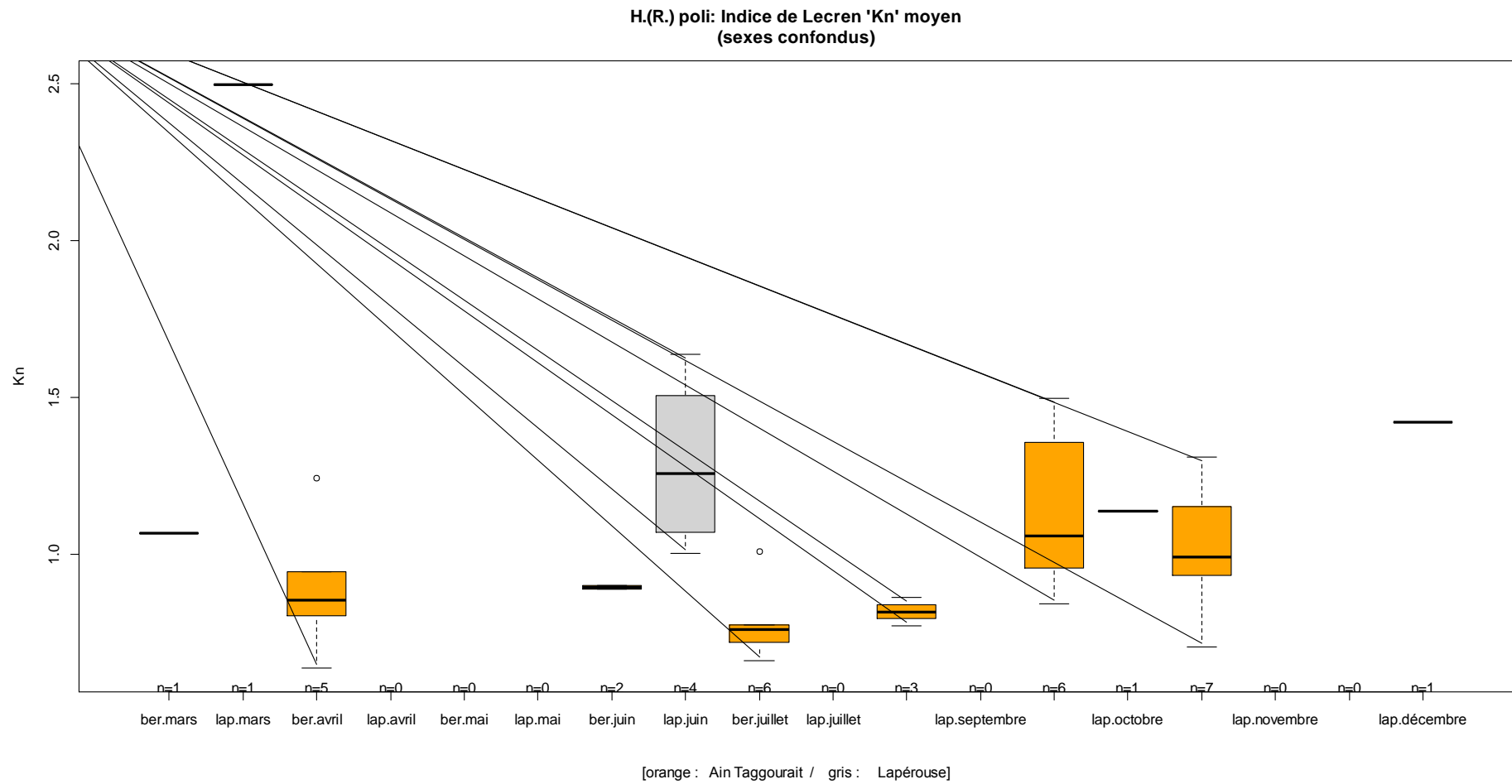


Figure 28. Evolution mensuelle de l'indice de Le Cren "Kn" de *H. (R.) poli* au niveau des deux sites d'études (sexes confondus). En orange les données de l'échantillon de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en gris celles de Lapérouse notées « Lap ».

L'analyse comparative des indices moyens des deux sites par le Test de Kruskal-Wallis donne une P-value très hautement significative (Tableau 24).

La moyenne estimée de Kn pour *H.(R.) poli* de la région de Lapérouse est significativement supérieure à la moyenne estimée pour l'échantillon de Bérard et l'influence du spécimen n°05 du 12 mars serait assez marquante.

Les deux échantillons diffèrent donc par leur condition physique moyenne.

Tableau 24. Résultats des tests de comparaison de variance de l'indice Kn de *H. (R.) poli* par site d'échantillonnage et par sexe (Test de Kruskal-Wallis).

Statistiques du test					Résultats du test			
Kn / site	n	moyenne	Somme des rangs	Stat.	Valeur	p-value		
	Lapérouse	7	1.4591	215.0	Kruskal-Wallis	10.111278	0.001474	***
	Bérard	30	0.9472	488.0	KW (corr.)	10.111278	0.001474	***
	total	37	1.0440	703.0				

III.1.3 Discussion

Chez les trois espèces d'holothuries Aspidochirotés étudiées, à savoir *Holothuria (P.) sanctori*, *Holothuria (R.) poli* et *Holothuria (H.) tubulosa*, l'étude de la relation entre la croissance linéaire (longueur totale L_T) et la croissance pondérale (poids éviscéré W_e) a confirmait l'allométrie entre ces deux paramètres.

Les comparaisons par sites et par sexes ne révèlent pas de différences significatives au risque $\alpha=5\%$. Les équations d'allométrie peuvent s'écrire indifféremment du site d'échantillonnage ou du sexe comme suit :

$$H.(P.) \text{ sanctori} : W_e = 0.9770182 L_T^{1.43206} + \varepsilon_i$$

$$H.(H.) \text{ tubulosa} : W_e = 1.06634 L_T^{1.24056} + \varepsilon_i$$

$$H.(H.) \text{ poli} : W_e = 0.15648 L_T^{1.7828} + \varepsilon_i$$

Ces résultats indiquent que les équations obtenues expliqueraient les deux tiers des variations du poids observé des individus en fonction de leur taille chez *H.(H.) tubulosa* et *H.(H.) poli*. L'équation générée pour l'échantillon de *H.(P.) sanctori* par contre n'explique que moitié de la variabilité expliquée dans les couple de valeurs.

Une précédente étude de MEZALI (2008) menée au niveau des sites Lapérouse et Sidi-Fredj, non loin de la station de Bérard (situé dans la même baie, à une dizaine de kilomètres), établie les équations allométrique suivante pour les deux espèces *Holothuria (R) poli* et *Holothuria (H.) tubulosa* :

Tableau 25. Résultats de l'étude de MEZALI (2008) :

Espèce	Sidi-Fredj	Tamentefoust
<i>Holothuria (H.) tubulosa</i>	PH=0.0013 LC ^{2.1665}	PH= 0.0020 LC ^{2.0353}
<i>Holothuria (R.) poli</i>	PH=0.0005 LC ^{2.4035}	PH= 0.0013 LC ^{2.1674}

(PH : poids humide ; LC : longueur contractée)

On notera que les coefficients d'allométrie trouvés sont supérieurs à ceux de la présente étude. Cette différence s'explique par le fait que les paramètres de mesure pris en compte diffèrent entre les deux études. En effet, contrairement au choix de mesure fait pour le présent travail, l'auteur a établi ses équations à partir du poids total des individus et des longueurs contractés. L'étude de MEZALI (2008) se voulant non-destructive.

Une autre étude comparative basée sur les paramètres biométriques d'*H.(H.) tubulosa*, provenant de différentes stations situées en mer Égée, a établi une différence significative dans les paramètres allométrique chez ces animaux en relation avec le niveau trophique du site considéré (VAFEIADOU *et al.*, 2010).

En mer Egée KAZANIDIS *et al.* (2010a) ayant étudié l'espèce *H. (H.) tubulosa* a remarqué une forte plasticité des caractères biométriques mesurés. L'équation établie par l'auteur pour l'espèce étant de la forme :

$$W_e = (6.87 \pm 1.294) L_T^{1.005 \pm 0.076} (R^2=0.32)$$

L'auteur notera à ce propos que même en ayant pris le soin de ne pas déranger les individus durant les relevés, le fait de les mesurer sous l'eau rend difficile l'obtention d'une totale relaxation du corps.

A la lumière de ce qui précède, il semble donc que le choix de l'utilisation d'anesthésique soit la solution la plus raisonnable pour l'obtention du niveau d'exactitude de données requis pour le type d'analyse que nous avons menée. En effet, les niveaux de variances de données expliquées par les équations obtenues via la prise de la longueur détendue sont nettement supérieurs à celles obtenue par les autres méthodes.

Au sujet de l'allométrie mise en évidence par la présente étude, CONAND (1989) décrit les holothuries Aspidochirotes du genre *holothuria* comme présentant tous une croissance allométrique plus ou moins forte, reliant le poids du corps à la croissance linéaire.

En Nouvelle Calédonie le coefficient d'allométrie du groupe décrit par l'auteur, varie entre 1.8 pour le plus faible et 3.1 pour la valeur maximale.

L'analyse de la condition physique des échantillons que nous avons récolté, au travers du suivi de l'indice de condition de Le Cren, montrent que globalement la condition de ces animaux est liée au phénomène des saisons.

Plus précisément, l'effet de la ponte s'e fait ressentir sur le poids relatif des holothuries au niveau des deux sites d'étude. En effet, les trois espèces échantillonnées ; *Holothuria (P.) sanctori*, *Holothuria (.R) poli* et *Holothuria (H.) tubulosa*, ont toutes connu une phase de baisse de leur biomasse relative corrélée avec la phase de gamétogénèse qui a lieu au printemps. Ce qui suggère que la maturation des produits génitaux se fait au dépend de la masse somatique. D'ailleurs dès la fin de la ponte, on observe une reprise remarquable de la condition physique chez les trois espèces, indiquant la reprise de l'alimentation en phase de récupération de la ponte.

Chez les trois espèces, l'effet du site s'est fait ressentir de manière significative sur la biomasse relative individuelle des holothuries étudiées.

Le rapport de la biomasse par rapport à la taille des individus considérée est sensiblement plus important chez l'échantillon de Lapérouse. Cela est valable pour les trois espèces.

En effet l'indice Kn qui est quasiment tout le temps inférieur à 1 au niveau du site de Bérard (oscillant autour de 0.9 pour les trois espèces), passe à 1.2 chez *Holothuria (P.) sanctori*, et *Holothuria (H.) tubulosa* de la région de Lapérouse et atteint même 1.5 pour *Holothuria (.R) poli*, espèce qui s'est montrée beaucoup plus sensible au facteur site.

Or, comme précisé auparavant (chap. I), la région de Lapérouse est considérée sous influence directe des rejets urbains contrairement au site de Bérard qui est relativement plus à l'abri. Il semble donc que les trois espèces, loin d'être affectées par les effets de l'action anthropique dans la région de Lapérouse, sont au contraire favorisées de par leur mode de nutrition.

Ces animaux détritivores macrobenthiques, semblent donc profiter des surplus de matière organique charriés par les différents effluents de la zone de Lapérouse. Des trois espèces étudiées, *Holothuria (R.) poli* serait l'espèce la plus sensible aux changements des conditions trophiques du milieu.

III.2 Etude de la reproduction

Seules les trois espèces *H. (P.) sanctori*, *H. (H.) tubulosa* et *H. (R.) poli* sont concernées par cette partie de l'étude car étant assez représentées dans nos échantillons pour permettre une analyse statistique.

Dans un premier temps, l'analyse du déroulement du cycle de reproduction des trois espèces a été menée, au travers des indices gonado-somatiques RGS mensuels moyens. L'indice RGS étant estimé à partir du rapport du poids des gonades (W_g) rapporté au poids du corps (W_c) tel que défini précédemment (voir chap. II).

L'analyse est suivie par une étude plus poussée portant sur l'examen histologique des tissus germinaux qui a permis de déterminer le stade de développement gonadique et de suivre son évolution au cours de l'année.

L'objectif de l'étude est de situer la période de ponte pour les trois espèces et de déterminer leur mode de reproduction.

Enfin, des tests statistiques sont menés à partir des résultats obtenus et les comparaisons entre les deux sites sont testées statistiquement. Il s'agit de déceler d'éventuelles différences dans le comportement reproducteur qui se manifesteraient entre les deux populations d'holothuries étudiées.

Enfin, des corrélations avec les paramètres physiques du milieu sont également testées pour étudier une éventuelle influence de ces derniers sur le comportement reproducteur de ces animaux.

III.2.1 Rapport Gonado Somatique RGS

III.2.1.1 *Holothuria (P.) sanctori*

Les résultats de l'évolution annuelle du rapport gonado-somatique moyen, calculé mensuellement pour chaque site et chaque sexe sont illustrés par les Figure 29 et 31.

Les données obtenues sur les variations du RGS montrent un schéma annuel cohérent, avec une augmentation progressive durant le printemps pour les populations des deux sites d'*H.(P.) sanctori*. Cette phase de croissance des gonades atteint son pic durant la période allant de la fin juillet jusqu'au début du mois de septembre.

Ce schéma se vérifie également chez les deux sexes d'holothuries pris séparément et dans les deux sites étudiés.

Les figures indiquent une nette supériorité de l'indice RGS pour les femelles par rapport aux mâles. De même, on constate une légère différence du RGS moyen calculé par site.

En effet, plus la gamétogénèse avance et plus le poids relatif des gonades penche en faveur de l'échantillon colleté sur le site de Bérard.

Le test statistique réalisé sur les valeurs individuelles de RGS pour l'espèce *H.(P.) sanctori*, indique une distribution qui ne suit pas la loi normale (Tableau 26).

Tableau 26. Tests de Conformité à la loi normale pour les RGS de *H. (P.) sanctori*.

Moyenne/écart type	Test de Shapiro-Wilk (p-value)	Test de Lilliefors D=max[D-,D+] (p-value)	Test de Anderson-Darling (p-value)	Test de Agostino (p-value)
7.7204 / 8.2176	0.825981 (0.0000)	0.1750 = max[0.1750,0.1480] (p < 0.01)	3.304590 (p < 0.01)	$5.0291^2 + 3.6929^2 = 38.929$ (0.0000)

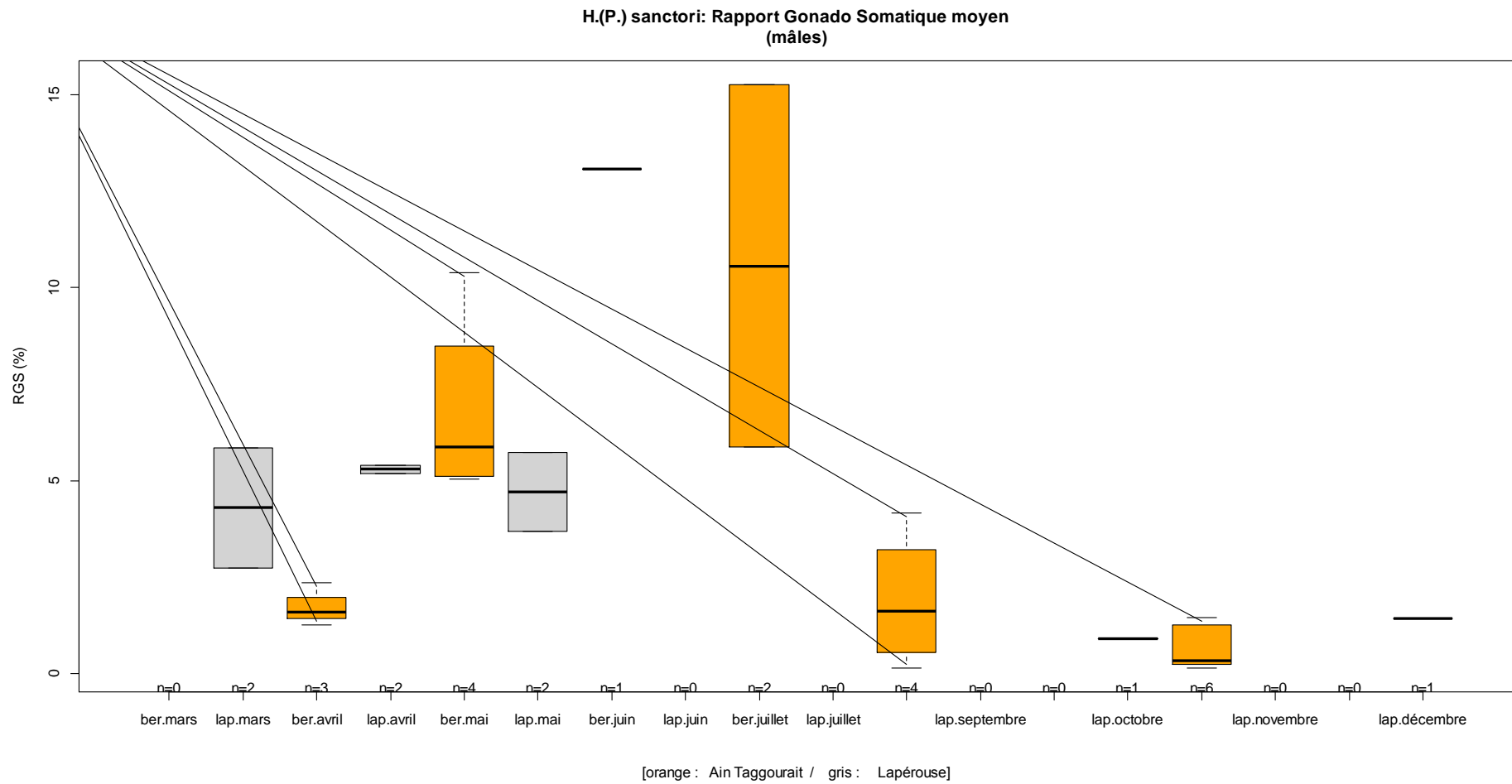


Figure 29. Evolution mensuelle du Rapport gonado-somatique des *Holothuria (P.) sanctori* mâles échantillonnés au niveau des deux sites d'étude. En orange les données de l'échantillon de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en gris celles de Lapérouse notées « Lap ».

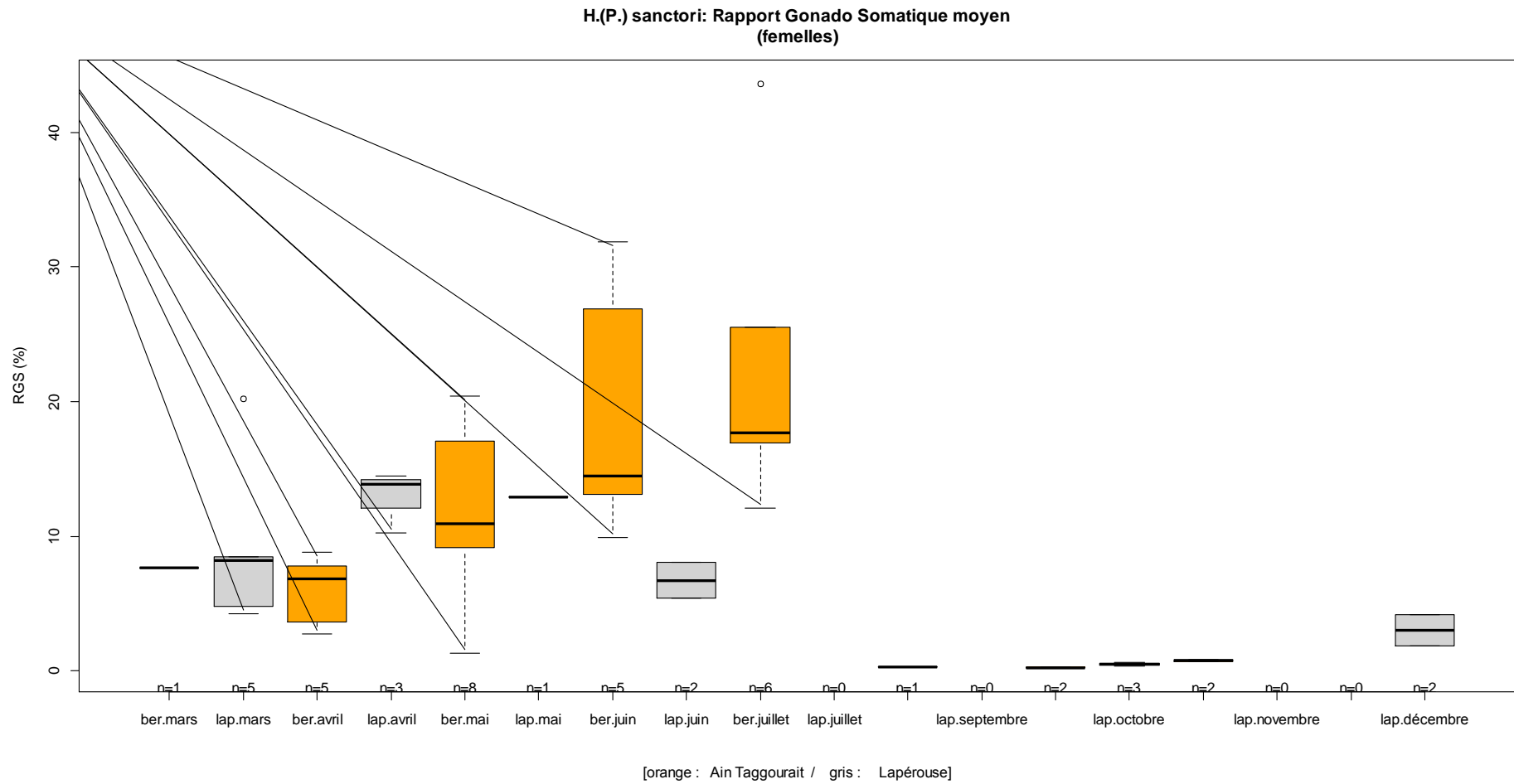


Figure 30. Evolution mensuelle du Rapport gonado-somatique des *Holothuria (P.) sanctori* femelles échantillonnées au niveau des deux sites d'étude. En orange les données de l'échantillon de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en gris celles de Lapérouse notées « Lap ».

Dans le Tableau 27 sont regroupés les résultats du test de Kruskal-Wallis sur les indices RGS par sexe et par site d'étude.

Les P-value associées à la statistique du test font ressortir une différence hautement significative entre les populations des deux sites échantillonnés. Au contraire, ces résultats indiquent que l'espèce *H. (P.) sanctori* ne montre pas des poids relatifs des gonades différents en fonction du sexe des individus.

Donc, les holothuries du site de Bérard (Bérard) exhibent un RGS moyen (8.96%) égale à presque le double de celui calculé pour l'échantillon de Lapérouse (5.39%).

Tableau 27. Résultats des tests de comparaison de variance du RGS de *H. (P.) sanctori* par site d'échantillonnage et par sexe (Test de Kruskal-Wallis).

	Description				Test statistique			
	n	Moy.	Somme des rangs	Moy. du rang	Statistique	p-value		
RGS/sexe	femelles	61	9.9272	4699.5	77.0410	Kruskal-Wallis	27.1826	0.000001
	mâles	52	7.5733	3132.5	60.2404	KW (corr.)	27.1848	0.000001
	Ind.	14	0.7093	296.0	21.1429			
	total	127	7.9472	8128.0	64.0000			
RGS/site	n	Moy.	Somme des rangs	Moy. du rang	Statistique	p-value		
	ber	91	8.9607	5799.5	63.7308	Kruskal-Wallis	0.017177	0.895726
	lap	36	5.3856	2328.5	64.6806	KW (corr.)	0.017179	0.895721
	total	127	7.9472	8128.0	64.0000			

III.2.1.2 *Holothuria (H.) tubulosa*

En raison du faible nombre de gonades prélevées, le suivi de l'évolution des moyennes mensuelles de l'indice RGS ne peut se faire pour l'espèce *Holothuria (H.) tubulosa*. En effet, les échantillons récoltés entre le mois de mai et juillet ont tous été retrouvés dépourvus de gonades.

09 spécimens sur les 26 qui comptent l'échantillon global d'*H.(H.) tubulosa* ne présentaient aucune gonade visible à la dissection.

Probablement que cela soit dû à la résorption des gonades en phase de post-ponte, qui est en fait un phénomène déjà observé chez les holothuries Aspidochirotés (CONAND, 1994; RAMOFAFIA et BYRNE, 2001b).

Néanmoins il est possible de tirer des renseignements sur la période de ponte à partir des données des 09 gonades échantillonnées en suivant l'évolution du RGS mensuels moyens (Figure 31).

Ainsi, le niveau atteint par l'indice de l'échantillon d'Ain Tagourait au début du mois de septembre (08/09/2011) et sa baisse au mois d'après (05/10/2011) suggèrent une ponte intervenant entre les deux dates.

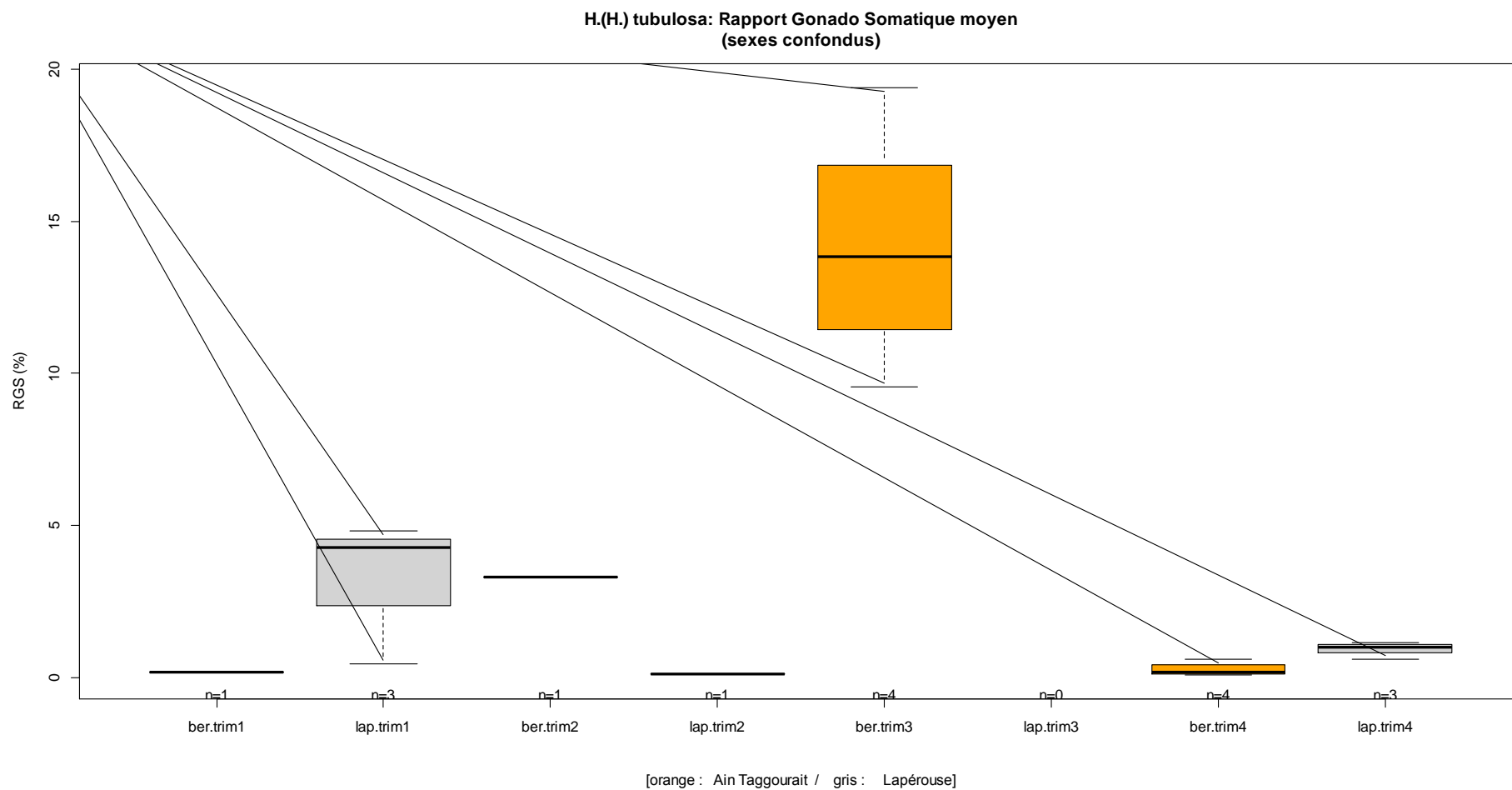


Figure 31. Evolution mensuelle du Rapport gonado-somatique de *Holothuria (H.) tubulosa* échantillonnée au niveau des deux sites d'étude. En orange les données de l'échantillon de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en gris celles de Lapérouse notées « Lap ».

III.2.1.3 *Holothuria (R.) poli*

Pour les besoins de cette partie de l'étude, les échantillons d'*H.(R.) poli* sont regroupés sans distinction du sexe.

La Figure 32 retraçant les changements de l'indice RGS au cours de la période d'échantillonnage montre le même type d'évolution que pour l'espèce *H.(P.) sanctori*.

Entre avril et juillet 2011 au niveau du site de Bérard, le poids moyen des gonades chez l'espèce a été multiplié par dix pour atteindre 44% du poids somatique (échantillon du 26/07/2011). Soit un poids des gonades équivalent à presque la moitié du poids du corps de l'holothurie éviscérée. Le mois d'après (échantillon du 08/09/2011) trois individus échantillonnés dans la même zone présentaient un RGS extrêmement bas oscillant entre 1.5% et 2.6%. Évidemment cela renseigne sur le moment de la survenue de la ponte chez la population. On en déduit donc que la ponte a forcément eu lieu entre ces deux dates.

Il est remarquable de constater que la ponte de *H.(R.) poli* s'est déroulée pratiquement en même temps que celle d'*H.(P.) sanctori*, ce qui impliquerait une possibilité potentielle d'hybridation entre ces deux espèces primitives. La probabilité est d'autant plus importante que les deux pontes sont quasi synchrones et que les deux espèces partagent le même habitat (sables du néritique côtier).

Les données du RGS pour l'espèce ont été testées pour vérifier la normalité de leur distribution (Tableau 28). Les résultats indiquent une distribution des valeurs de RGS qui ne vérifie pas la normalité.

C'est par conséquent le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis qui est utilisé pour tester les différences entre les deux sites.

La P-value associée à la statistique du test étant > 0.5 , cela permet de conclure à la non-signification des différences observées entre les moyennes de RGS de *H (R.) poli* provenant des deux sites Bérard et Lapérouse.

Tableau 28. Tests de Conformité à la loi normale pour les RGS de *H. (R.) poli*

Moyenne/écart type	Test de Shapiro-Wilk (p-value)	Test de Lilliefors D=max[D-,D+] (p-value)	Test de Anderson-Darling (p-value)	Test de Agostino (p-value)
10.3391/16.2986	0.667436 (0.0000)	0.2877 = max[0.2635,0.2877] (p < 0.01)	4.763146 (p < 0.01)	3.3909 ² +1.4468 ² = 13.5912 (0.0011)

Tableau 29. Résultats des tests de comparaison de variance du RGS de *H. (R.) poli* par site d'échantillonnage (Test de Kruskal-Wallis)

	Description					Statistiques du test		
	Valeur	n	Moy.	Somme rang	Moy. rang		Statistique	Probabilité
RGS / Site	Ber	28	11.0511	459.0	16.3929	Kruskal-Wallis	0.728571	0.393347
	Lap	5	6.3520	102.0	20.4000	KW (corr.ties)	0.728693	0.393307
	total	33	10.3391	561.0	17.0000			

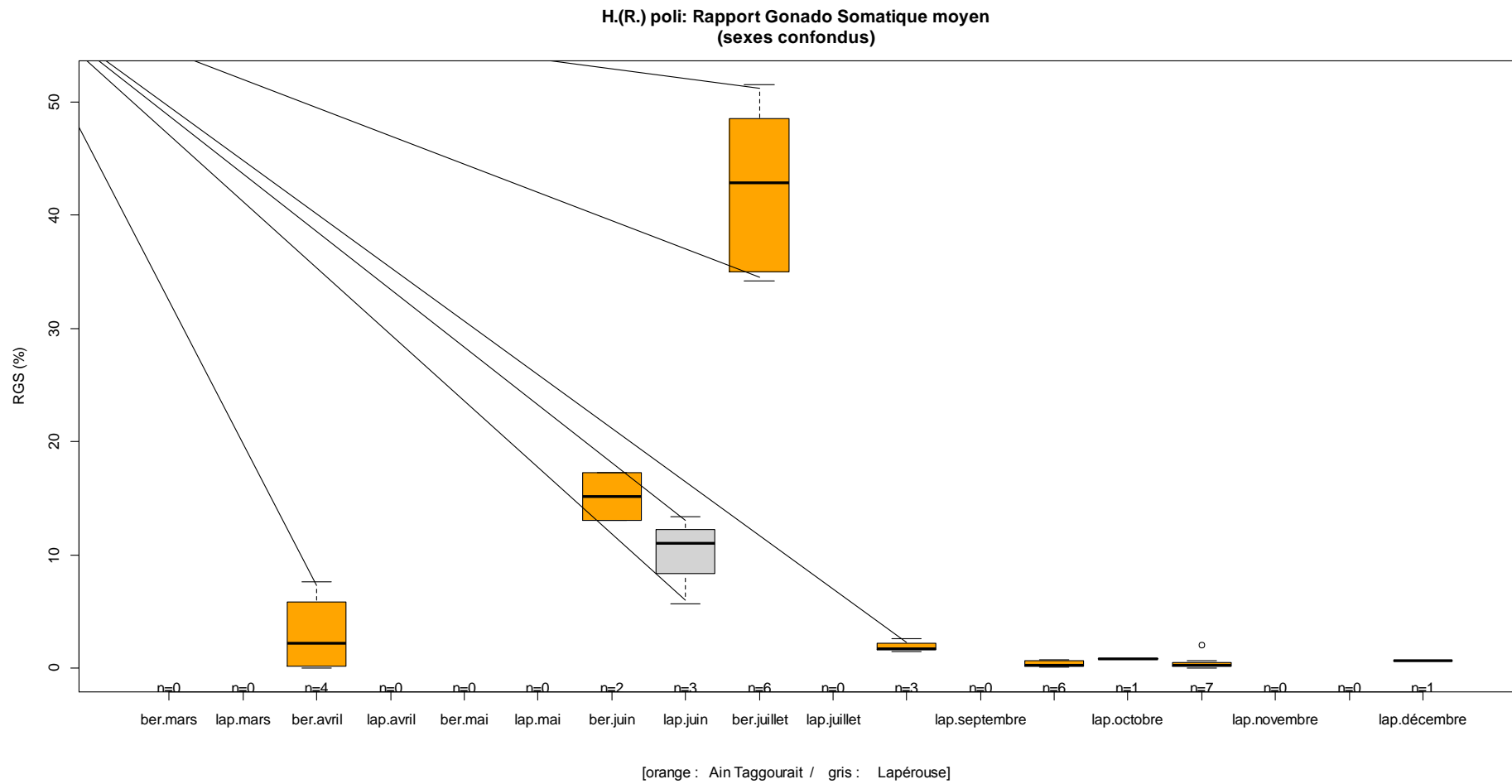


Figure 32. Evolution mensuelle du Rapport gonado-somatique d'*Holothuria (R.) poli* échantillonné au niveau des deux sites d'étude. En orange les données de l'échantillon de Bérard (Ain Taggourait) notées « Ber » et en gris celles de Lapérouse notées « Lap ».

III.2.2 Etude du cycle de reproduction des holothuries étudiées

Dans cette partie de l'étude, sont reportés les résultats de la lecture microscopique des stades de maturité des gonades des trois espèces : *Holothuria (P.) sanctori*, *Holothuria (R.) poli* et *Holothuria (H.) tubulosa*.

La détermination microscopique du stade de maturité des gonades a permis de suivre le cycle de reproduction de ces animaux depuis la phase de repos sexuelle jusqu'à la ponte en passant par la phase de croissance gamétogénétique. Ce suivi permet de situer le moment de la ponte sur la base de critères structuraux qui sont nettement plus précis.

Les critères retenus pour la classification des gonades par niveau de maturité, sont ceux établis par TANAKA (1958) pour décrire le déroulement de la maturité sexuelle chez l'holothurie Aspidochirote *Stichopus japonicus* des eaux japonaises (voir chap. II).

III.2.2.1 *Holothuria (P.) sanctori*

Les Figure 33 et Figure 34 retracent l'évolution des proportions mensuelles d'apparition des différents stades de maturité chez les deux populations d'*H. (P.) sanctori* échantillonnées.

Le suivi du déroulement de la maturation des produits génitaux à l'échelle du tubule gonadique permet d'établir des corrélations avec des paramètres environnementaux de forçage, ce qui aideraient à comprendre le comportement reproducteur de ces animaux.

Nos résultats confirment les conclusions de l'analyse du cycle du RGS, avec des gonades en phase de gamétogénèse durant le printemps qui deviennent pleinement matures à la fin du mois de mai.

C'est également le cas pour *H.(P.) sanctori* de la région de Lapérouse excepté le fait que la pleine maturité intervient plus tard soit en juin (Figure 34).

L'état de maturité observé chez la population d'*H.(P.) sanctori* de Bérard indique que la maturation des gamètes chez les mâles s'est accélérée dès la première quinzaine du mois d'avril 2011. Sur les trois mâles recensés, un individu présentait déjà une gonade en phase de maturation avancée (stade III). Pour l'échantillonnées du mois de mars 2011, les holothuries présentaient toutes des gonades en phase de croissance (stadeII).

Au contraire, pour la population de Lapérouse les premiers mâles en croissance avancée ne sont apparus que dans l'échantillon du mois de mai 2011.

Chez les femelles d' *H.(P.) sanctori* échantillonnées dans la région de Bérard on observe une précocité par rapport aux mâles, à la fois en terme de maturation des gonades mais aussi par rapport à la phase de ponte.

Au mois de septembre 2011, pendant que 100% des femelles récupéraient après avoir pondu, les gonades mâles étaient encore en phase de ponte (70% des effectifs du mois) (Figure 33)

Au sujet de la phase de ponte chez la population de Bérard, les résultats indiquent que les deux stades « mature » et « ponte » (stades IV et V) se sont étalés sur deux à trois mois pour les femelles (de mai à juillet 2011).

D'ailleurs, un ovaire sur les huit prélevés durant le mois de mai a même été observé en post-ponte (individu récolté à la fin du mois de mai 2011).

On notera aussi que des femelles pleinement matures ont été observées une première fois au mois de mai puis une deuxième fois à la fin du mois de juillet. Ce qui suggère deux pontes durant l'année 2011 pour l'espèce *H. (P.) sanctori*.

La première ponte (partielle) se serait donc déroulée en partie au mois de mai jusqu'au mois de juin 2011. Le deuxième épisode aurait eu lieu juste après, au mois d'août.

On le devine du fait que l'échantillon de juillet est constitué à 70% d'individus en phase de pré-ponte.

Chez les mâles par contre, on ne discerne aucun indice de ponte pour la période mai-juin au niveau des résultats de lecture des stades de maturité. Seule la ponte du mois d'août a pu être mise en évidence.

Concernant l'échantillon de Lapérouse, on relève également une phase de maturation gonadique printanière ; entre mars et juin suivit de la phase de ponte qui a débuté au mois de juin 2011. (Figure 34)

La lecture comparée des résultats des stades de maturité des gonades au niveau des deux sites d'étude soulève certaine remarques.

On constate clairement que la ponte de *H.(P.) sanctori* à eut lieu principalement entre les mois de juillet et août 2011 au niveau des deux sites étudiés. Néanmoins, on relève chez les femelles échantillonnées dans la région de Lapérouse une précocité dans la maturation des ovaires avec une émission partielle d'œufs entre mai et juin 2011. Cet épisode est en total totale désynchronisation par rapport à l'état de maturité des mâles de la région.

Ce qui soulève un certain nombre d'interrogations sur les facteurs ayant induits ce phénomène.

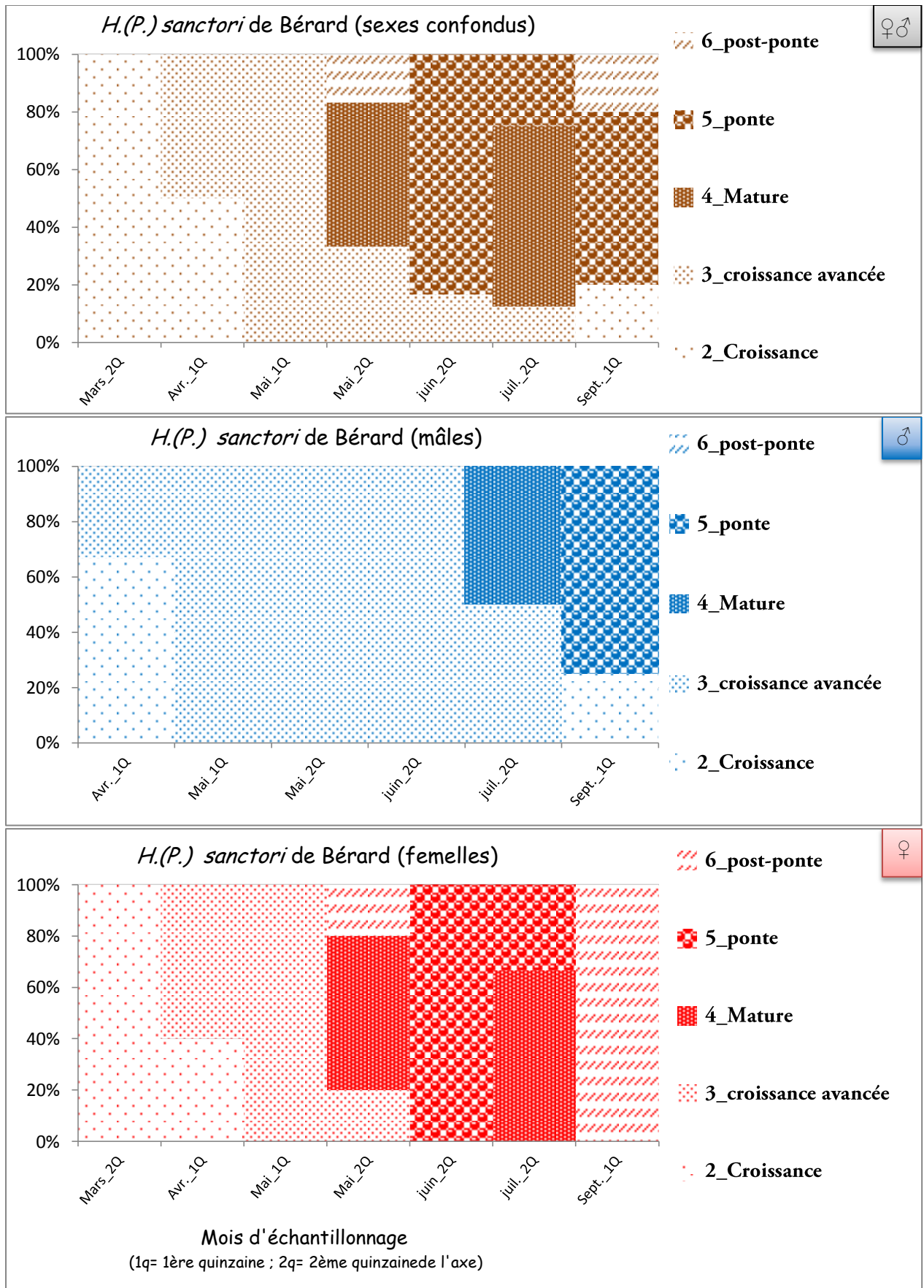


Figure 33. Evolution des stades de maturités sexuelles chez *H.(P.) sanctori* de la région de Bérard.

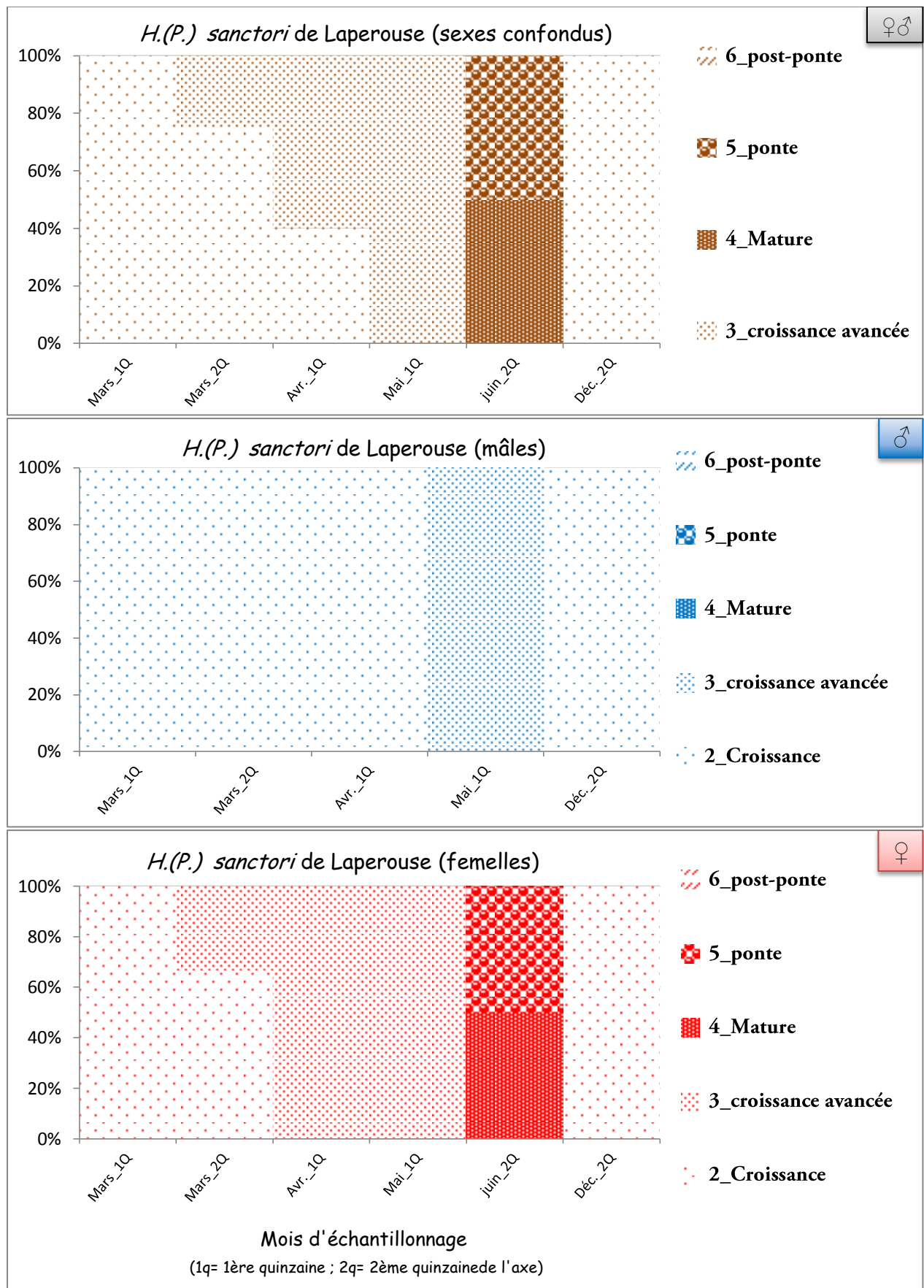


Figure 34. Evolution des stades de maturités sexuelles chez *H.(P.) sanctori* de la région de Laperouse

III.2.2.2 *Holothuria (H.) tubulosa*

Afin de mieux suivre l'évolution des stades de maturité gonadique chez *H.(H.) tubulosa*, les échantillons des deux sites ont été confondus lors de l'analyse. La Figure 35 montrant les proportions des différents stades de maturité dans les échantillons de gonades, fait ressortir là aussi une phase de croissance gamétique printanière.

Comme pour *H.(P.) sanctori*, la ponte a été observée à la fin de l'été avec toutefois un léger retard. Les mâles d'*H.(H.) tubulosa* du mois de septembre 2011, présentaient tous des gonades en phase de ponte.

Là aussi on retrouve une précocité des femelles, comme pour *H.(P.) sanctori*, puisque dans l'échantillon du mois de septembre 2011 elles sont toutes en phase de récupération de ponte alors que les testicules des mâles sont encore en phase de ponte.

III.2.2.3 *Holothuria (R.) poli*

L'analyse du déroulement du cycle de reproduction par le suivi des stades de maturité gonadique de *H.(R.) poli* de la région de Bérard, abouti au même schéma que pour les deux autres espèces. (Figure 36)

La phase de croissance (gamétogénèse), qui avait déjà été entamée lorsque l'échantillonnage débuta au mois d'avril 2011, s'est poursuivi jusqu'au début du mois de juillet.

Les gonades mâles pleinement matures ne sont apparues dans nos échantillons qu'à la fin du mois de juillet. Au début du mois de septembre tous les mâles avaient déjà pondu.

Comme c'est le cas pour les deux autres espèces *H.(P.) sanctori* et *H.(H.) tubulosa*, les femelles d'*H.(R.) poli* sont en léger décalage par rapport aux mâles quant à la phase d'émission des gamètes (stade V). En effet, les résultats révèlent que la totalité des ovaires du mois de juillet sont en phase de ponte alors que les mâles n'ont toujours pas émis.

Ce constat remonterait même jusqu'à la phase de maturation gonadique. Ainsi, pendant que la maturation des ovaires s'accélère au début du mois d'avril (stade III), les testicules des mâles sont encore en phase de maturation ralentie (stade II, début de gamétogénèse).

Au mois de septembre par contre, tous les spécimens (mâles et femelles) de *H.(R.) poli* de la région de Bérard avaient déjà pondu.

Même faibles, les données disponibles sur les stades de maturité des *H.(R.) poli* de la région de Lapérouse permettent de situer le moment de la ponte des femelles qui aurait eu lieu au mois de juillet 2011 (Figure 37).

Le seul échantillon de juin comprenant des mâles, fait ressortir le même type de décalage dans la maturation gonadique entre sexes. Les testicules prélevés étant encore en phase de croissance.

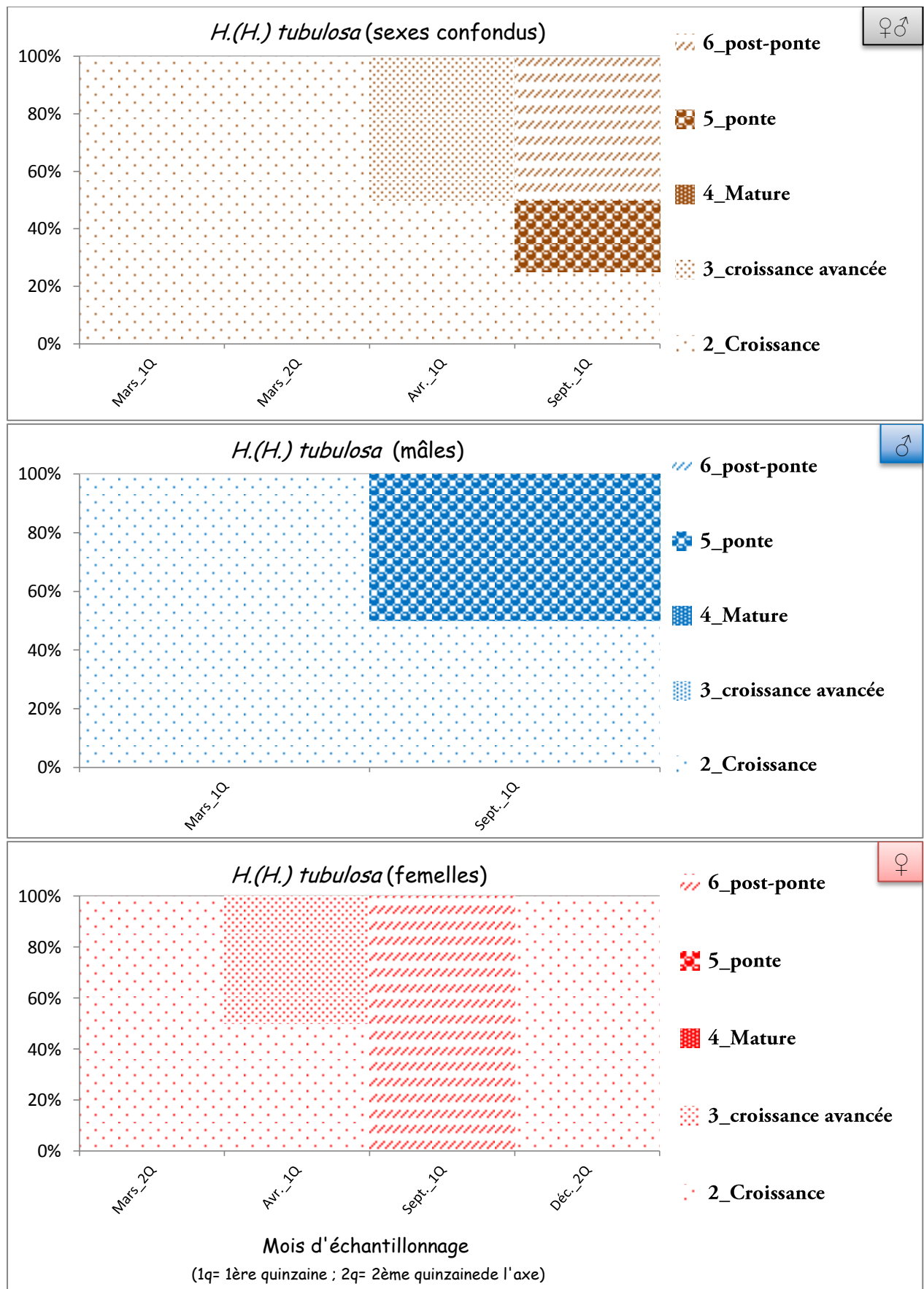


Figure 35. Evolution des stades de maturités sexuelles chez *H.(H.) tubulosa*.

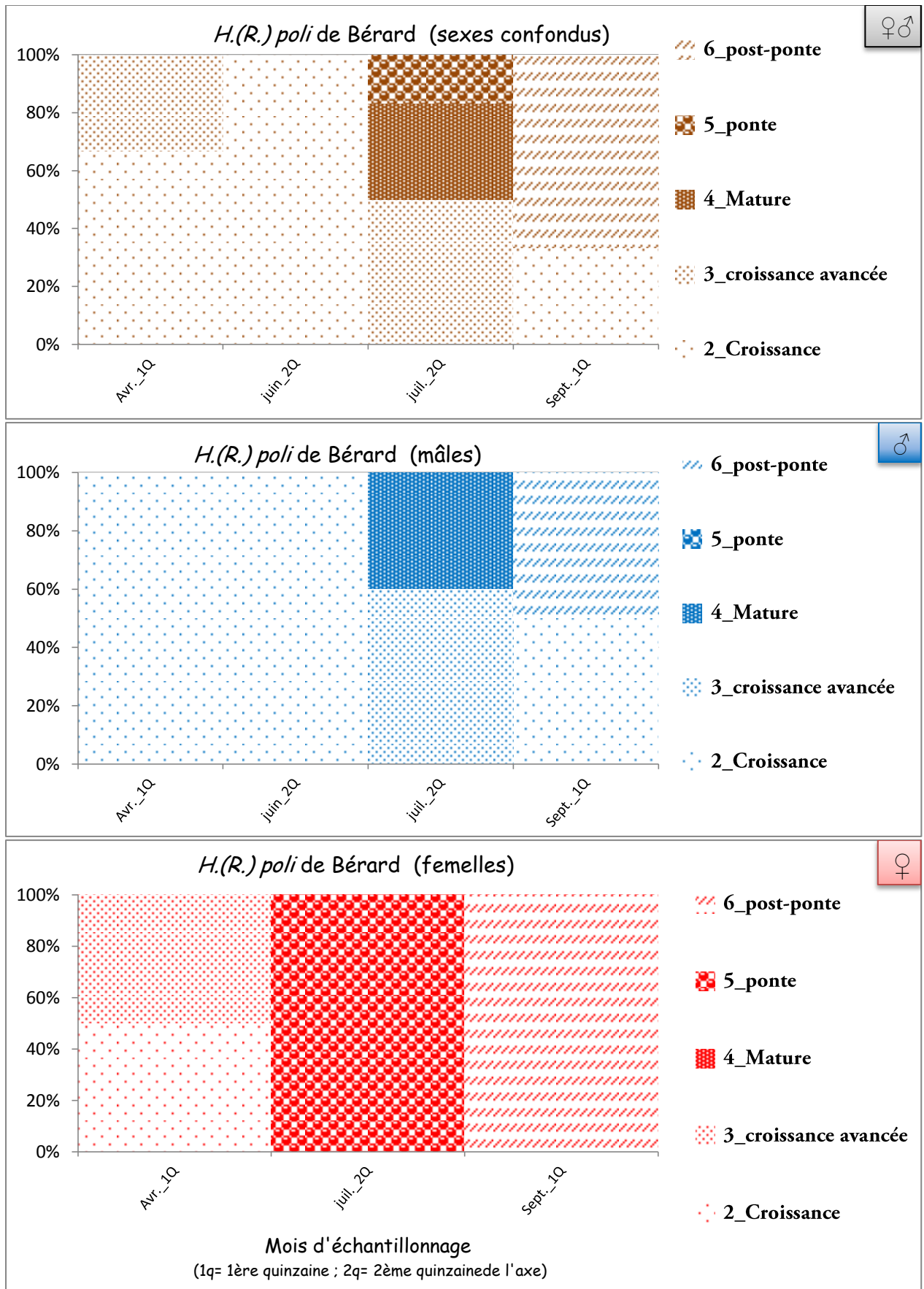


Figure 36. Evolution des stades de maturités sexuelles chez *H.(R.) poli* de la région de Bérard

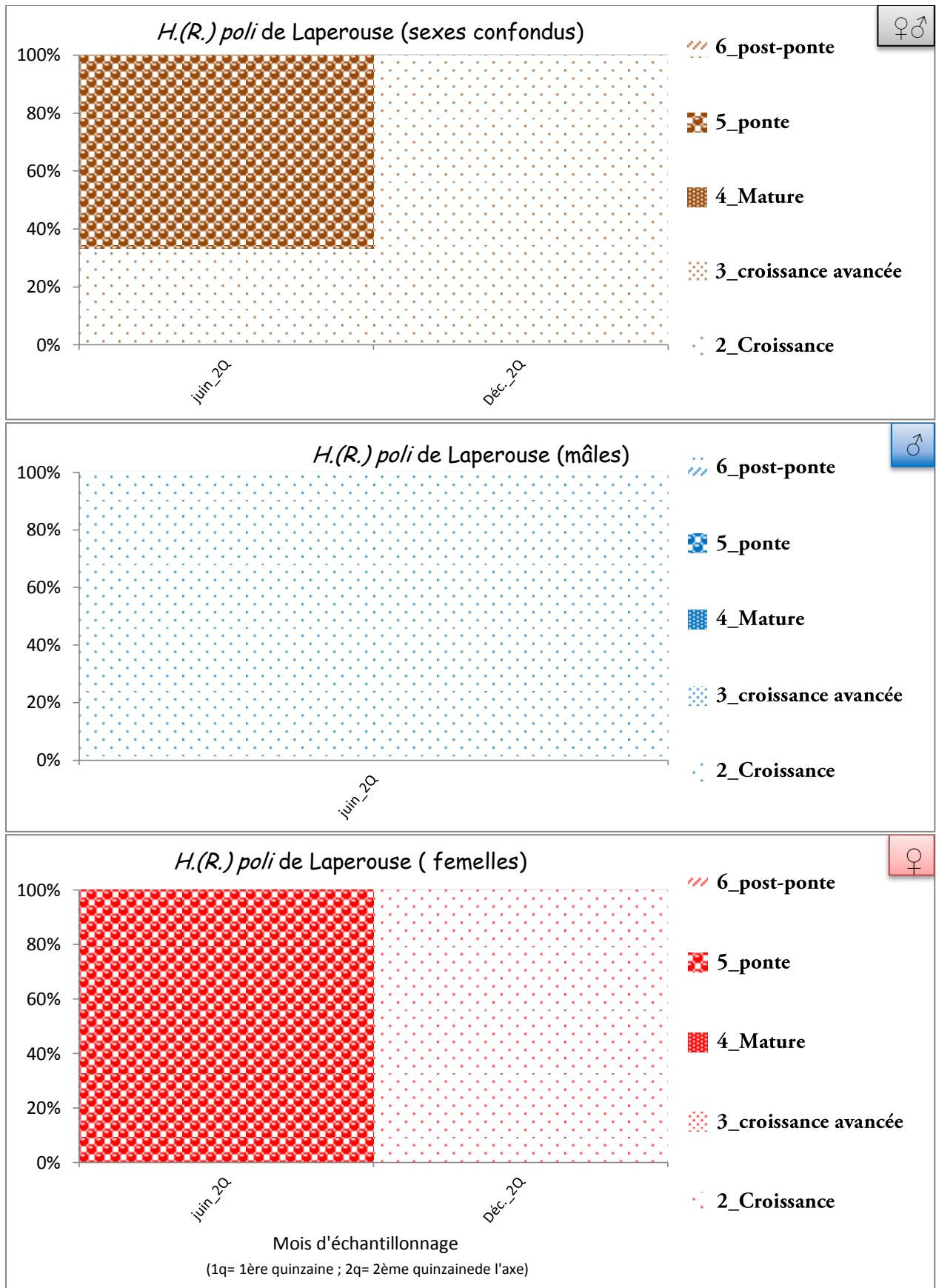


Figure 37. Evolution des stades de maturités sexuelles chez H.(R.) poli de la région de Bordj El Bahri (Lapérouse)

III.2.3 Description microscopique des différentes phases de maturations des gonades observées chez les trois espèces

Les coupes histologiques effectuées sur les gonades d'holothuries récoltées au niveau des deux sites d'étude (colorées au trichrome en un temps), ont permis d'estimer le niveau de maturation des produits génitaux pour chaque échantillon de manière précise. Les critères d'attribution des stades sont ceux établis par TANAKA (1958) pour décrire la gamétogénèse chez l'espèce *Aspidochirotes Stichopus japonicus* SELENKA, 1867.

Outre l'estimation du stade de développement de la gonade, l'analyse des structures des tissus gonadiques a également permis de suivre les processus de la gamétogénèse à l'échelle cellulaire.

Cette démarche a ainsi permis de définir le mode de reproduction des holothuries *Aspidochirotes* des eaux algérienne.

Le détail des échantillons de gonades concernées par le traitement histologique est repris par le Tableau 30

Tableau 30. Dénombrement des gonades selon leur stade de maturités chez les trois espèces d'holothuries étudiées.

	STADE II	STADE III	STADE IV	STADE V	STADE VI	Total par espèce
<i>H.(P.) sanctori</i>	21	21	9	11	2	64
<i>H.(H.) tubulosa</i>	6	1		1	2	10
<i>H.(R.) poli</i>	7	4	2	3	2	18

Au niveau des populations des deux sites étudiées ; Lapérouse et Bérard, cinq stades microscopiques de maturité des gonades ont été mis en évidence sur les six que compte l'échelle modifiée de TANAKA (1958). (Voir chapitre II)

Le stade I décrivant des gonades en phase de repos sexuel n'a malheureusement pas été observé. Probablement que s'est dû au fait que le traitement histologique n'a concerné que les échantillons récoltés entre mars et septembre 2011 en plus du mois de décembre 2011.

Il se pourrait donc que la phase de repos est eu lieu durant les un à deux mois qui ont suivies la ponte estivale. Car en effet, dès le mois de Décembre 2011 les six gonades échantillonnées présentées déjà des signes de reprise de la gamétogénèse. L'échantillon de décembre 2011 comprenant 03 *H.(P.) sanctori*, 02 *H.(H.) tubulosa* et un spécimen d'*H.(R.) poli*.

Globalement, le développement des structure gonadiques durant la gamétogénèse pour les trois espèces *H.(P.) sanctori*, *H.(H.) tubulosa* et *H.(R.) poli*, suit le schéma classique décrit par les différents auteurs pour les holothuries Aspidochirotés (CONAND, 1981; RAMOFAFIA *et al.*, 2003; DESPALATOVIC *et al.*, 2004; GHOBADYAN *et al.*, 2012; NAVARRO *et al.*, 2012).

Concernant la ponte, elle est estivale chez les trois espèces avec une phase de maturation hivernale à printanière et une phase de récupération automnale.

En raison de la similarité dans le déroulement de la maturation observée chez ces trois holothurie (synchronie dans la survenue des différents stades), l'espèce *H.(P.) sanctori* a été prise comme espèce type pour illustrer et décrire les changements apparus à l'échelle des structures gonadiques. *H.(P.) sanctori* étant l'espèce la mieux représentée dans le présent dans nos échantillon ce qui nous a fourni assez d'éléments descriptifs.

Ainsi, selon la décomposition des stades de maturation retenue pour décrire le déroulement du cycle de reproduction des holothuries Aspidochirotés de la région Algéroise, cinq stades ont été observés au cours de la phase d'échantillonnage.

III.2.3.1 Phases de croissance (STADE II et III)

Pour les trois espèces d'holothuries *H.(P.) sanctori*, *H.(R.) poli* et *H.(H.) tubulosa*, l'ovogenèse a débuté avant le mois de mars 2011, date à laquelle commença l'échantillonnage. Ce stade durera jusqu'au printemps.

Durant cette phase, la paroi du follicule prend de plus en plus d'épaisseur jusqu'à former des saillies caractéristiques en forme d'étoile, s'étendant vers la lumière du tubule. On observe une grande prolifération de cellules due à la production de gamètes. Les ovogonies qui sont rattachés à l'épithélium germinal (par un pédoncule), sont sphériques et fortement colorées. (Figure 39)

Les coupes histologiques montrent des ovocytes encore en contact avec la paroi gonadique et le noyau et le nucléole chromatique sont clairement visibles dans tous les ovocytes. Les ovocytes primaires sont dépourvus de vitellus.

La gonade mâle présente des spermatogonies d'aspect sphérique qui occupent l'extérieur de la paroi germinale où ils forment une couche nettement distinguable.

De même, les tubules testiculaires présentent en section transversale une paroi folliculaire en forme d'étoile, encore plus prononcée que chez les femelles. On arrive à distinguer quelques spermatozoïdes matures qui commencent à remplir la lumière du follicule (Figure 40).

En phase avancée de croissance chez les femelles, des cellules épithéliales internes adhèrent à la paroi cytoplasmique externe de l'ovocyte pré-vitellogène formant une membrane folliculaire autour de celui-ci. On observe également au niveau du noyau un nucléole en position périphérique (Figure 41). Les parois gonadiques ont des plis qui diminuent au fur et à mesure que la gamétogenèse progresse et il y a encore beaucoup de tissu conjonctif.

Au niveau du testicule en phase de croissance avancée, on voit apparaître une couche épaisse de spermatides d'une taille plus réduite que les spermatocytes primaires (ovoïdes et bien colorés). La paroi des tubules est épaisse ainsi que le tissu conjonctif. Les plis des parois tubulaires s'approfondissent et deviennent remarquables au cours de cette phase. La production de gamètes est dirigée vers la lumière (Figure 42).

III.2.3.2 Phase Mature (STADE IV)

Une coupe transversale réalisée sur un ovaire pleinement mature montre des tubules complètement distendus (paroi étirée) remplis d'œufs pourvus d'un noyau et d'un nucléole chromatique bien apparent. (Figure 43)

A ce stade les ovocytes se caractérisent par un épithélium folliculaire les entourant individuellement. Les œufs à l'intérieur du tubule présentent un aspect polygonal en coupe transversale.

A ce stade l'ovocyte présente une saillie caractéristique appelée « vésicule germinale ». Au niveau du noyau on peut observer un nucléole périphérique et dans le cytoplasme les granules vitellins sont apparents.

Les œufs remplissent tout l'espace inter-tubule tubulaire et il ne reste pratiquement plus d'espace vide dans la lumière, ou entre les cellules. Sur la coupe Figure 43, les membranes ovocytaires apparaissent séparées du follicule en raison de la contraction dû à la fixation.

En périphérie, on observe encore quelques ovocytes au stade primaire et la paroi du follicule est mince sans tissu conjonctif visible.

Le tubule mâle à ce stade contient une plus grande proportion de spermatozoïdes mûrs que pour les stades précédant et est plus grand (Figure 44).

Lorsque les testicules atteignent la pleine maturité, les tubules sont remplis de spermatozoïdes. Les flagelles sont dirigés vers la lumière. Les parois des tubules sont minces et des spermatocytes et spermatides sont observés à la périphérie près de la paroi interne.

III.2.3.3 Phase de ponte (STADE V)

L'animal en frai présente des tubules ovariens remplis d'ovules mûrs. Ces derniers sont encore à l'intérieur du follicule mais semblent être libres pour être émis.

L'aspect des ovules est rond et uniforme présentant un noyau et un nucléole chromatique. L'épithélium folliculaire ne peut pas être clairement distingué à la différence de ce qu'il était en phase de croissance (Figure 45).

Dans la lumière du tubule gonadique, des espaces vides engendrés par la ponte apparaissent. Tous les ovocytes présents sont matures et les parois des tubules commencent à s'épaissir et à former des plis. Le tissu conjonctif augmente à nouveau durant cette phase.

Le tubule testiculaire est tout aussi distendu par les spermatozoïdes mûrs présentant une paroi très mince. A ce stade l'activité spermatique a ralenti et on peut observer des vides dans certaines sections suggérant une émission de spermatozoïdes. Au niveau de la lumière des tubules l'épaisseur de la couche de spermatozoïdes se réduit, ce qui peut être constaté par le gradient de coloration. (Figure 46)

III.2.3.4 Phase de post-ponte (STADE VI)

Les ovaires au stade VI sont faciles à distinguer. La lumière du tubule est presque vide où subsiste encore quelques ovocytes résiduels de taille réduite. Les parois des tubules sont épaisses et exhibant une grande quantité de tissu conjonctif (Figure 47).

Les ovocytes résiduels non libérés lors de la ponte, régressent en taille et perdent leur forme caractéristique.

On observe à l'intérieur des tubules la prolifération de phagocytes qui s'attèlent à résorber le reste de la matière gamétogénétique. On peut observer ainsi quelques ovules atrésiques de différentes tailles. Les tubules se résorbent et diminuent considérablement de taille.

Dans les testicules la lumière est presque vide, avec des paquets espacés de sperme en voie d'être phagocytés (Figure 48).

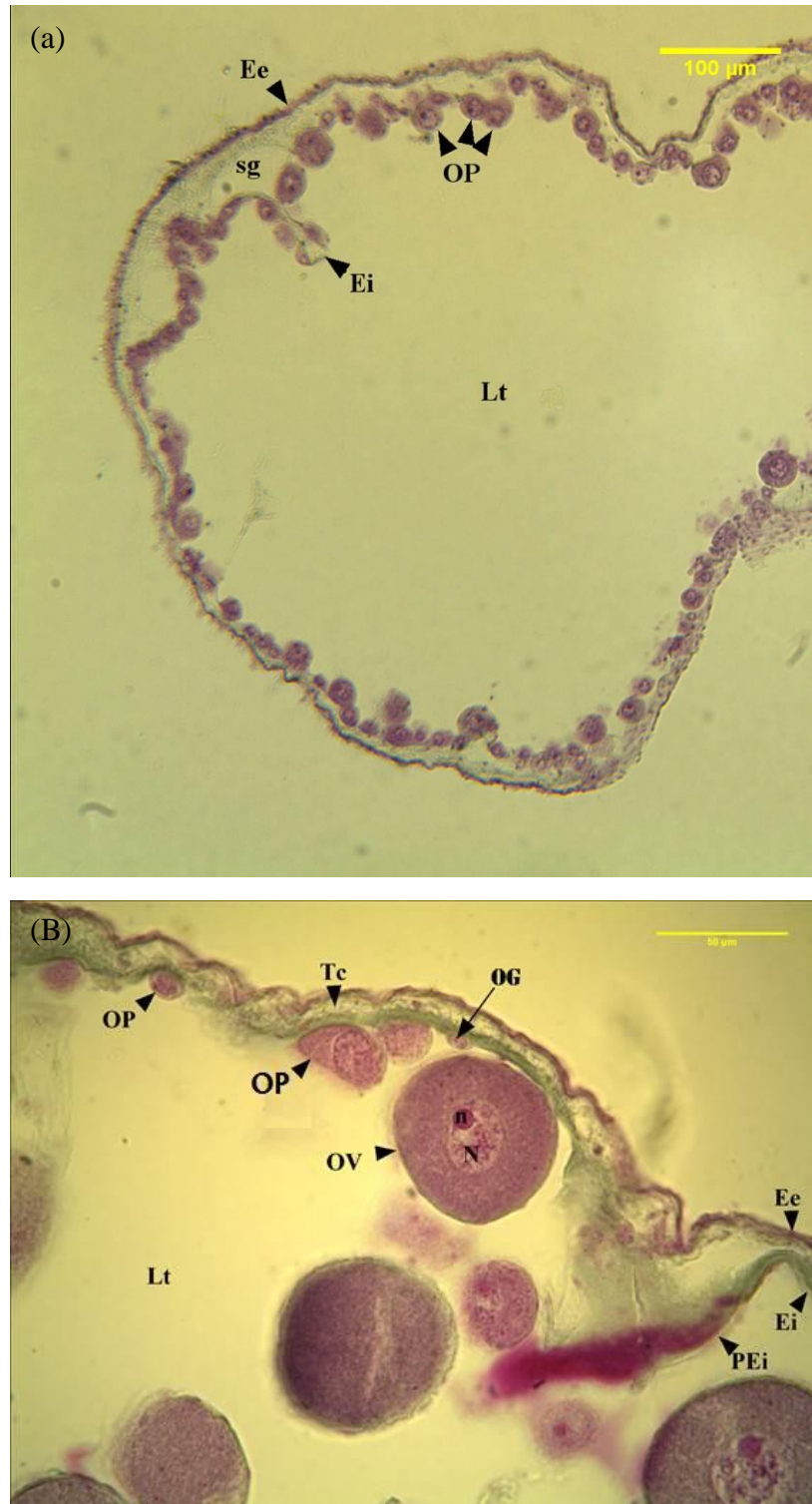


Figure 38. (a) section du tubule ovarien en phase de maturation chez *H. (P.) sanctori* (STADE II) [x100].
 (b) zoom sur une partie de la paroi ovarienne de *H. (P.) sanctori* en phase de maturation [x400].

Ee : épithélium externe de la paroi ovarienne ; Ei : épithélium interne de la paroi ovarienne ; Lt : lumière du tubule ovarien ; N : noyau ; n : nucléole ; OG : ovogonie ; OP : ovocyte prévitellogénique ; OV : ovocyte ; OV1 : ovocyte vitellogénique primaire ; PEi : pli longitudinal de la paroi interne ; Tc : Tissu conjonctif.

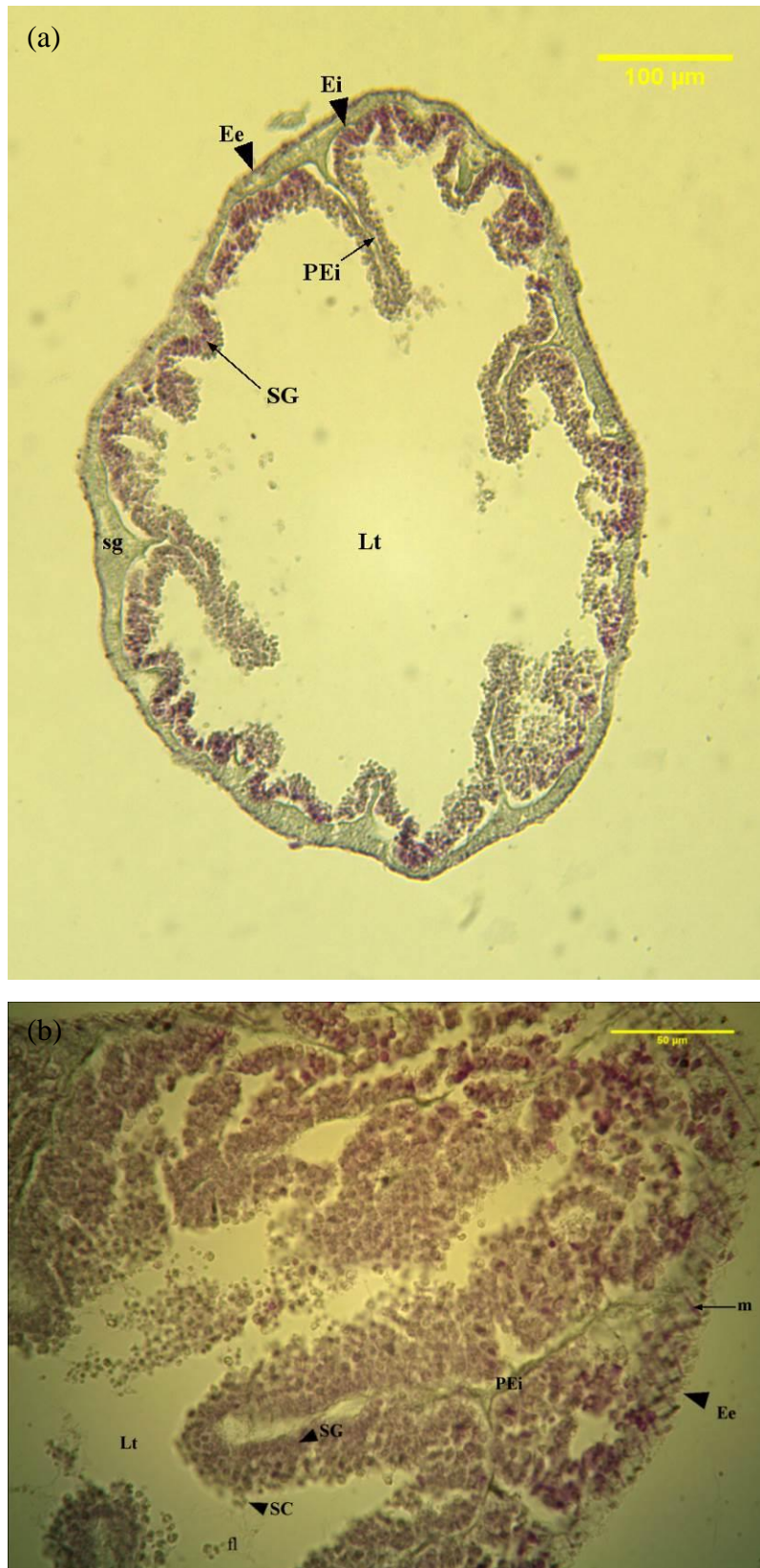


Figure 40. (a) section du tubule mâle en phase de maturation chez *H. (P.) sanctori* (STADE II) [x100].
 (b) zoom sur une partie de la paroi testiculaire de *H. (P.) sanctori* en phase de maturation [x400]

Ee : épithélium externe de la paroi gonadique ; Ei : épithélium interne de la paroi gonadique ; fl : flagelles ; Lt : lumière du tubule ; m : fibre musculaire ; SG : spermatogonie ; SC : spermatocyte ; Pei : pli longitudinal de la paroi interne.



Figure 41. (a) section du tubule ovarien en phase de maturation avancée chez *H. (P.) sanctori* (STADE III) [x100]
 (b) zoom sur une partie de la paroi ovarienne de *H. (P.) sanctori* en phase de maturation avancée [x400]

ce : cellules épithéliales ; cf : cellule folliculaire ; Ee : épithélium externe de la paroi ovarienne ; Ei : épithélium interne de la paroi ovarienne ; lb : lame basale ; Lt : lumière du tubule ovarien ; N : noyau ; n : nucléole ; OP : ovocyte prévitellogénique ; OV : ovocyte ; Tc : Tissu conjonctif.

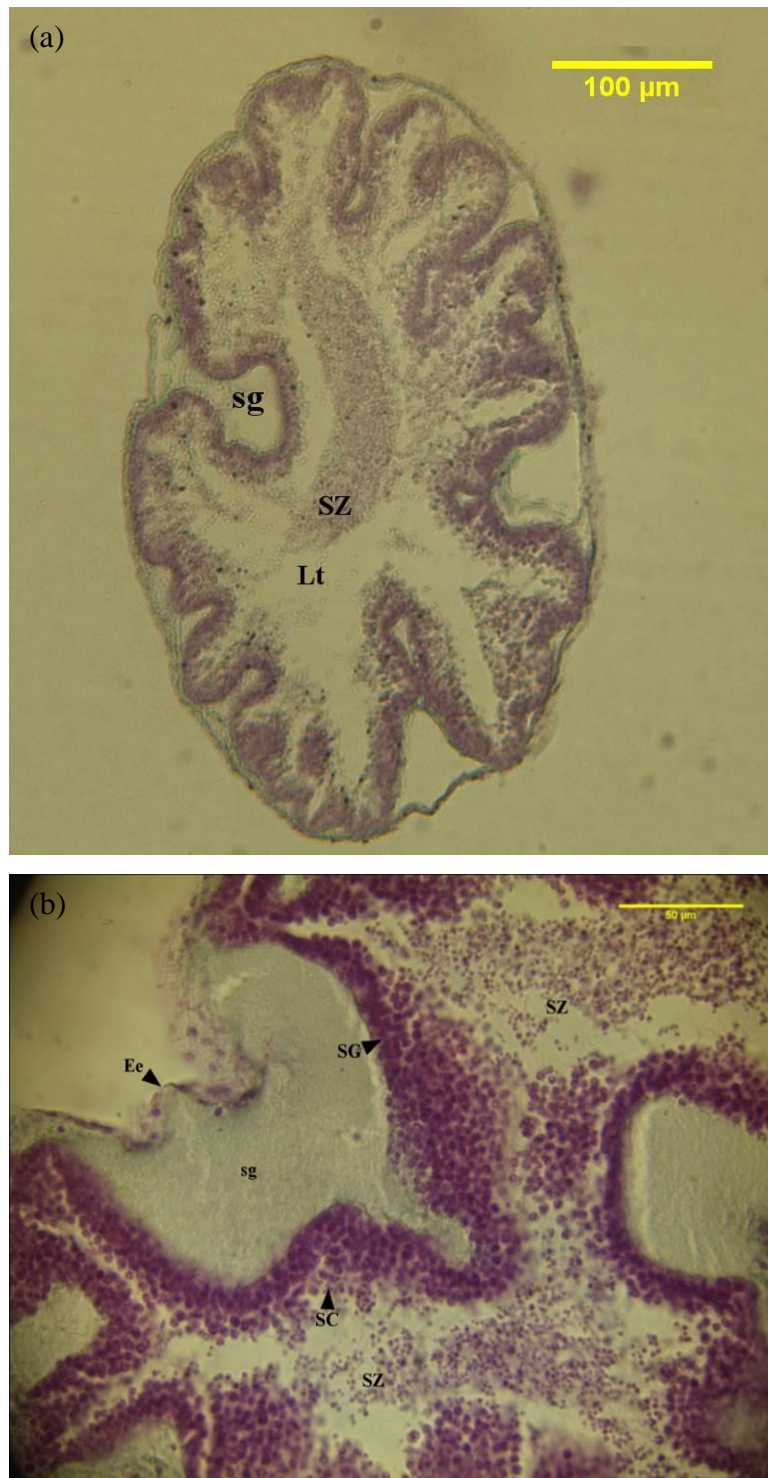


Figure 42. (a) section du tubule mâle en phase de maturation avancée chez *H. (P.) sanctori* (STADE III) [x100].
 (b) zoom sur une partie de la paroi testiculaire de *H. (P.) sanctori* en phase de maturation avancée [x400]

Ee : épithélium externe de la paroi gonadique ; Lt : lumière du tubule; sg : sinus gonadique ; SG : spermatogonie;
 SC : spermatocyte ; SZ : spermatozoïdes.



Figure 43. Coupe longitudinale du tubule ovarien de *H. (P.) sanctori* en stade Mature (STADE IV) [x100]

Ee: épithélium externe de la paroi ovarienne ; PF : paroi folliculaires ; OV1 : ovocyte primaire ; OV : ovocyte.

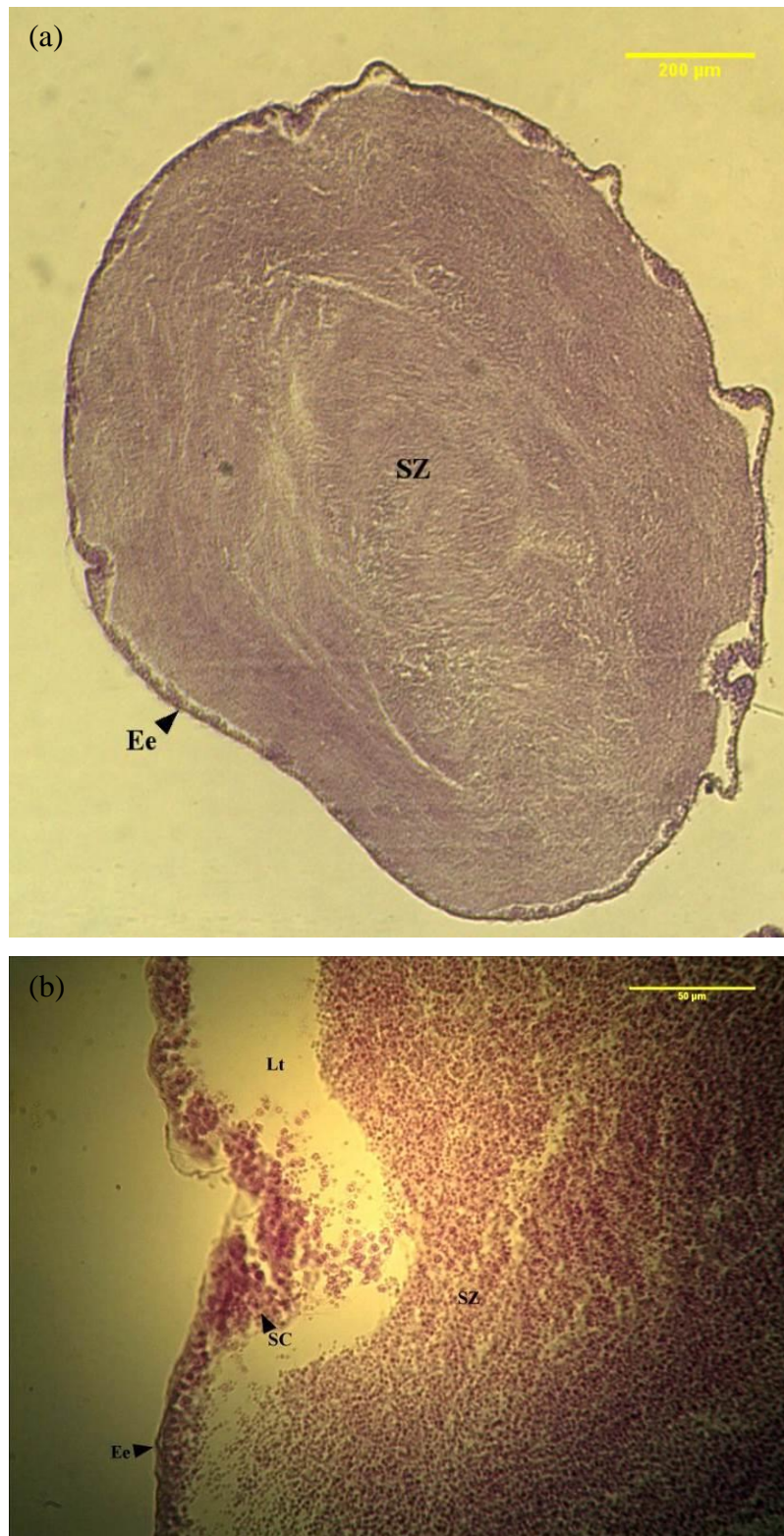


Figure 44. (a) section du tubule mâle en stade mature chez *H. (P.) sanctori* (STADE IV) [x100].
(b) zoom sur une partie de la paroi testiculaire de *H. (P.) sanctori* en phase de maturation [x400]

Ee : épithélium externe de la paroi gonadique ; Lt : lumière du tubule; SC : spermatocyte ; SZ : spermatozoïdes

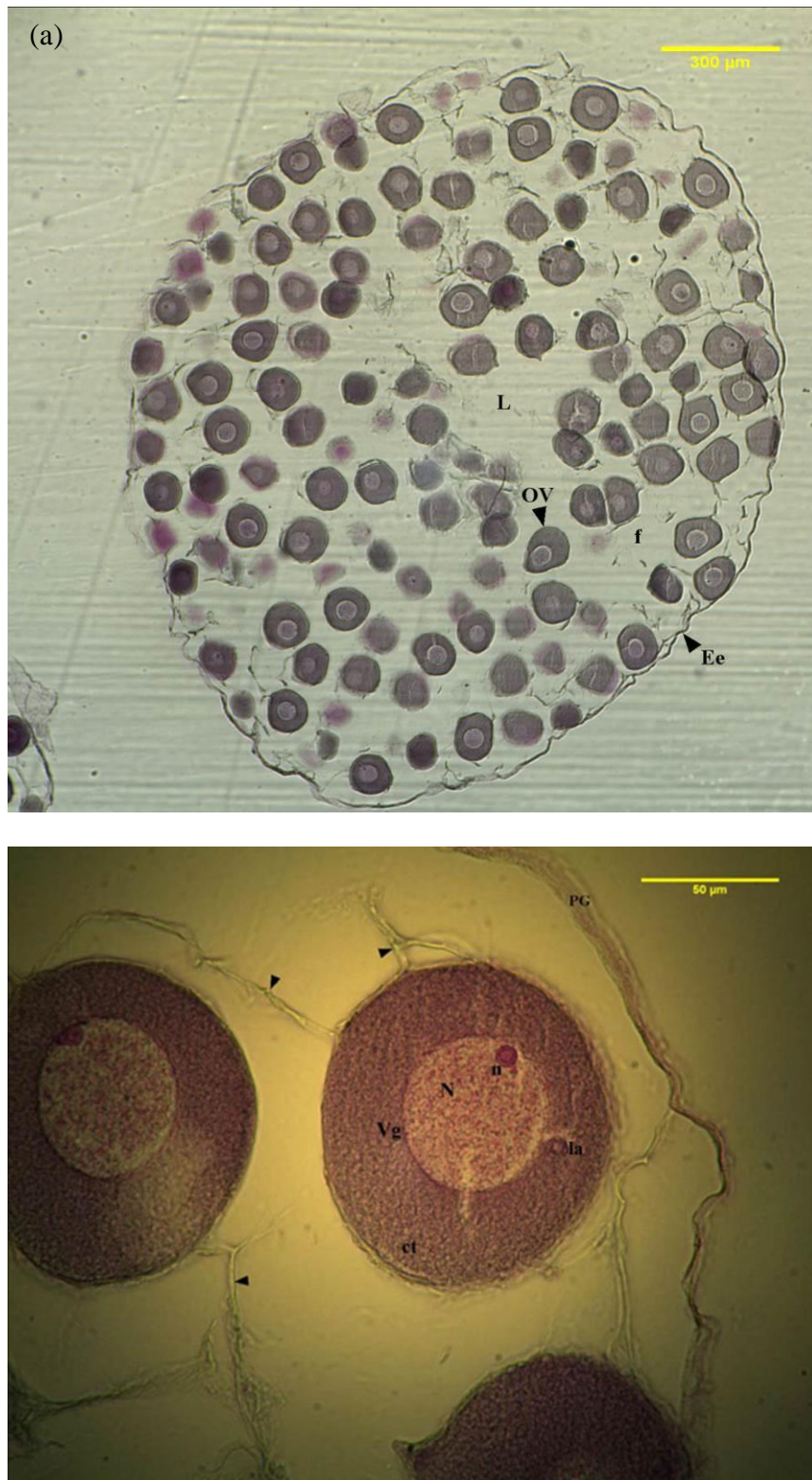


Figure 45. (a) section du tubule ovarien de *H. (P.) sanctori* en phase de ponte (STADE V) [x100].
 (b) zoom sur une partie de la paroi ovarienne de *H. (P.) sanctori* en phase de ponte [x400]

Fleches : réseau folliculaire ; f : follicule vide ; Ee : épithélium externe de la paroi ovarienne ; L : lacune gonadique ; N : noyau ; n : nucléole ; OP : ovocyte prévitellogénique ; OV : ovocyte ; Pc : lamelles annulaires « **annulate lamellae** » ; PG : paroi de la gonade ; Vg : vésicule germinale.



Figure 46. Section longitudinale du tubule mâle de *H. (P.) sanctori* en phase de pont (STADE IV). [x100]

Ei : épithélium interne ; Ee : épithélium externe ; SZ : spermatozoïdes.

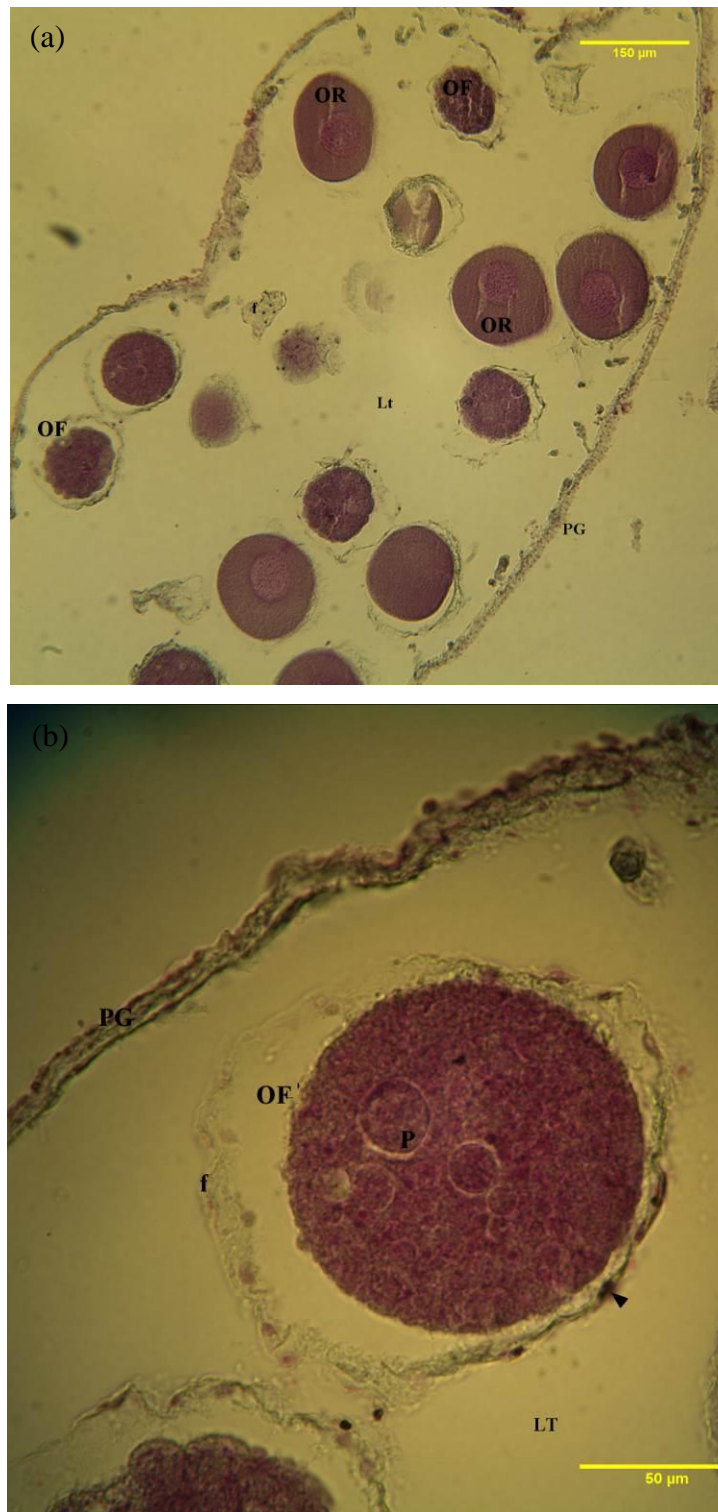


Figure 47. (a) section du tubule ovarien de *H. (P.) sanctori* en phase post-ponte (STADE VI) [x100]
 (b) zoom sur une partie de la paroi ovarienne de *H. (P.) sanctori* en phase post-ponte [x400]

Fleches : cellule folliculaire ; f : follicule ; LT : lumière du tubule gonadique ; N : noyau ; n : nucléole ; OF : ovocyte phagocyté ; OR : ovocyte résiduel; PG : paroi de la gonade.

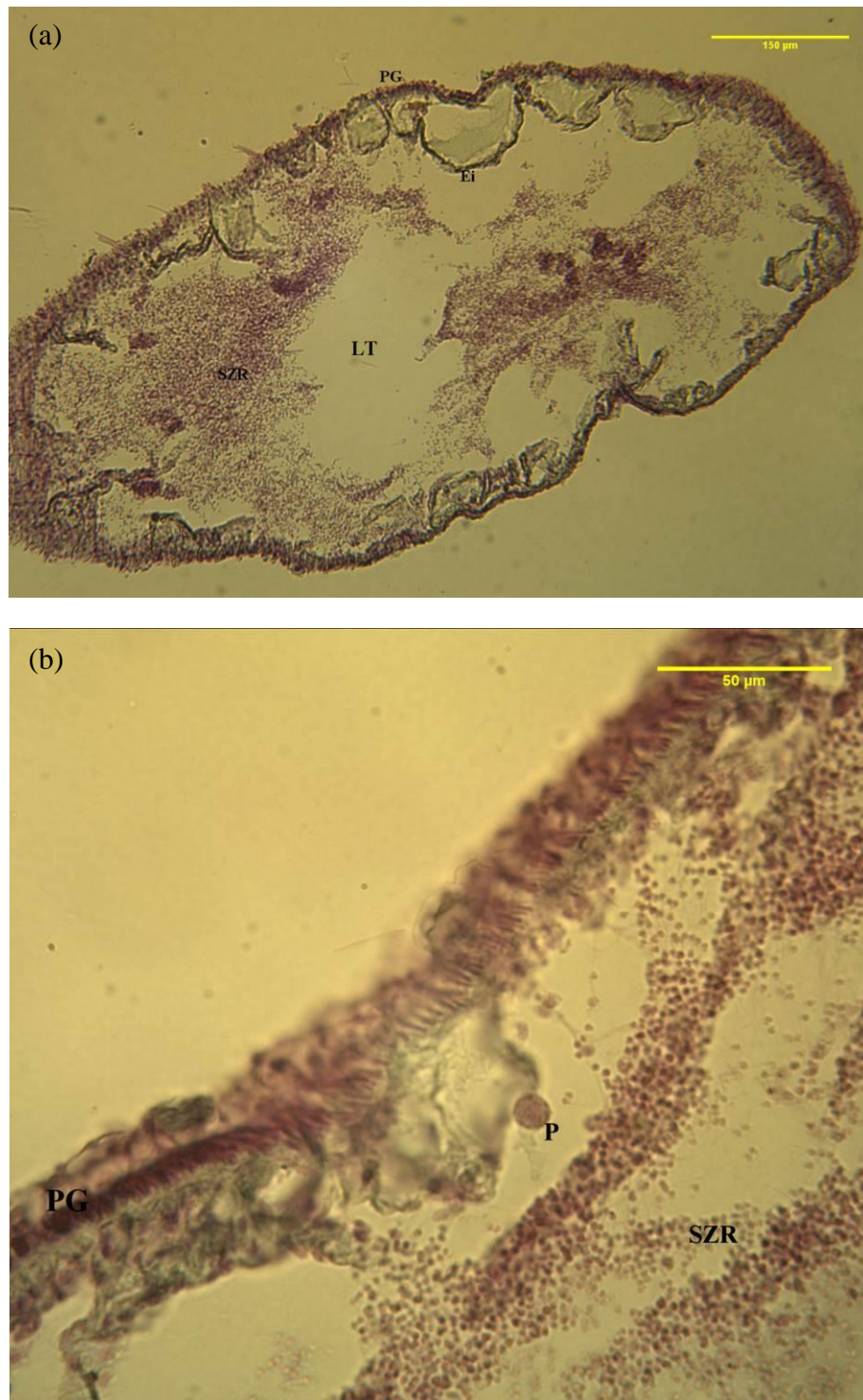


Figure 48. (a) section du tubule mâle en phase de post-ponte chez *H. (P.) sanctori* (STADE VI) [x100]
(b) zoom sur une partie de la paroi testiculaire de *H. (P.) sanctori* en phase de post-ponte [x400]

Ei : épithélium interne de la paroi gonadique ; Lt : lumière du tubule; P : Phagocyte ; SZR : spermatozoïdes résiduels ; PG : paroi de la gonade.

III.2.4 Discussion

Les résultats de l'étude de la reproduction, confirme le gonochorisme de ces trois espèces d'holothuries Aspidochirotés *Holothuria (P.) sanctori*, *Holothuria (.R) poli* et *Holothuria (H.) tubulosa* qui peuplent les eaux Algériennes. Les sexes étant séparés sans qu'il y ait de dimorphisme sexuel apparent ; le seul critère de sexage étant la gonade elle-même. Il est donc nécessaire d'ouvrir (même partiellement) l'animal pour connaître le sexe.

Globalement, les testicules sont blanchâtres et les ovaires rosâtres à orange vif, selon que l'on se trouve au début ou à la fin de la maturation gonadique.

Les ovaires sont apparus plus lourds que les gonades mâles à partir du stade III jusqu'au stade V.

L'étude du cycle de reproduction des trois espèces d'holothuries Aspidochirotés de la région centre a révélé un comportement sexuel lié aux cycles des saisons, avec une phase de gamétogénèse principalement printanière suivit d'une ponte estivale.

A partir de l'automne, les trois espèces récupèrent progressivement de la ponte avant d'entreprendre un nouveau cycle. Ce dernier débute dès les mois d'hivers et la gamétogénèse connaît alors à partir du mois de mai une phase d'accélération, probablement à la faveur du réchauffement printanier.

Des cinq stades de maturités observés, la phase de croissance est de loin la plus longue. Elle s'étale sur toute la période allant de mars à juin juillet.

Chez *Holothuria (P.) sanctori* on constate est l'espèce est beaucoup mieux adaptée aux conditions rencontrées au niveau du site de Lapérouse. En effet, l'espèce a présenté la phase de ponte la plus longue s'étalant sur toute la saison estivale, de mai-juin à août.

H.(.R) poli de la région de Bérard, a pour sa part présenté le rapport gonado-somatique moyen le plus important des trois espèces de toute l'année. Le RGS des animaux en phase de ponte (STADE V) atteignant même 51% contre 13% et 19% chez *H. (P.) sanctori* et *H. (H.) tubulosa* respectivement. Au contraire, au niveau du site de Lapérouse, le RGS des individus d'*H.(.R) poli* en stade V est nettement moins élevé avec seulement 12% d'indice RGS moyen contre 8% chez *H. (P.) sanctori*.

L'autre indication importante a tirée des résultats obtenus est l'observation du stade de ponte chez *H.(P.) forskali* durant le mois de mars 2011. Cela confirme donc le caractère hivernal de la ponte chez l'espèce telle que décrite par TUWO et CONAND (1992).

L'étude histologique des gonades échantillonnées a permis de suivre le déroulement des processus de la gamétogénèse chez les trois espèces.

On constate une bonne concordance entre les phases de maturité décrites à la fois par le suivi du RGS mensuel moyen et la lecture microscopique des stades de maturité des gonades. De plus, l'indice de condition relative de Le Cren se superpose correctement sur le cycle sexuel des trois espèces.

Si ce résultat devait être confirmé par d'autres études menées sur des échantillons plus importants, cela devrait faciliter le travail de constitution de bases de données scientifiques sur la reproduction de ces espèces. En effet il suffirait juste de disposer des données sur les mensurations et les pesées par mois pour situer la période de ponte de ces animaux. On pourrait même envisager de reprendre des travaux passés pour étudier ce phénomène.

Finalement, Il ressort de la présente étude que le schéma amenant de la maturation des produits génétiques à l'émission des gamètes dans le milieu suit globalement le même processus décrit pour la majorité des holothuries de l'ordre des Aspidochirotes peuplant les zones tempérées (CONAND, 1989; CONAND, 1993; UTHICKE, 1997; KAZANIDIS *et al.*, 2010a).

Des études menées dans d'autres endroits de la méditerranée confirment les résultats obtenus. Ainsi, KAZANIDIS *et al.* (2010a) situent la ponte de *Holothuria (H.) tubulosa* en mer Egée à la saison chaude (plutôt la deuxième moitié de l'été). En Adriatique l'espèce pond également entre les mois de juillet et septembre, lorsque la température de l'eau atteint 22° à 26°C (DESPALATOVIC *et al.*, 2004).

En 2003, en Espagne, la ponte d'*Holothuria (H.) tubulosa* a été observé directement en milieu marin durant la pleine lune et a pu être photographié (OCAÑA et TOCINO, 2005).

Toujours en Espagne, *Holothuria (P.) sanctori* a été étudiée durant deux cycles annuels (de 2009 à 2011) dans la région des îles canaries (NAVARRO *et al.*, 2012). Là aussi les conclusions confortent nos résultats, avec une ponte estivale et un maximum de RGS durant les mois de juin à juillet.

Pour *Holothuria (R.) poli* les résultats obtenus par la présente étude confirment l'hypothèse émise par MEZALI (2008) qui présentait une possible migration des individus adultes de l'espèce vers la partie superficielle des herbiers à *Posidonia oceanica* à la faveur de la saison estivale (saison de ponte).

CONCLUSION GENERALE

IV. CONCLUSION GENERALE

La présente étude sur le comportement reproducteur des holothuries Aspidochirotés inféodées aux herbiers de posidonies des côtes Algériennes, vise principalement à décrire le déterminisme du comportement reproducteur chez ces animaux et de cerner le déroulement de la reproduction sexuée.

Le travail sur terrain, en plongée libre, a mis en évidence la difficulté à pouvoir couvrir convenablement plusieurs espèces sans bénéficier de moyens conséquents. En effet, le fait que les holothuries se terrent durant la journée et n'activent qu'en phase nocturne complique énormément le travail d'échantillonnage.

Durant le jour, les holothuries adoptent un comportement sciaphile obligeant le plongeur à aller les chercher sous les blocs de rochers, ou alors comme pour *H.(R.)poli* au niveau des tombants de mattes. De ce fait, on ne distingue que très difficilement leur présence de la surface.

La difficulté fut plus grande concernant les deux espèces *H.(H)stellati* et *H.(P)forskali* qui sont moins bien représentées dans la bande 0 à -8m où nous avons prélevé les échantillons.

On constate bien à quel point, la disponibilité de moyens d'échantillonnage adéquats contribuent grandement à faire avancer la recherche dans ce domaine (scaphandre autonomes, équipement de nuit et embarcation).

Aussi, en raison de la faiblesse des effectifs, l'étude fut axée sur les trois autres espèces pour lesquelles nous disposons de données suffisantes permettant d'apporter des réponses aux questions posées.

L'analyse des paramètres biométriques, mesurés sur les échantillons récoltés, a permis de conclure que la longueur totale mesurée après anesthésie de l'animal donne une prédiction satisfaisante du poids éviscéré chez les trois espèces. La corrélation entre ces deux paramètres reste significative même au risque d'erreur de 0.1%.

Le modèle de croissance pour les trois espèces étudiées se résume à une équation de type puissance reliant le poids éviscéré (We) à la longueur totale détendue (L_T) :

$$We = a L_T^b + e_i$$

Des trois espèces, *H.(H)tubulosa* a présenté la corrélation la moins bonne tout en étant très significative.

La méthode de mesure de la longueur détendue par anesthésie aux chlorures de magnésium, a donné totale satisfaction, excepter une *Holothuria (R.) poli*. Nous soupçonnons cette individu de ne avoir bien répondu au produit anesthésiant.

L'étude de l'évolution temporelle du rapport gonado-somatique « RGS » fait ressortir un accroissement graduel de la biomasse germinale durant l'année chez les trois espèces.

Cette phase d'accroissement du matériel gonadique court tout au long des mois de printemps et peut déborder sur la saison estivale dans certain cas. Le mois d'août a été déterminé comme le mois de ponte pour les trois espèces *H.(P.) sanctori*, *H.(H.) tubulosa* et *H.(R.) poli*. Toutefois, la ponte d'*H.(R.) poli* s'est étalé jusqu'au mois de septembre 2011.

L'évolution comparée du RGS moyen de l'espèce *H.(P.) sanctori*, montre une différence par site d'échantillonnage se traduisant par une maturation plus lente des gonades au niveau de la population de Lapérouse.

L'indice RGS comparée par espèce révèle un cycle de maturation gamétique plus précoce de l'espèce *H.(P.) sanctori*.

De même *H.(P.) forskali*, semble préférer les températures froides pour se reproduire. L'espèce est apparue dans la zone d'échantillonnage durant les mois les plus froids pour disparaître complètement par la suite. Sur les quatre spécimens d'*H.(P.) forskali* récoltés, trois étaient en phase de pré-ponte ou ponte dès mars avril 2011. Cela suppose donc une ponte survenant en déphasage total avec les trois espèces *H.(P.) sanctori*, *H.(H.) tubulosa* et *H.(R.) poli*. Par conséquent, ce paramètre essentiel devrait être pris en compte dans le cas d'une éventuelle conception d'un plan de gestion pour l'exploitation de la ressource.

Le suivit de l'évolution des structures gonadiques par la méthode histologique, permet de confirmer globalement le schéma de la gamétogénèse tel que décrit à partir de l'analyse de l'indice RGS.

Toutefois une différence marquante, ayant trait à l'épisode de ponte, a été constaté entre les deux approches chez l'espèce *H.(P.) sanctori*. L'étude histologique a établi que la ponte fut unique se situant au mois de septembre 2011. D'un autre côté, l'indice RGS suggère la même ponte principale du mois de septembre mais précédée par une autre ponte partielle au mois de juin.

La même étude histologique des structures gonadiques par espèce situe la ponte de l'espèce *H.(H.) tubulosa* en septembre de l'année 2011 et pour *H.(R.) poli* en mois d'août.

Concernant le mode de reproduction des trois espèces *H.(P.) sanctori*, *H.(H.) tubulosa* et *H.(R.) poli*, l'étude confirme qu'elles sont gonochoriques sans dimorphisme sexuel externe visible à l'œil nu.

Enfin, les connaissances accumulées dans le cadre de ce modeste travail traitant de la biologie de la reproduction des holothuries Aspidochirotes (Holothuroidea : Echinodermata) de la côte algéroise, gagneraient à être poursuivit et amélioré par une étude plus poussée qui

s'étendrait sur une période plus longue, avec une couverture spatiale vers le large plus grande afin d'atteindre les limites de l'aire de répartition de ces espèces.

Cela passerait par :

1. Une étude s'étendant sur un cycle annuel, et plus si possible, pour permettre de retrouver tous les stades du cycle de développement gonadiques ainsi que d'éventuelles variations interannuelles ;
2. Des profondeurs d'échantillonnages plus importantes ; au moins jusqu'à la limite de répartition de l'herbier, si l'on veut pouvoir étudier convenablement les deux autres espèces : *Holothuria (H.) stellati* et *Holothuria (P.) forskali* ;
3. L'échantillonnage devra être réalisé de préférence de nuit, durant la phase active de l'animale pour faciliter le repérage sur le fonds ;
4. L'étude devra également être couplé au suivi de l'activité alimentaire de l'animal avec mesures des paramètres physiques du milieu afin de mieux cerner les paramètres de forçage du comportement reproducteur chez les holothuries ;
5. Enfin, un autre aspect qui gagnerait aussi à être pris en charge a trait au parasitisme, par les poissons du genre *Carapus* essentiellement. En effet, ce dernier est donné par la littérature comme se nourrissant potentiellement des gonades de l'holothurie hôte.

Pour notre part, seuls deux individus de l'espèce *H.(H.)poli*, échantillonnés le 23 avril 2011 au niveau de Bérard, présentaient une infestation par le **Carapidae** *Carapus acus* Brünnich. Les deux holothuries sujets de l'infestation (de 23.5 et 26 cm de longueur) ne présentaient aucune gonade reconnaissable à la dissection.

Il est clair que pour atteindre cet objectif il faudra disposer de moyens et de temps bien plus conséquents que ceux mis à notre disposition dans le cadre de cette modeste contribution.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

-
- ABDEL RAZEK F.A., MONA M.H., ABDEL RAHMAN S.H., EL GAMAL M.M., MOUSSA R.M. et M. T.S. 2010. Observations on the abundance of Holothurian species along the Alexandria coast, EGYPT. *Rapp Comm int Mer Médit* **39**: 421-421.
- AL-RASHDI K.M., MICHEL R. CLAEREBOUTD M.R. et AL-BUSAIDI S.S. 2007. Density and Size Distribution of the Sea Cucumber, *Holothuria scabra* (Jaeger, 1935), at Six Exploited Sites in Mahout Bay, Sultanate of Oman. *Agricultural and Marine Sciences* **12**: 43-51.
- BABCOCK R., MUNDY C., KEESING J. et OLIVER J. 1992. Predictable and unpredictable spawning events: in situ behavioural data from free-spawning coral reef invertebrates. *Invertebrate Reproduction & Development* **22**(1-3): 213-227.
- BACHARI-HOUMA F., 2009. Modélisation et cartographie de la pollution marine et de la bathymétrie à partir de l'imagerie satellitaire. *Thèse de doctorat ès Sciences de l'Univers et Environnement*: UNIVERSITE DU VAL DE MARNE PARIS XII (PARIS). 272p.
- BASKAR B.K. 1994. Some observations on the biology of the holothurian *Holothuria (Metriatyla) scabra* (Jaeger). *Bull Cent Mar Fish Res Inst*(46): 39 - 43.
- BENSALEM-BENDJELLOUL M. 1998. Techniques histologiques - Théorie et pratique. *OFFICE DES PUBLICATIONS UNIVERSITAIRES*, ALGER. 109p.
- BLACKWELL B.G., BROWN M.L. et WILLIS D.W. 2000. Relative Weight (Wr) Status and Current Use in Fisheries Assessment and Management. *Reviews in Fisheries Science* **8**(1): 1-44.
- BOUAZIZ A., 2007. La sardinelle (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847) des côtes algériennes : distribution, biologie et estimation des biomasses. *Thèse de doctorat*: USTHB, Faculté des Sciences Biologiques (ALGER). 135p.
- BOUDOURESQUE C.-F., MEINESZ A., LEDOYER M. et VITIELLO P. 1994. Les herbiers à Phanérogames marines. In *Les biocénoses marines et littorales de Méditerranée, synthèse, menaces et perspectives*, Vol 19 (ed. D BELLAN-SANTINI, J-C LACAZE, C POIZAT). MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE, Paris. 98-118
- BOUDOURESQUE C.F. 2004. Marine biodiversity in the Mediterranean: status of species, populations and communities. *Scientific Report of the Port-Cros national Park*. 20 france. 97-146p.
- BOUDOURESQUE C.F., BERNARD G., BONHOMME P., CHARBONNEL E., DIVIACCO G., MEINESZ A., PERGENT G., PERGENT-MARTINI C., RUITTON S. et TUNESI L. 2006. Préservation et conservation des herbiers à *Posidonia oceanica*. 200p.
- BOUDOURESQUE C.F. et MEINESZ A. 1982. Découverte de l'herbier de Posidonie. *Cah Parc nation Port-Cros* **4**: 1-3 + 1-79.
- BOUHBOUH S., 2002. Bio-écologie de *Barbus callensis* (Valenciennes 1842) & *Barbus fritschi* (Günther 1874) au niveau du réservoir Allal El Fassi (Maroc). *Thèse de doctorat es Science*: FACULTE DES SCIENCES DHAR EL MEHRAZ FES, UNIVERSITE SIDI MOHAMED BEN ABDALLAH (Fès). 170p.

- BURKE R.D. 2012. Échinodermes. in *L'Encyclopédie canadienne*. Fondation Historica, <http://www.thecanadianencyclopedia.com/articles/fr/echinodermes>.
- CHAO S.M., CHEN C.P. et ALEXANDER P.S. 1994. Reproduction and growth of *Holothuria atra* (Echinodermata: Holothuroidea) at two contrasting sites in southern Taiwan. *Marine Biology* **119**(4): 565-570.
- COMPUTING R.F.F.S.L.P. 1951. The Length-Weight Relationship and Seasonal Cycle in Gonad Weight and Condition in the Perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology* **20**(2): 201-219.
- CONAND C. 1977. Contribution à l'étude du cycle sexuel et de la fécondité de la sardinelle ronde, *Sardinella aurita* : pêche sardinière dakaraise en 1975 et premier semestre 1976. *Cahiers de l'ORSTOM* **4**: 301-312.
- CONAND C. 1981. Sexual cycle of three commercially important holothurian species (Echinodermata) from the lagoon of New Caledonia. *BULLETIN OF MARINE SCIENCE* **31**(3): 523-543.
- CONAND C. 1989. Les holothuries Aspidochirotes du lagon de Nouvelle-Calédonie : biologie, écologie et exploitation. Collection ETUDES et THESES. *ORSTOM*, PARIS. 393p.
- CONAND C. 1993. Reproductive biology of the holothurians from the major communities of the New Caledonian Lagoon. *Marine Biology* **116**: 439-450.
- CONAND C. 1994. Les holothuries, ressource halieutique des lagons. *RAPPORTS SCIENTIFIQUES ET TECHNIQUES*. n°65. Centre de NOUMEA. ORSTOM. 86p.
- CONAND C. 1996. Asexual reproduction by fission in *Holothuria atra* : variability of some parameters in populations from the tropical Indo-Pacific. In *Congrès Interactions des facteurs biotiques et abiotiques sur le cycle de vie des invertébrés marins* Vol 19, pp. 209-216, Colloque, Villefranche-sur-Mer , FRANCE
- CONDE J.E. et LABOY-NIEVES E.N. 2006. Nouvelle approche pour mesurer *Holothuria mexicana* et *Isostichopus badionotus* aux fins d'évaluations de stocks. In *La bêche-de-mer (Bulletin de la CPS)*.
- CONE S.R. 1989. The Need to Reconsider the Use of Condition Indices in Fishery Science. *Transactions of the American Fisheries Society* **118**: 510-514.
- CROZIER W.J. 1917. Multiplication by Fission in Holothurians. *The American Naturalist* **51**(609): 560-566.
- CUENOT L. 1948. Anatomie, éthologie et systématique des Échinodermes. In *TRAITÉ DE ZOOLOGIE : ANATOMIE, SYSTÉMATIQUE, BIOLOGIE* Vol Tome XI (ed. P-P GRASSÉ), Paris (VI).3-272
- DABBAGH A. et SEDAGHAT M.R. 2012. Breeding and rearing of the sea cucumber *Holothuria scabra* in Iran. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* n° **32**: 49-53.
- DEMESTRE M. et FORTUNO J.-M. 1992. Reproduction of the deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Decapoda: Dendrobranchiata). *MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES*(84): 41-51.
- DESPALATOVIC M., GRUBELI I., ŠIMUNOVIC A., ANTOLIC B. et ŽULJEVIC A. 2004. Reproductive biology of the holothurian *Holothuria tubulosa* (Echinodermata) in the Adriatic Sea. In *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, pp. 409-414.
- DIADHIOU H.D., 1995. Biologie de l'huître de palétuvier *Crassostrea gasar* (Dautzenberg) dans l'estuaire de la Casamance (Sénégal) : reproduction, larves et captage. *Thèse de doctorat*: (Rennes). 123p.
- DIAZ- ALMELA E. et DUARTE C.M. 2008. MANAGEMENT of Natura 2000 habitats * 1120 *Posidonia* beds (*Posidionion oceanicae*) 23p.

- ELKALAY K., FRANGOULIS C., SKLIRIS N.M., GOFFART A.M., GOBERT S.M., LEPOINT G.M. et HECQ J.-H. 2003. A model of the seasonal dynamics of biomass and production of the seagrass *Posidonia oceanica* in the Bay of Calvi (Northwestern Mediterranean). *Ecological Modelling* **167**(1-2): 1-18.
- EMSON R.H. et MLADENOV P.V. 1987. Studies of the fissiparous holothurian *Holothuria parvula* (Selenka) (Echinodermata: Holothuroidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **111**(3): 195-211.
- FONTANA A. 1981. Milieu marin et ressources halieutiques de la République populaire du Congo. *EDITIONS DE L'OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER. ORSTOM*, Paris 339p.
- FOX J. et WEISBERG S. 2011. An {R} Companion to Applied Regression. Thousand Oaks CA: Sage, url <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- FRANCOUR P., 1990. Dynamique de l'écosystème à *Posidonia oceanica* dans le Parc National de Port-Cros. Analyse des compartiments mat, litière, faune vagile, échinodermes et poissons. *Thèse Doct. Océanologie*: Univ. Paris VI 373p.
- FRANCOUR P. 1997. Predation on holothurians: a literature review. *Invertebrate Biology* **116**(1): 52-60.
- FREON P. 1979. Relations tailles-poids, facteurs de condition, et indices de maturité sexuelle : rappels bibliographiques, interprétations, remarques et applications. in *La Reproduction des Espèces Exploitées dans le Golfe de Guinée : Groupe de Travail ISRA-ORSTOM. Dakar (SN), 1977, (68), Document Scientifique - CRODT. 144-171p.*
- GABR H.R., AHMED A.I., HANAFY M.H., LAWRENCE A.J., AHMED M.I. et EL-ETREBY S.G. 2004. Mariculture of sea cucumber in the Red Sea - the Egyptian experience. *Aquaculture advances*(463): 373-384.
- GARCIA S.M. 2011. Long-term trends in small pelagic and bottom fisheries in the Mediterranean: 1950-2008. p. 102. Plan Bleu, UNEP/MAP Regional Activity Centre, Valbonne.
- GHOBADYAN F., MOROVVATI H., GHAZVINEH L. et TAVASSOLPOUR E. 2012. An investigation of the macroscopic and microscopic characteristics of gonadal tubules in the sea cucumber *Holothuria leucospilota* (Persian Gulf, Iran). : . *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* **32**: 6-14.
- GIRARD A. 1972. La reproduction de l'ormeau *Haliotis tuberculata* L. *Rev Trav Inst Pêches marit* **36**(2): 163-184.
- GUZMAN H.M., GUEVARA C.A. et HERNANDEZ I.C. 2003. Reproductive cycle of two commercial species of sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from Caribbean Panama. *Marine Biology*(142): 271-279.
- HAMEL J.-F., HIMMELMAN J.H. et DUFRESNE L. 1993. Gametogenesis and Spawning of the Sea Cucumber *Psolus fabricii* (Duben and Koren). *Bid Bull*(184:): 125-143.
- HAMEL J.-F. et MERCIER A. 1995. Spawning of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* in the St Lawrence Estuary, eastern Canada. *SPC Beche-de-mer Information* **7**: 12-18.
- HAMEL J.-F. et MERCIER A. 1996. Studies on the reproductive biology of the Atlantic sea cucumber *Cucumaria frondosa*. *Beche-de-mer Information Bulletin*(8): 22-33.
- HAMEL J.-F. et MERCIER A. 1999. Mucus as a mediator of gametogenic synchrony in the sea cucumber *Cucumaria frondosa* (Holothuroidea: Echinodermata). *Journal of the Marine Biological Association of the UK* **79**(01): 121-129.
- HARRIOTT V. 1982. Papers from the Echinoderm Conference. 4. Sexual and asexual reproduction of *Holothuria atra* Jaeger at Heron Island Reef, Great Barrier Reef. *Australian Museum Memoir* **16**: 53-66.

- HERNÁNDEZ J.C., CLEMENTE S. et BRITO A. 2007. Sex-ratio and occurrence of hermaphroditism in populations of *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) at two contrasting habitats in Tenerife (Canary Islands). *VIERAEA* **35**: 155-161.
- HERRERO-PÉREZRUL M.D. et REYES-BONILLA H. 2008. Weight-Length relationship and relative condition of the holothurian *Isostichopus fuscus* at Espíritu Santo Island, Gulf of California, México. *Rev Biol Trop (Int J Trop Biol ISSN-0034-7744)* **56**(Suppl. 3): 273-280.
- HERVÉ M. 2013. RVAideMemoire: Diverse basic statistical and graphical functions. R package version 0.9-27. url <http://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>
- HIMMELMAN J.H. 1975. Phytoplankton as a stimulus for spawning in three marine invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **20**(2): 199-214.
- HOAREAU T. et CONAND C. 2002. Reproduction sexuée de *Stichopus chloronotus*, holothurie scissipare, à La Réunion (océan Indien). *LA BÊCHE-DE-MER*(15): 4-12.
- HOPPER D.R., HUNTER C.L. et H. R.R. 1998. Sexual reproduction of the tropical sea cucumber, *Actinopyga mauritiana* (Echinodermata: Holothuroidea), in Guam. *BULLETIN OF MARINE SCIENCE* **63**(1): 1-9.
- HUET M. 1974. La lignee germinale chez les Echinodermes: Origine et evolution des cellules germinales au cours de la regeneration de la gonade chez Tetoile de mer *Asterina gibbosa* Penn. *J Embryol exp Morph* **31**(3): 787-806.
- IFREMER. 2007. Mise en cohérence, développement, harmonisation et validation de méthodes d'évaluation de la qualité du milieu littoral par le suivi de l'herbier de *Posidonia oceanica*. RAPPORT DE SYNTHÈSE FINAL. IIB Medocc. 101p.
- IVY G. et BENI GIRASPY D.A. 2006. Dans le Queensland (Australie), élaboration de techniques de production en éclosérie à grande échelle de *Holothuria scabra* var. *versicolor* (Conand, 1986), espèce très prisée sur les marchés. *La bêche-de-mer - Bulletin de la CPS n° 24*: 28-33.
- JONES R.E., PETRELL R.J. et PAULY D. 1999. Using modified length-weight relationships to assess the condition of fish. *Aquacultural Engineering* **20** 261-276.
- KAZANIDIS G., ANTONIADOU C., LOLAS A.P., NEOFITOU N., VAFIDIS D., CHINTIROGLOU C. et NEOFITOU C. 2010a. Population dynamics and reproduction of *Holothuria tubulosa* (Holothuroidea: Echinodermata) in the Aegean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **90**(05): 895-901.
- KAZANIDIS G., ANTONIADOUA C., LOLAS A.P., NEOFITOUA N., VAFIDISA D., CHINTIROGLOUA C. et NEOFITOUA C. 2010b. Population dynamics and reproduction of *Holothuria tubulosa* (Holothuroidea: Echinodermata) in the Aegean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **90**(05): 895-901.
- KAZANIDIS G., LOLAS A., NEOPHITOU N., ANTONIADOU C., VAFIDIS D., CHINTIROGLOU C. et NEOFITOU C. Population structure *Holothuria tubulosa* (Holothuroidea: Echinodermata) in Pagasitikos Gulf. in *9th Symposium on Oceanography & Fisheries. Patra, Greece, 2009*, (Vol. II), 816-821p.
- KERR A.M. 2000. Holothuroidea. Sea cucumbers. in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>, <http://tolweb.org/Holothuroidea/19240/2000.12.01>,
- KERR A.M. et KIM J. 1999. Bi-Penta-Bi-Decaradial Symmetry : A Review of Evolutionary and Developmental Trends in Holothuroidea (Echinodermata) *JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY (MOL DEV EVOL)* **285**(2): 93-103.
- KERR A.M. et KIM J. 2001. Phylogeny of Holothuroidea (Echinodermata) inferred from morphology. *Zool J Linn Soc* **133**(1): 63-81.

- KIM Y.S. 1968. Histological observations of the annual change in the gonad of the starfish, *Asterias amurensis* Luken. *BULLETIN OF THE FACULTY OF FISHERIES HOKKAIDO UNIVERSITY* **2**(19): 97-108.
- KOEHLER R. 1921. Echinodermes. In *Faune de France*, (ed. P LECHEVALIER), Paris.210p.
- KUBOTA T. et TOMARI M. 1998. Reproduction in the Apodid Sea Cucumber *Polycheira Rufescens*: Semilunar Spawning Rhythm and Sex Change. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **78**(01): 249-267.
- LAFAYE DE MICHEAUX P., DROUILHET R. et LIQUET B. 2010. Le logiciel R, Maitriser le langage, Effectuer des analyses statistiques. Software: R Package, LeLogicielR, version 1.2. Springer, url
- LAGUARDA-FIGUERAS A. et SOLIS-MARIN F.A. 2009. *Holothuria (Cystipus) casoae* a new species of sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from the central-eastern Pacific Ocean. *Scientia Marina* **73**(3): 573-578.
- LAXMINARAYANA A. 2005. Induced spawning and larval rearing of the sea cucumbers, *Bohadschia marmorata* and *Holothuria atra* in Mauritius. *SPC Beche-de-mer Information* **22**: 48-52.
- LE BEC C. 1983. Cycle sexuel et fécondité de la sole *Solea vulgaris* (Quensel, 1806) du Golfe de Gascogne. *Rev Trav Inst Pêches marit* **47** 13 et 4) 179-189, 1983 (1985) **47**(3 et 4): 179-189.
- LUDWIG W., MEYBECK M. et ABOUSAMRA F. 2003. Riverine transport of water, sediments, and pollutants to the Mediterranean Sea. *UNEP MAP Technical report Series* **141**: 111.
- M.E.A.T. 2005. Gestion intégrée de la zone côtière - Rapport de synthèse final. In *Programme d'Aménagement Côtier (PAC) "Zone côtière algéroise"* p. 126. Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, ALGER.
- MACKEY A. et HENTSCHEL B.T. 2001. Colligé de notes du cours Biol 515 à SDSU fin 2001 Factors That Influence the Reproduction of Sea Cucumbers. Document inédit. San Diego State university (USA).
- MANGOS A., BASSINO J.-P. et SAUZADE D. 2010. Valeur économique des bénéfices soutenable provenant des écosystèmes marins méditerranéens. *Les Cahiers du Plan Bleu* 8. Valbonne - FRANCE.78p.
- MARTOJA R. et MARTOJA-PIERSON M. 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. PARIS.
- MCCLINTOCK J.B. et WATTS S.A. 1990. The effects of photoperiod on gametogenesis in the tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **139**(3): 175-184.
- MCEUEN F.S. 1988. Spawning behaviors of northeast Pacific sea cucumbers (Holothuroidea: Echinodermata). *Marine Biology* **98**(4): 565-585.
- MCGOVERN T.M. 2002. Sex-ratio bias and clonal reproduction in the brittle star *Ophiactis savignyi*. *Evolution* **56**(3): 511-517.
- MEZALI K., 2008. Phylogénie, systématique, dynamique des populations et nutrition de quelques espèces d'holothuries aspidochirotés (Holothuroidea: Echinodermata) inféodées aux herbiers de Posidonies de la côtes Algéroise. *Thèse de Doctorat: Faculté des sciences biologiques, Université des Sciences et de la Technologie HOUARI BOUMEDIENE (ALGER)*. 209p.
- MEZALI K., ZUPO V. et FRANCOUR P. 2006. Population dynamics of *Holothuria (Holothuria) tubulosa* and *Holothuria (Lessonothuria) polii* of an Algerian Posidonia oceanica meadow. *Biol Mar Medit* **13**(4): 158-161.

- MILLOT C. 1999. Circulation in the Western Mediterranean sea. *Journal of Marine System* **20**(n°1-4): 423 - 442.
- MILLOT C. et TAUPIER-LETAGE I. 2005. Circulation in the Mediterranean sea. *Hdb Env Chem* **5**(Part K): 29-66.
- MORGAN A.D. 2000. Induction of Spawning in the Sea Cucumber *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea). *Journal of the World Aquaculture Society* **31**(2): 186-194.
- MURPHY B.R., WILLIS D.W. et SPRINGER T.A. 1991. The relative weight index in fisheries managment: status and needs. *Fisheries* **16**(2): 30-38.
- NAIMI A., 2009. Le déterminisme du sexe de l'huître creuse *Crassostrea gigas* au cours de son développement et du cycle gamétogénétique adulte : recherche de déterminants moléculaires. *Thèse de Doctorat*: Institut de Biologie Fondamentale et Appliquée, Université de Caen Basse-Normandie (CAEN). 190p.
- NAVARRO P.G., GARCIA-SANZ S. et TUYA F. 2012. Reproductive biology of the sea cucumber *Holothuria sanctori* (Echinodermata: Holothuroidea). *Scientia Marina* **0**(0).
- OCAÑA A. et TOCINO L.S. 2005. Spawning of *Holothuria tubulosa* (Holothurioidea, Echinodermata) in the Alboran Sea (Mediterranean Sea). *Zool baetica* **16**: 147-150.
- PAWSON D.L. 2007. Phylum Echinodermata. In *Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy*, Vol 1668 (ed. Z-Q Zhang, WA Shear). Magnolia Press.1-766
- PAWSON D.L. et PAWSON D.J. 2008. An illustrated key to the sea cucumbers of the South Atlantic Bight. p. 37. Smithsonian Institution, Washington,.
- PAWSON D.L., PAWSON D.J. et KING R.A. 2010. A taxonomic guide to the Echinodermata of the South Atlantic Bight, USA: 1. Sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa* **2449**.
- PEARSE J.S. 1969. Reproductive Periodicities of Indo-Pacific Invertebrates in the Gulf of Suez. II. The Echinoid *Echinometra Mathaei* (De Blainville). *Bulletin of Marine Science* **19**(3): 580-613.
- PEARSE J.S. et EERNISSE D.J. 1982. Photoperiodic Regulation of Gametogenesis and Gonadal Growth in the Sea Star *Pisaster ochraceus*. *Marine Biology* **67**: 121-125.
- PEARSE J.S., EERNISSE D.J., PEARSE V.B. et BEAUCHAMP K.A. 1986a. Photoperiodic Regulation of Gametogenesis in Sea Stars, with Evidence for an Annual Calendar Independent of Fixed Daylength. *AMER ZOOL* **26**: 417- 431.
- PEARSE J.S., PEARSE V.B. et DAVIS K.K. 1986b. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Journal of Experimental Zoology* **237**(1): 107-118.
- PERGENT-MARTINI C., LEONI V., PASQUALINI V., ARDIZZONE G.D., BALESTRI E., BEDINI R., BELLUSCIO² A., BELSHER T., BORG J., BOUDOURESQUE C.F., BOUMAZA S., BOUQUEGNEAU J.M., BUIA M.C., CALVO S., CEBRIAN J., CHARBONNEL E., CINELLI F., COSSU A., DI MAIDA G., DURAL B., FRANCOUR P., GOBERT S., LEPOINT G., MEINESZ A., MOLENAAR H., MANSOUR H.M., PANAYOTIDIS P., PEIRANO A., PERGENT G., PIAZZI L., PIRROTTA M., RELINI G., ROMERO J., SANCHEZ-LIZASO J.L., SEMROUD R., SHEMBRI P., SHILI A., TOMASELLO A. et VELIMIROV B. 2005. Descriptors of *Posidonia oceanica* meadows: Use and application. *Ecol Indicat* **5**(3): 213-230.
- PERGENT G., 1987. Recherches lépidochronologiques chez *Posidonia oceanica* (Potamogetonaceae). Fluctuations des paramètres anatomiques et morphologiques des écailles des rhizomes. *Thèse Doct. Océanologie*: Univ. Aix-Marseille II 853p.

- PERGENT G., PERGENT-MARTINI C. et BOUDOURESQUE C.F. 1995. Utilisation de l'herbier à *Posidonia oceanica* comme indicateur biologique de la qualité du milieu littoral en Méditerranée : état des connaissances. *Mésogée* **54**: 3-29.
- PERGENT G., ROMERO J., PERGENT-MARTINI C., MATEO M.A. et BOUDOURESQUE C.F. 1994. Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar Ecol Progr Ser* **106**: 139-146.
- PIETERSE G.M., 2004. Histopathological Changes in the Testis of *Oreochromis Mossambicus* (Cichlidae) as a Biomarker of Heavy Metal Pollution. *Thèse PhD* Department of Zoology, Rand Afrikaans University (Johannesburg). 153p.
- PIETERSE G.M. 2006. HISTOPATHOLOGICAL CHANGES IN THE TESTIS OF OREOCHROMIS MOSSAMBICUS (CICHLIDAE) AS A BIOMARKER OF HEAVY METAL POLLUTION. Johannesburg.
- PRESTON G.L. 1993. 'Beche-de-mer'. In *Nearshore Marine Resources of the South Pacific, Institute of Pacific Studies, Suva, Fiji*, (ed. A Wright, B Hill). Forum Fisheries Agency, Honiara, Solomon Islands and International Centre for Ocean Development, Canada. 371-408
- PURWATI P. et DWIONO S.A.P. 2007. Experiment on Fission Stimulation of *Holothuria Arta* (Holothuroidea, Echinodermata): Changing in Body Weight and Morphology. *Mar Res Indonesia* **32**(1): 1-6.
- PURWATI P. et LUONG-VAN J.T. 2003. La reproduction sexuelle chez une espèce d'holothurie fissipare, *Holothuria leucospilota* Clark 1920 (Echinodermata : Holothuriidea). *La bêche-de-mer*(18): 33-38.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, url <http://www.R-project.org>.
- RAKOTOMALALA R. 2005. TANAGRA : une plate-forme d'expérimentation pour la fouille de données. *Revue MODULAD* **32**: 70-85.
- RAMOFAFIA C. et BYRNE M. 2001a. Assessment of the "tubule recruitment model" in three tropical Aspidochirote holothurians. In *Beche-de mer Information*, pp. 13-16.
- RAMOFAFIA C. et BYRNE M. 2001b. Assessment of the "tubule recruitment model" in three tropical Aspidochirote holothurians. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin*(15): 13-16.
- RAMOFAFIA C., BYRNE M. et BATTAGLENE C.S. 2003. Reproduction of the commercial sea cucumber *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea) in the Solomon Islands. *Marine Biology* **142**: 281-288.
- RAVEN P.H., JOHNSON G.B., MASON K.A., LOSOS J.B. et SINGER S.S. 2011. Biologie. 2e Edition. De Boeck, Bruxelles.
- ROUIBAH M., BOULAHIDID M., BOUDJELLAL B.E., N. et OUNADI F. 2005. Etude de la pollution du littoral algérois et du lac de Réghaia. In *Rapport d'étude*, p. 73. I.S.M.A.L., ALGER.
- ROWE F.W.E. 1969. a review of the family Holothurioidea (*holothurioidea aspidochirotida*). In *Bull Br Mus nat Hist (Zool)*, Vol 18. British Museum (Natural History), LONDON. 117-170
- SAMSON-KECHACHA F.L. 1993. Caractéristiques hydrologiques, structures phytoplanktoniques et successions écologiques dans la zone infralittorale de la région est de la baie d'Alger. *MAP Technical Reports Series*(73): 101-114.
- SAMYN Y. 2001. La conservation des holothuries aspidochirotés dans les eaux du littoral kenyan. *Yves Samyn* **13**: 13-19.
- SAMYN Y., VANDEN SPIEGEL D. et DEGREEF J. 2006. Taxonomie des holothuries des Comores. In *ABC Taxa*, Vol 2, p. 130, Bruxelles.

- SEMROUD R. 1996. Contribution a la connaissance de l'ecosysteme a *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans la region d' Alger (Algerie): etude de quelques compartiments. In *RAPPORTS FINAUX DES PROJETS DE RECHERCHE SUR LES EFFETS (DOMAINE DE RECHERCHE III) Effets de la pollution sur les communautés marines*, Vol MAP Technical Reports Series n° 97, pp. 23-50. UNEP, Athens.
- SEWELL M.A. et CHIA F.-S. 1994. Reproduction of the intraovarian brooding apodid *Leptosynapta clarki* (Echinodermata: Holothuroidea) in British Columbia. *Marine Biology*(121): 285-300.
- SEWELL M.A., TYLER P.A., YOUNG C.M. et CONAND C. 1997. Ovarian development in the Class Holothuroidea: a reassessment of the 'Tubule Recruitment Model'. *Biol Bull*(192): 17-26.
- SHERMAN K. et HEMPEL G. 2008. The UNEP Large Marine Ecosystem Report: A perspective on changing conditions in LMEs of the world's Regional Seas. In *UNEP Regional Seas Report and Studies Vol 182*, p. 839. United Nations Environment Programme, Nairobi, Kenya.
- SMILEY S. 1988. The dynamics of oogenesis and the annual ovarian cycle of *Stichopus californicus* (Echinodermata: Holothuroidea). *Biol Bull*(175): 79-93.
- SMILEY S. et CLONEY R.A. 1985. Ovulation and the fine structure of the *Stichopus californicus* (Echinodermata: Holothuroidea) fecund ovarian tubules. *Biol Bull*(169): 342-364.
- SMILEY S., MCEUEN F.S., CHAFFEE C. et KRISHAN S. 1991. Echinodermata: Holothuroidea. In *Reproduction of marine invertebrates: echinodermata and lophophorates*, Vol VI (ed. AC Giese, JS Pearse, VB Pearse). Boxwood Press Pacific Grove, California, USA.663-750
- SOLIS-MARIN F.A., 2003. Systematics and Phylogeny of the Holothurian Family Synallactidae. *PhD: SCHOOL OF OCEAN AND EARTH SCIENCE, UNIVERSITY OF SOUTHAMPTON* 361p.
- SWINGLE W.E. et SHELL E.W. 1972. Tables for computing relative conditions of some common freshwater fishes. *Circular 183*. Alabama Agricultural Experiment Station.
- TANAKA Y. 1958. Seasonal changes occurring in the gonad of *Stichopus japonicus*. *BULLETIN OF THE FACULTY OF FISHERIES HOKKAIDO UNIVERSITY* 1(9): 29-36.
- TAUPIER-LETAGE I. 2008. On the use of thermal infrared images for circulation studies: applications to the eastern Mediterranean basin. In *Remote Sensing of the European Seas*, (ed. V Barale, M Gade). Springer Verlag.153 - 164
- TEHRANIFARD A., URYAN S., VOSOGHI G., FATEMY S.M. et NIKOYAN A. 2006. Reproductive cycle of *Stichopus herrmanni* from Kish Island, Iran. In *Beche-de-mer Information*, pp. 22-27.
- THANDAR A.S. 1988. Thandar, A.S. 1988. A new subgenus of Holothuria with a description of a new species from the south-east Atlantic Ocean. . *Journal Zoology, London* 215: 47-54.
- TUWO A. 1999. Reproductive cycle of the holothurian *Holothuria scabra* in Saugi Island, Spermonde Archipelago, Southwest Sulawesi, Indonesia. *Beche-de mer Information Bulletin*(11): 9-12.
- TUWO A. et CONAND C. 1992. Reproductive biology of the holothurian *Holothuria forskali* (Echinodermata). . *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 72: 745-758.
- UNEP(DEPI)/MED. Évaluation initiale intégrée de la mer Méditerranée: exécution de l'étape 3 du processus d'approche écosystémique. in *PLAN D'ACTION POUR LA MÉDITERRANÉE. Paris (France), 2012, (UNEP(DEPI)/MED WG.350/3)*, 262p.

- UTHICKE S. 1997. Seasonality of asexual reproduction in *Holothuria* (*Halodeima*) *atra* , *H.* (*H.*) *edulis* and *Stichopus chloronotus* (Holothuroidea: Aspidochirotida) on the Great Barrier Reef. *Marine Biology* **129**(3): 435-441.
- UTHICKE S. 2001. Influence of asexual reproduction on the structure and dynamics of *Holothuria* (*Halodeima*) *atra* and *Stichopus chloronotus* populations of the Great Barrier Reef. *Marine and Freshwater Research* **52**(2): 205 - 215
- VAFEIADOU A.M., ANTONIADOU C., VAFIDIS D., FRYGANIOTIS K. et CHINTIROGLOU C. 2010. Density and biometry of the exploited holothurian *Holothuria tubulosa* at the Dodecanese, South Aegean Sea. , . *In Rapp Comm int Mer Médit*, Vol 39, p. 691, Venice.
- VEVERS H.G. 2009. The biology of *Asterias rubens* L. IV. Variation in the sex ratio. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **31**(01): 35.

