

REPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
UNIVERSITÉ ABDELHAMID IBN BADIS DE MOSTAGANEM
FACULTÉ DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE
DEPARTEMENT DES SCIENCES DE LA MER ET DE L'AQUACULTURE
LABORATOIRE DE PROTECTION, VALORISATION DES RESSOURCES MARINE LITTORAL ET
SYSTÉMATIQUE MOLÉCULAIRE



THESE

En vue de l'obtention du diplôme de Doctorat LMD

Filière : Hydrobiologie marine et continentale

Spécialité : Bioressources marines

Présenté par :

M^{me} LEBOUAZDA Zineb

THEME

***Etude de l'écobiologie de la reproduction et de la
photoréception chez quelques espèces d'échinodermes de la
côte Ouest algérienne***

Soutenu le 13/09/2025 devant le jury composé de

Présidente	Pr NEMCHI Fadela	UMAB Mostaganem
Examineur	Pr GHOMARI Sidi Mohamed	UMAB Mostaganem
Examineur	Pr ROUANE-HACENE Omar	Université d'Oran 1
Directrice de thèse	Pr SOUALILI Dina Lila	UMAB Mostaganem
Co-directeur de thèse	Pr MEZALI Karim	UMAB Mostaganem
Invité	Pr CHENUIL Anne	Aix-Marseille Université-IMBE, France

Année universitaire 2025/ 2026

Résumé

Ce travail vise trois principaux objectifs : 1) décrire la biologie de la reproduction d'*Echinaster sepositus* et d'*Ophioderma longicaudum* ; 2) réaliser une analyse génétique morphologique et morphométrique, et phylogéographique d'*Ophioderma* ; et en fin 3) décrire la structure fine du tégument, tentacules, podia et papilles d'*Holothuria sanctori* afin d'identifier d'éventuelles cellules sensoriales impliquées dans la photorection. Les échantillons sont collectés de Salamandre et Stidia à l'ouest de la côte algérienne.

La population d'*E. sepositus* se caractérise par une dominance des mâles. Six stades de maturité sexuelle sont détectés : développement, prématuré, mature, partiellement pondu, post-ponte et récupération. Elle a un cycle de reproduction annuel avec une longue période de ponte qui s'étend de juillet à novembre. Il a été démontré que ce cycle est largement influencé par des facteurs environnementaux tels que la température et la photopériode.

L'analyse génétique des échantillons d'*Ophioderma* montre que la population algérienne appartient au cluster 3 (*O. longicaudum*). Cette population a montré une forte variabilité morphologique entre les individus analysés. La majorité ressemble à *O. hybridum*, puis à *O. zibrowii* et *O. longicaudum*. Peu d'individus ressemblent à *O. africanum* ou à *O. guineense*. L'analyse morphométrique révèle un gradient de taille en allant vers l'ouest et enfin, les analyses phylogéographiques ont révélé des différences génétiques significatives dans les fréquences des haplotypes entre les régions et entre les populations, ainsi qu'une tendance d'isolement génétique en fonction de la distance. La diversité génétique, la plus élevée, est enregistrée dans deux populations méditerranéennes (côtes espagnole et maltaise) et la plus faible dans l'une des populations algériennes (Sud-Ouest de la Méditerranée). L'étude du développement gonadique sur une période d'un an a été menée pour identifier la saison de ponte et vérifier la possible présence de spécimens en période de couvaison. Les résultats montrent que la majorité des individus ont pondu entre juillet et août. Cependant, certains spécimens se sont reproduits en mars, en dehors de la période principale de ponte. Ce résultat, associé à la faible diversité génétique de cette population, indique que ces spécimens sont potentiellement issus d'une hybridation entre les espèces de l'ancien complexe d'*O. longicauda*.

L'ultrastructure du tégument de *H. sanctori* montre que tous les organes sont enveloppés d'une fine couche appelée cuticule. Les cellules qui composent l'épiderme diffèrent d'un organe à l'autre, mais elles sont toutes imbriquées les unes dans les autres. Le tégument a une consistance importante offerte par ses cellules de soutien. Les tentacules buccaux sont caractérisés par un processus senso-adhésif qui leur permettent de détecter et de collecter la nourriture, tandis que les podia se distinguent par un système duo glandulaire adhésif-déadhésif qui aide les podia à adhérer ou à se désadhérer au substrat. Les papilles sont intensément innervées, ce qui les qualifie d'organes sensoriels.

Mots-clés : *Echinaster sepositus*, *Ophioderma longicaudum*, *Holothuria sanctori*, Indice gonadosomatique, Histologie, Espèces cryptiques, Diversité génétique, Couvaison, Ponte, Épiderme, Tissu conjonctif, Mésothélium, Nerf, Appendice

Abstract

This work has three main objectives: 1) to describe the reproductive biology of *Echinaster sepositus* and *Ophioderma longicaudum*; 2) to analyse the morphology, morphometry and phylogeography of *Ophioderma*; and finally, 3) to describe the fine structure of the integument, tentacles, podia and papillae of *Holothuria santori* in order to identify any sensory cells involved in photorection. Samples were collected from Salamndre and Stidia on the western coast of Algeria.

The population of *E. sepositus* is characterised by male dominance and six stages of sexual maturity: development, premature, mature, partially spawned, post-spawning and recovery. It has an annual reproductive cycle with a long spawning period extending from July to November. It has been shown that this cycle is largely influenced by environmental factors such as temperature and photoperiod

In the *Ophioderma longicaudum* species complex, previous studies identified six genetic clusters. Genetic analysis of *Ophioderma* samples shows that the Algerian population belongs to cluster 3 (*O. longicaudum*). This population showed high morphological variability among the individuals analysed. The majority resemble *O. hybridum*, followed by *O. zibrowii* and *O. longicaudum*. Few individuals resemble *O. africanum* or *O. guineense*. Morphometric analysis reveals a size gradient towards the west, and finally, phylogeographic analyses revealed significant genetic differences in haplotype frequencies between regions and between populations, as well as a tendency towards genetic isolation based on distance. The highest genetic diversity was recorded in two Mediterranean populations (Spanish and Maltese coasts) and the lowest in one of the Algerian populations (south-western Mediterranean). A study of gonadal development over a one-year period was conducted to identify the spawning season and verify the possible presence of specimens in the brooding period. The results show that the majority of individuals spawned between July and August. However, some specimens reproduced in March, outside the main spawning period. This result, combined with the low genetic diversity of this population, indicates that these specimens are potentially the result of hybridisation between species of the ancient *O. longicauda* species complex.

The ultrastructure of the integument of *H. santori* shows that all organs are enveloped in a thin layer called the cuticle. The cells that make up the epidermis differ from an organ to another, but they are all interlocked with each other. The integument has a significant consistency provided by its supporting cells. The oral tentacles are characterised by a senso-adhesive process that allows them to detect and collect food, while the podia are distinguished by a duo glandular system “adhesive-deadhesive” that helps the podia adhere to or detach from the substrate. The papillae are intensely innervated, which qualifies them as sensory organs.

Keywords: *Echinaster sepositus*, *Ophioderma longicaudum*, *Holothuria santori*, gonadosomatic index, Histology, Cryptic species, Genetic diversity, Brooding, Spawning, Epidermis, Connective tissue, Mesothelium, Nerf, Appendage.

الملخص

يتركز هذا العمل على ثلاثة محاور رئيسية: (1) وصف بيولوجيا تكاثر *Ophioderma* و *Echinaster sepositus* و *longicaudum*؛ (2) إجراء تحليل جيني و شكلي وقياسي شكلي و جغرافي لـ *Ophioderma*؛ وأخيراً (3) وصف البنية الدقيقة للجدار الجسم والمجسات، واللوامس، والأرجل الانبوبية لـ *Holothuria santori* من أجل تحديد الخلايا الحسية المحتملة المشاركة في الاستجابة للضوء. تم جمع العينات من سلامندر وستيديا غرب الساحل الجزائري.

تتميز مجموعة نجم البحر *E. sepositus* بغلبة الذكور، وست مراحل لنضج الغدد التناسلية: النمو، والمرحلة المبكرة، والمرحلة الناضجة، ومرحلة التبويض الجزئي، ومرحلة ما بعد التبويض، ومرحلة التعافي، ويتميز بدورة تكاثر سنوية مع فترة تبويض طويلة تمتد من يوليو إلى نوفمبر. وقد ثبت أن هذا الدورة تتأثر بشكل كبير بالعوامل البيئية، مثل درجة الحرارة والفترة الضوئية.

يُظهر التحليل الجيني لعينات *Ophioderma* أن المجموعة الجزائرية تنتمي إلى المجموعة الجينية 3 (*O. longicaudum*). أظهرت هذه المجموعة تبايناً شكلياً كبيراً بين الأفراد الذين تم تحليلهم. تشبه الغالبية *O. hybridum*، ثم *O. zibrowii* و *O. longicaudum*. قلة من الأفراد تشبه *O. africanum* أو *O. guineense*. يكشف التحليل قياسي شكلي عن تدرج في الحجم باتجاه الغرب، وأخيراً، كشفت التحليلات الجغرافية عن اختلافات جينية كبيرة في تواتر النمط الجيني بين المناطق وبين المجموعات السكانية، فضلاً عن اتجاه نحو العزلة الجينية حسب المسافة. سُجّلت أعلى درجة من التنوع الجيني في مجموعتين سكانيتين متوسطيتين (الساحل الإسباني والمالطي) وأدنى درجة في إحدى المجموعات السكانية الجزائرية (جنوب غرب البحر الأبيض المتوسط). أُجريت دراسة لتطور الغدد التناسلية على مدى عام واحد لتحديد موسم التبويض والتحقق من احتمال وجود عينات في فترة الحضانة. تظهر النتائج أن غالبية الأفراد قد وضعت بيضها بين شهري يوليو وأغسطس. ومع ذلك، تكاثرت بعض العينات في شهر مارس، خارج فترة التبويض الرئيسية. تشير هذه النتيجة، إلى جانب التنوع الجيني المنخفض لهذه المجموعة، إلى أن هذه العينات قد تكون ناتجة عن تهجين بين أنواع المجمع القديم *O. longicauda*.

تُظهر البنية التحتية للغلاف الخارجي لـ *H. sanctori* أن جميع الأعضاء مغلقة بطبقة رقيقة تسمى القشرة. تختلف الخلايا التي تتكون منها البشرة من عضو لآخر، ولكنها جميعها متداخلة مع بعضها البعض. يتمتع الغلاف الخارجي بقوام قوي بفضل خلاياه الداعمة. وتميزت المجسات بنظام لاصق حسي سمح لها باكتشاف الطعام وجمعه، بينما تتميز الأرجل الأنبوبية بنظام غدي مزدوج لاصق-غير لاصق يساعد الأرجل على الالتصاق بالسطح أو الانفصال عنه. تتمتع اللوامس بتعصيب مكثف، مما يؤهلها لأن تكون أعضاء حسية.

الكلمات المفتاحية: *Echinaster sepositus*، *Ophioderma longicaudum*، *Holothuria sanctori*، مؤشر التناسلية، علم الأنسجة، الأنواع الخفية، التنوع الجيني، الحضان، وضع البيض، البشرة، النسيج الضام، النسيج المتوسطي، العصب، الزوائد

Remerciements

En tout premier lieu, je remercie le Tout-puissant, Dieu, de m'avoir donné la force de réaliser ce travail.

D'habitude, les étudiants initient les remerciements par le directeur de thèse, mais moi, je vais commencer par le Professeur MEZALI Karim, mon co-directeur qui m'a traité comme ses propres doctorants tout au long de ma formation. Le professeur MEZALI Karim, ou mon père adoptif comme on a l'habitude de l'appeler au laboratoire. Je vous remercie d'abord d'avoir choisi un thème qui me correspond après une longue période de perte et d'avoir cru en mes compétences. Je vous remercie, aussi, de m'avoir accompagné durant mon premier échantillonnage, d'avoir fait le possible, et parfois l'impossible pour me fournir le matériel et les produits nécessaires au laboratoire. Je voulais également vous dire que je n'oublierai jamais ce que vous avez fait pour moi lors du malentendu de l'INES et le fait que vous ayez pris ma défense jusqu'au bout. Je vous remercie également pour l'effort colossal que vous avez fourni pour mes deux stages de perfectionnement, pour les coups de pouce et les encouragements durant les périodes, les plus difficiles, pour les « Tu peux Zineb, je sais ! ». Merci, pour l'accompagnement attentif. Merci pour la valorisation de nos idées, même lorsqu'elles ne sont pas toujours à la hauteur. Vous avez su faire ressortir le meilleur et éveiller le petit chercheur qui sommeillait en moi.

J'espère que vous ne m'en voudrez pas ! Professeur SOUALILI Dina-Lila ma directrice de thèse, j'ignore si vous le saviez mais on vous appel «la carte Joker», vous saviez pourquoi ? Parce que tout était facile avec vous. Je vous remercie d'avoir facilité toutes les tâches administratives. Vous occupiez toujours des postes à responsabilité, mais vous étiez toujours disponible. Les visites que vous m'avez rendues au laboratoire m'ont toujours rassurée. Merci ! Je vous remercie d'être toujours intervenue, sans cesse, à chaque fois que j'étais bloquée, que ce soit scientifiquement ou administrativement, et d'avoir mis votre protection lorsque c'était nécessaire. Merci pour les conseils, la liberté et la confiance que



vous m'avez accordée. Ils m'ont permis de rester motivée et persévérante, même dans les moments les plus difficiles.

Je remercie chaleureusement les professeurs GHOMARI Sidi Mohamed et ROUANE-HACENE Omar et d'avoir accepté de prendre le temps d'examiner ce modeste travail. Je remercie également Professeur NEMCHI Fadila d'avoir présidé le jury de ma soutenance, je profite de l'occasion pour vous dire que j'étais ravie de faire mes premiers pas d'enseignement avec vous. Qu'il me soit permis de vous présenter tous, à travers ce travail le témoignage de mon grand respect et l'expression de ma profonde reconnaissance.

Je me considère comme chanceuse d'avoir été encadrée par des experts dans le domaine des sciences de biologie marine

Mille mercis au Professeur Anne CHENUIL-MAUREL directrice de recherche à l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (Marseille, France), pour m'avoir accueilli dans son laboratoire. Je vous suis profondément reconnaissante pour votre bienveillance et votre accompagnement au laboratoire, où vous m'avez guidée comme une véritable partenaire durant mon séjour à Marseille. Merci également pour votre encadrement à distance, les longues visioconférences, votre disponibilité constante et votre infinie patience. Vous avez su me soutenir même dans les moments les plus difficiles, et je vous remercie sincèrement pour cela. J'ai fait avec vous mes premiers pas en génétique des populations, et j'en suis fière. Je tiens également à remercier les ingénieurs de la Station Marine d'Endoume, ainsi que tout le personnel technique et administratif qui ont participé à la réalisation de ce travail.

J'exprime ma profonde gratitude au Professeur Patrick FLAMMANG, directeur de recherches à l'université de Mons (Belgique), et à Jérôme DELROISSE, chercheur postdoctoral à l'université de Liège, et membre du laboratoire de biologie des organismes marins et biomimétisme à l'université de Mons. Merci pour l'accueil et l'accompagnement attentif durant mon stage à Mons. Vous m'avez toujours considérée comme une priorité et je n'ai jamais eu l'impression d'être étrangère parmi vous. Chaque instant passé avec vous m'a motivé de plus en plus à travailler. Je remercie également les ingénieurs et les doctorants du laboratoire Biologie des Organismes Marins et Biomimétisme pour

leur aide durant mon séjour à Mons, en particulier Youri NONCLERCQ; Merci d'avoir été mon binôme de laboratoire !

Je remercie le Dr BELMAHDI Tarik du laboratoire vétérinaire régional, Mostaganem pour la formation en histologie classique.

Et enfin, c'est avec une immense gratitude que je remercie mes parents pour vos conseils et votre sagesse ; Vos paroles ont été une source d'inspiration et je suis vraiment reconnaissante de votre soutien ; C'est à vous que je dois tout ce que je suis aujourd'hui. Un immense merci à mes sœurs et frères, qui ont toujours été là pour moi ; mes piliers inébranlables. Votre soutien constant et votre présence ont fait toute la différence.

Je remercie également le directeur et les plongeurs du club de plongée sous-marine Greenwich BELAOUEDJ Bendhiba, Mustapha et Kassem pour tous les efforts qu'ils ont fournis afin de m'aider à réaliser mon échantillonnage, même durant le confinement.

Je remercie également Dr GUEDIOURA Moumen, maître de conférences à l'université de Blida, pour son aide lors de la préparation du stage et Prof. DJEBLI Nouredine directeur du laboratoire de pharmacognosie et apiphytonothérapie, de m'avoir autorisé à effectuer une partie de mes expériences d'histologie dans son laboratoire.

Ces années de thèse n'ont pas été consacrées uniquement à la recherche, mais aussi à l'enseignement. Je tiens à remercier le Dr BELBACHIR Nouredine de m'avoir appris à équilibrer ces deux tâches. Je remercie également le Dr BENZAIT Hocine, qui a réalisé mon premier échantillonnage et m'a fourni les informations nécessaires des échantillons qui m'ont permis de réaliser l'étude de la partie reproduction d'*E. sepositus*.

Je remercie également le personnel administratif de la faculté SNV, particulièrement Mme ROUBAI Amel et la secrétaire Naouel, pour leurs aides précieuses ! Je remercie également l'ingénieure du laboratoire pédagogique SNV, Amina BENMEHEL, pour son soutien professionnel et amical.

Enfin, je remercie Alexandra WEBER pour sa collaboration et son aide durant la préparation de l'article sur la phylogéographie d'*Ophioderma*.

Je tiens également à exprimer ma profonde gratitude à mes amis : Ihcen, Ahlem, Khaled, Zina, Rachida, Hayat, Sidali, Abdel Jalil et Djemaa pour le

soutien scientifique et personnel inestimable qu'ils m'ont apporté tout au long de ce parcours.

Je remercie également mes amis et collègues de laboratoire LPVRMLSM : Hanane, Houda, Ahmed, Abir et Amina. Vous avez tous participé à ce travail durant l'échantillonnage et les expérimentations grâce à vos aides ; Sans vous, ce travail n'aurait pas pu voir le jour, ainsi que notre aimable ingénieur de laboratoire LPVRMSM Mme BENHALOU Miaad.

الحمد لله الذي بنعمته تتم الصالحات أما بعد،

فإنني أهدي هذا العمل إلى طلاب العلم من بعدي راجية من المولى عز وجل أن يجعله خالصاً لوجهه الكريم وأن يرزقني به وإياكم الدرجات العليا في الدنيا والآخرة وأوصيكم بتقوى الله فلو كان العلم دون تقوى شرفه لكان خير خلق الله إبليس

Liste des figures

Figure 1: Les échinodermes primitifs représentatif du Cambrien. A : <i>Ctenocystoid ctenocystis</i> ; B : <i>Cinctan gyrocystis</i> ; C : <i>Helicoplacoid helicoplacus</i> ; D : the <i>Solute coleicarpus</i> ; E : <i>Eocrinoid gogia</i> ; F : <i>Stromatocystitid edrioasteroid</i> (Zamora et al. 2012).	31
Figure 2: Arbre phylogénétique et représentants de l’embranchement des Echinodermes (Reich et al. 2015 modifiée).	32
Figure 3: Anatomie externe et interne des étoiles de mer (Margulis 2009 modifiée).	34
Figure 4: Anatomie externe des ophiures (Lefebvre 1999 modifié).	35
Figure 5: Anatomie interne des ophiures (Lefebvre 1999 modifié).	36
Figure 6: Morphologie externe des holothuries (Purcell et al. 2012 modifiée).	37
Figure 7: Anatomie interne des holothuries (Purcell et al. 2012 modifiée).	38
Figure 8 : Stades larvaires des étoiles de mer. A : Bipinnaria précoce ; B : Brachiolaria précoce ; C : Brachiolaria ; D : juvénile. Barre d’échelle : A= 200µm ; B = 400µm ; C = 1000µm ; D = 300µm (Hodin et al. 2019).	43
Figure 9: Stades larvaires des ophiures. A : pluteus ; B : ophiopluteus. La barre d’échelle = 100µm (Hodin et al. 2019 modifiée).	44
Figure 10: Schématisation des aspects macroscopique et microscopique de développement des tubules gonadiques d’ <i>H. sanctori</i> pendant les différents stades de maturité sexuelle : Stade II : Croissance ; Stade III : Maturité ; Stade IV : Pré-ponte gamétique ; Stade V : Post-émission gamétique. EVO : ovocytes vitellogènes précoces ; STGT : tubules gonadiques courts et fins ; Sp : spermatozoïdes ; Sc : spermatocytes ; MiVO : ovocytes mi-vitellogènes ; LTGT : tubes gonadiques longs et épais ; MVO : ovocytes vitellogènes matures ; N : noyau ; GV : vésicule germinale ; MGT : tubules gonadiques matures ; PSGT : tubules gonadiques partiellement frayés ; WTW : paroi tubulaire plissée ; P : phagocytes ; RO : reliques des ovocytes ; TFGT : tubules gonadiques fins et flasques ; STGT : tubules gonadiques courts et minces ; RSp : reliques des spermatozoïdes (Mezali et al. 2022).	45
Figure 11: Stades larvaires des holothuries. A : auricularia nouvellement éclos ; B : auricularia précoce ; C : Auriculaire moyen ; D-F. Auricularia tardif ; G : Doliolaria précoce. H : Doliolaria. I : Stade pentactula.int : intestin ; bc : cavité buccale ; eso : œsophage ; ent : entérocoeles ; clo : cloaque ; oss : sclérites ; axo : axohydrocoel ; cb : band ciliaire ; hs : sphère hyaline ; mou : bouche ; cs : sphincter cardiaque ; dix : tentacules. Barres d’échelle = 200 µm (Laguerre et al. 2020).	46

Figure 12: Représentation schématique des modes de spéciation. Les individus représentés par des cercles. Les deux populations sont colorées en vert et en bleu, et les cercles bicolore indiquent les individus hybrides. Les flèches illustrent l'effet de la sélection divergente (Tellier 2013).	53
Figure 13: Vue schématique des différents modes d'empilement de membranes se produisant dans les photorécepteurs ciliaires et rhabdomériques (Eakin 1972 modifiée par Hartenstein et al. 2019). Prebilateria (Ctenophora, Cnidaria ; vert), Lophotrochozoa (rouge), Ecdysozoa (violet), Deuterostomia (bleu ; voir en bas à droite).	56
Figure 14: Système visuelle de <i>Linckia laevigata</i> . A : l'espèce dans son habitat naturel ; B : coussin optique ; C : vue latérale du coussin optique ; D : la symétrie bilatérale du coussin ; E-G : vue sur différents plans montrant le bout du bras ; H : dans le cas de nuisance animal ferme la rainure ambulacérale et retire ces podia (Gam et Nilsson 2013).	57
Figure 15: Représentation schématique de localisations des opsines (photopigments) chez les oursins à gauche et les ophiures à droite. Btf : podia buccal ; ped : pédicellaires ; rn : nerf radial ; sp : épines ; tbp : pore trabéculaire ; tf : podia ; tfn : nerf du podia ; ttf : tube terminale du podia (Sumner-Rooney et Ullrich-Lüter 2023).	58
Figure 16 : Situation géographique des trois stations d'étude dans le Golf d'Arzew (Salamandre, Stidia Est et Stidia Ouest).	60
Figure 17 : Carte montrant la composition lithologique du littoral de Mostaganem (ANAT 2005, modifié).	61
Figure 18 : Diagramme ombrothermique de la région de Mostaganem (1992-2021).	62
Figure 19 : Différentes étapes de la technique histologique. A : Déshydratations ; B : Barres de LEUCKART ; C : Imprégnation ; D : Matériel d'enrobage (plaque chauffante et poupinelle) ; E : Microtome et bain marie ; F : Coloration Hématoxyline-éosine.	68
Figure 20 : Longueur (A) et diamètre (B) des gonades mâles et femelles d' <i>E. sepositus</i> dans la région de Salamandre.	70
Figure 21 : Evolution mensuelle de diamètre ovocytaire et la longueur des colonnettes spermatiques chez <i>E. sepositus</i> de la région de Salamandre (Mostaganem).	71
Figure 22 : Photomicrographie des acini femelles d' <i>E. sepositus</i> . a : morphologie générale d'un ovaire montrant ses différents compartiments ; b : développement ; c : prématurité ; d : maturité ; e : partiellement pondu ; f : poste-ponte, G : récupération. Abréviations. SE : sac extérieur ; SI : sac intérieur ; OPV : ovocytes prévitellogéniques ; OV : ovocytes vitellogéniques ; N : noyau avec des masses de chromatine (Cr) attachées à la membrane nucléaire interne ;	

Ovo : Ovogonie ; Lu : lumière ; Ovi : ovaires vides ; R : reliques ; TP : tissu phagocytaire. Barre d'échelle = 200 μ m.....	73
Figure 23 : Photomicrographie des acini mâles d' <i>E. sepositus</i> . a : Morphologie générale des testicules montrant ses différents compartiments ; b : développement ; c : prématurité ; d : maturité ; e : poste-ponte, f : récupération. Abréviations : SE : sac extérieur ; SI : sac intérieur ; VP : péritoine viscéral ; CTG : couche de tissu conjonctif ; SCG : sinus cœlomique génital ; CS : colonnettes spermatiques ; Sd : spermatides ; Sp : spermatozoïdes ; Lu : lumière ; CI : cellules interstitielles ; R : reliques ; EG : épithélium germinale ; TP : tissu phagocytaire. Barre d'échelle = 100 μ m.....	75
Figure 24 : Distribution mensuelle des valeurs moyennes de l'indice gonadosomatique (IGS) des mâles et des femelles de la population d' <i>E. sepositus</i> de la région de Salamandre.....	76
Figure 25 : Evolution mensuelle des facteurs environnementaux (température et photopériode) de la région de Salamandre.....	77
Figure 26 : Matériels utilisés pour extraction et amplification d'ADN d' <i>Ophioderma</i> . A : la lyse des tissus dans un incubateur ; B : vérifications de l'extraction d'ADN sur un gel d'agarose ; C : électrophorèse ; D : appareil à PCR pour amplification ; E : vérification de la PCR ; F : appareil Gel Doc.	85
Figure 27 : Morphologie d' <i>Ophioderma</i> (Hendler 2018 ; Stöhr et al. 2009 modifiées). M : madréporite ; Bc-O : bouclier orale ; PVB : plaques ventrales de bras ; Br-G : bourses génitales ; Bc-R : bouclier radial ; E : épines ; PDB : plaques latérales de bras ; LyOs : l'ossicule de Lyman ; AdShSp : épines du bouclier adoral ; LOPa : papilles orales latérales ; IPa : papilles infra-dentaires ; TPa : papilles dentaires ; vT : dent ventrale ; OPRSp : papille plate orale ; VAP : plaque ventrale de bras ; LAP : plaque latérale de bras.....	86
Figure 28: Les mesures prise de la face dorsale (A) et ventral (B) d' <i>Ophioderma</i> . Il : largeur d'interradius ; IB : largeur du bras ; d1 et d2 : petit et grand diamètre du disque ; M : madréporite ; L et l : longueur et largeur de la madréporite et le bouclier oral ; Bc-O : Bouclier oral ; Bc-Ad : bouclier adoral ; Br-G : Bourses génitales ; PVB : plaque ventrale du bras. Les flèches noires représentent les taches blanches sur les PVB. La barre d'échelle = 5mm.....	88
Figure 29 : Variation morphologique de la limite distale des plaques dorsales des individus d' <i>Ophioderma</i> . Les lettres réfèrent à la description dans le Tableau 8. Les flèches noires montrent les taches noires, les flèches blanches montrent les taches blanches et les flèches rouges montrent les taches blanches entourées par le noir. Barre d'échelle = 0,5 cm.....	90
Figure 30 : A : Bouclier radial couvert ; B : nu ; C : mixte. Bc-RC : bouclier radial couvert ; Be-RN : bouclier radial nu.....	92

Figure 31 : Couleur dorsal du disque. Les chiffres romains réfèrent à la description dans le	92
Figure 32 : Couleur ventral du disque. Les chiffres romains réfèrent à la description dans le Tableau 8. I : disque olive (a), brun (b), olive avec des taches blanches (c) et dégradation du brun foncé à crème (d) ; III : description générale du type III (a), comme le dorsal qui vire au crème (b) ; IV : Description générale du type IV (a), disque jaune crème à orange (b) ; VIII : La description générale du type VIII (a), disque avec schéma orange (b). Barre d'échelle = 0,5 cm.....	93
Figure 33 : Diagramme de dispersion de l'analyse canonique des variantes (A) et paramètres utilisés (B) dans l'étude morphométrique des individus d' <i>Ophioderma</i> collectées à Salamandre (●), Stidia-Est (□) et Stidia-Ouest (+). AL : Longueur du bras ; AW : Largeur du bras ; ML : Longueur du madréporite ; MW : Largeur du madréporite ; R : Ratio du madréporite ; OSL : Longueur du bouclier oral ; OSW : Largeur du bouclier oral ; WS : présence ou absence de taches blanches sur les plaques ventrales du bras IW : Largeur de l'interraduis ; AdSh-L : Longueur du bouclier adoral.....	100
Figure 34 : Localisation des stations d'échantillonnage et abondance des différents clusters d' <i>Ophioderma</i> dans la mer Méditerranée et l'Atlantique Est. Adr, Adriatique ; Alg, Algarve (Portugal) ; C, culster ; Can, iles de Canaries (Espagne) ; CaV, Cap de Vol (Espagne); Ceu, Ceuta (Espagne); Cor, Corse (France); Cre, Crete (Grèce) ; Cyp, Chypre; Dak, Dakar (Sénégal); Leb, Liban. Mad, iles Madeires (Portugal) ; Mal, Malte ; Mar, Marseille (France) ; Rho, Rhodes (Grèce) ; Sal, Salamandre (Algérie) ; SJL, Saint-Jean-de-Luz (France) ; Sti, Stidia (Algérie) ; Tun, Tunisie ; VsM, Villefranche-Sur-Mer (France). Les numéros représentent les différents bassins méditerranéens délimités selon Ayache (2016). 1, mer d'Alboran ; 2, bassin algérien ; 3, bassins liguro-provençal ; 4, mer Tyrrhénienne ; 5, mer Adriatique ; 6, mer Ionienne ; 7, mer Egée ; 8, mer Levantine.....	104
Figure 35 : Réseau d'haplotypes COI d' <i>Ophioderma</i> collecté de la méditerranée et l'est Atlantique, basé sur un alignement de 306 pb. Adr : Adriatique; Alg : Algarve; C : cluster; Can : iles Canaries; CaV : Cap de Vol; Ceu : Ceuta; Cor :, Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Leb : Liban; Mad : iles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; Tun : Tunisie; VsM : Villefranche-Sur-Mer.	107
Figure 36 : Réseau d'haplotypes EF1 d' <i>Ophioderma</i> collecté de la méditerranée et l'est Atlantique basée sur un alignement de 193 pb. Alg : Algarve; C : cluster ; Can : iles Canaries; Ceu : Ceuta; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Leb : Liban; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; Tun : Tunisie.	108

Figure 37 : Le réseau d'haplotypes (COI et EF1) des populations algériennes d' <i>O. longicaudum</i> . Sti : Stidia ; Sal : Salamandre.	109
Figure 38 : La diversité haplotypique (Hd) COI de toutes les populations d' <i>O. longicaudum</i> . N : Nombre d'individus. Adr : Adriatique; Alg : Algarve; Can : iles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor :, Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Mad : iles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche- Sur-Mer.	110
Figure 39 : La diversité nucléotidique (Pi) COI de toutes les populations d' <i>O. longicaudum</i> . N : Nombre d'individus. Adr : Adriatique; Alg : Algarve; Can : iles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor :, Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Mad : iles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche- Sur-Mer.	111
Figure 40 : Analyses de coordonnées principales (PCoA) représentant les variations entre les différentes populations d' <i>O. longicaudum</i> sur les 3 axes estimée à partir de la matrice de distance de Nei. Adr : Adriatique; Alg : Algarve; Can : iles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor :, Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Mad : iles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche-Sur-Mer.	114
Figure 41 : Analyses de coordonnées principales (PCoA) représentant les variations entre les différentes populations d' <i>O. longicaudum</i> sur les 3 axes estimé à partir de la matrice de distance F_{ST} . Adr : Adriatique; Alg : Algarve; Can : iles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor :, Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Mad : iles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche-Sur-Mer.	115
Figure 42 : Diagramme de dispersion montrant la distance génétique Nei (axe vertical) en fonction de la distance géographique (axe horizontal) entre les paires de populations d' <i>O. longicaudum</i> (cluster 3). Les points pour les paires impliquant des populations nouvellement séquencées qui correspondent à un polymorphisme morphologique élevé sont colorés : rouge (Stidia, Algérie, Méditerranée), rouge foncé (Salamandre, Algérie, Méditerranée) ou bleu (Saint-Jean- de-Luz, France, Atlantique) ainsi que les régressions linéaires et les coefficients correspondants.	117
Figure 43 : Stades de maturité d' <i>Ophioderma</i> Cluster 3 de la côte ouest algérienne. I : récupération ; II : développement ; III : mature ; IV : pondu ; les deux dernières figures	

représente les gastrula putatives ; IO : ovocyte immature ; MO : ovocyte mature ; Lu : lumière ; N : cellules nutritives ; Sp : spermatozoïdes. La barre d'échelle = 200 µm.	120
Figure 44 : Aspect des trois morphotypes d' <i>H. sanctori</i> . A : tacheté ; B : peu tacheté ; C : non tacheté. La barre d'échelle = 1cm.	128
Figure 45 : Matériels utilisés pour l'étude de l'ultrastructure du derme d' <i>H. sanctori</i> . A : fixation et déshydratation des tissus ; B : inclusion des tissus dans la résine ; C : taille et limage des blocs ; D : découpage par un ultramicrotome ; E : des coupes sur les grilles en cuivre ; F : contrastage ; I : observation sous microscope à transmission.....	131
Figure 46 : A : Diagramme de phase du Dioxyde de carbone supercritique ; B : la bombe à point critique ; C : l'enceinte pulvérisant sous vide partiel.....	133
Figure 47 : Aspect général de la surface externe de différents organes d' <i>H. sanctori</i> par microscopie électronique à balayage ; a-c Aspect externe du tégument ; d tentacule ; e podia ; f papilles ; B : bourgeon ; D : disque ; O : sclérites ; St : Stem. Barre d'échelle = 100 µm.	134
Figure 48 : Coupe transversale du tégument d' <i>H. sanctori</i> . a Aspect interne du tégument par microscopie photonique ; b-c Coupes semi-fines du tégument blanc ; d-e Coupes semi-fines du tégument brun ; f-g Micrographie TEM des cellules de l'épiderme ; f Cellules épidermiques g Cellules de soutien ; h-i Sclérites dans le tégument blanc et brun j Granules et noyau de cellule épidermique. CU : cuticule ; D : derme ; DCT : tissu conjonctif dense ; E : épiderme ; EC : cellule épidermique ; GV : vésicule granuleuse ; LCT : tissu conjonctif lâche ; Mv : microvillosités ; N : noyau ; O : Sclérites ; SuC : cellule de soutien ; TF : tonofilaments. .	136
Figure 49 : Coupe histologique du tentacule d' <i>H. sanctori</i> . a : Coupe transversale par microscopie photonique ; b-c : Coupes semi-fines des bourgeons tentaculaires ; d-e et h Micrographie TEM des cellules épidermiques ; f : Granules adhésifs ; G : Structure du plexus nerveux et du mésothélium. AG : granule adhésif ; AL : lumière ambulacraire ; ASC : cellule sécrétoire adhésive ; Bu : bourgeon ; C : cilium ; CCT : tissu conjonctif central ; CP : processus cilié ; CT : tissu conjonctif ; CU : cuticule ; E : épiderme ; ICT : tissu conjonctif interne ; M : morula ; Me : Mésothélium ; MS : sphérules muqueuses ; Mu : cellule muqueuse (type I et type II) ; N : noyau ; Nr : nerf plexus ; O : Sclérites ; PC : cellule pigmentaire ; SC : cellule sensorielle ; St : Stem ; SuC : cellule de soutien ; TF : tonofilaments.....	138
Figure 50 : Coupes histologiques des podia d' <i>H. sanctori</i> . a : Coupe longitudinale du podia par microscopie photonique. b-e : Coupes semi-fines ; b : Disque. C : Epiderme du disque. d : Stem. e : Structure du nerf et du mésothélium. f-j : Micrographie TEM des cellules épidermiques observées. f : Cellules adhésives. g : Morula. h : Cellule sensorielle. i : Granules adhésives. j : Cellule dé-adhésive. AL : lumière ambulacraire ; AN : nerf apical ; ASC-I :	

cellule sécrétoire adhésive type-I ; ASC-II : cellule sécrétoire adhésive type-II ; B : lame basale ; CT : tissu conjonctif ; CU : cuticule ; D : disque ; DCT : tissu conjonctif dense ; DSC, cellule sécrétoire de-adhésive ; DSO, sclérite supportant le disque ; E : épiderme ; G : granules adhésifs ; LCT : tissu conjonctif lâche ; Me : mésothélium ; Mv : microvillosités ; Nr : nerf longitudinal ; O : sclérites ; P : pore ; SP : processus sécrétoire ; SuC : cellule de soutien ; TF : tonofilaments..... 140

Figure 51 : Coupes histologiques des papilles d'*H. sanctori*. a : Coupe transversale par microscopie photonique ; b-g : Coupe semi-fine ; b : Coupe longitudinale de la papille ; c ; Coupe longitudinale du bourgeon ; d : Coupe transversale du bourgeon ; e ; stem de la papille ; f : Nerf longitudinal ; g : Structure du mésothélium ; h-j : Micrographie TEM de l'épiderme du bourgeon. AL : lumière ambulacraire ; B : lame basale ; C : cilium ; CU : cuticule ; DTC : tissu conjonctif dense ; E : épiderme ; EC : cellule épidermique ; ER : réticulum endoplasmique ; G : granules, LCT : tissu conjonctif lâche ; M : Morula ; Me : mésothélium ; N : noyau ; Nr : nerf longitudinal ; O : sclérites ; SC : cellule sensorielle ; SuC : cellule de soutien ; TF : tonofilament..... 141

Figure 52 : Coupes histologiques des tissus internes d'*H. sanctori*. a : Coupe transversale semi-fine du tissu conjonctif dense (derme) ; b : Coupe transversale semi-fine du tissu conjonctif lâche (derme) par microscopie photonique ; c-e : Micrographie TEM du tissu conjonctif ; f-i : Micrographie TEM du mésothélium ; J : Coupe semi-fine du nerf ; k-l : Micrographie TEM du nerf transversal. Les tissus ont été prélevés de tégument (a et c), des papilles (B, f-i) et des podia (d et e). AL : lumière ambulacraire ; Co : fibres de collagène ; CP : processus cilié ; DCT : tissu conjonctif lâche ; F : flagelle ; Gr : cellule granulocytaire ; HCo : fibres de collagène horizontales ; M : Morula ; Me : mésothélium ; My : cellule myoépithéliale ; N : noyau ; NB : bande neurale ; Ne : neurone ; NP : processus nerveux ; O : Sclérite ; PCo : fibres de collagène perpendiculaires ; PTC : cellule péritonéale ; SuC : cellule de soutien ; V : Vacuole. 144

Liste des tableaux

Tableau 1 : l'échelle de maturité sexuelle selon Byrne et al. (1997) ; Carvalho et Ventura (2002), Pérez et al. (2010) et Li et al. (2018).	69
Tableau 3 : Corrélations entre l'IGS des deux sexes d' <i>E. sepositus</i> et les facteurs environnementaux : la température et la photopériode dans la région de Mostaganem. rT : corrélation entre l'IGS et la température ; rP : corrélation entre l'IGS et la photopériode....	77
Tableau 4 : Comparaison de la durée de ponte chez les étoiles de mer.	79
Tableau 5 : Localités et caractéristiques d'échantillonnage d' <i>Ophioderma</i> spp. N : nombre d'individus ; P : profondeur.	83
Tableau 6 : Amorces utilisées dans l'amplification et le séquençage des ADN.	85
Tableau 7 : Caractères clés qui distinguent les espèces d' <i>Ophioderma</i> Müller & Troschel, 1840 (le complexe d'espèces d' <i>O. longicauda</i>) de la mer Méditerranée, de l'océan Atlantique Nord-Est et Tropical (Stöhr et al. 2020). PDB : plaques dorsales des bras.....	87
Tableau 8 : Description de la limite dorsale des individus d' <i>Ophioderma</i> . Les lettres dans la colonne « Code » réfèrent les images dans la Figure 30.....	91
Tableau 9 : Description de la couleur dorsale du disque d' <i>Ophioderma</i> . Les chiffres romains réfèrent aux images dans la Figure 32.	94
Tableau 10 : Morphologie individuelle d' <i>Ophioderma</i> de la côte ouest algérienne. dd : diamètre de disque ; PDB : plaque dorsales des bras ; BR : bouclier radiale ; EB : Epines des bras ; PO : Papilles orales. Les lettres (A-U) dans la colonne limite distal des PDB se réfèrent à la description dans le Tableau 8 et la Figure 30. Les chiffres romains (I-X) dans la colonne des couleurs dorsales renvoient aux descriptions du Tableau 9 et la Figure 32. La couleur ventrale se réfère à la Figure 33. Le nombre de papilles orales est donné sous forme d'intervalle, le nombre le plus fréquent est indiqué juste après l'intervalle suivi de sa fréquence d'apparition entre parenthèses (par exemple, l'individu LPVCMRMS2021.652 avait entre 7 et 11 papilles et le nombre 8 est apparu cinq fois). Les cellules vides indiquent la même observation que la précédente.	95
Tableau 11 : Résultat de l'ACV Post hoc (valeurs p) sur les différences morphométriques des individus d' <i>Ophioderma</i> issues des 3 différentes populations.....	101
Tableau 12 : Diversité génétiques et le test de neutralité Fu et Li's des différentes populations d' <i>Ophioderma longicaudum</i> . N : nombre d'individus ; Hd : diversité haplotypique ; π : diversité nucléotidique, h : nombre d'haplotype.....	112

Tableau 13 : Matrice de distance de Nei entre les populations contenant plus de 10 séquences COI du cluster 3. Adr : Adriatique; Alg : Algarve; Can : iles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor : Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Mad : iles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche-Sur-Mer.	113
Tableau 14 : Analyse de la variance moléculaire (AMOVA) appliquée sur les séquences COI d' <i>Ophioderma longicaudum</i> entre les groupes définis selon la géographie et la PCoA. df : degré de liberté.....	116
Tableau 15 : Statistique de test de Mantel effectué sur les populations d' <i>Ophioderma</i> Cluster 3. SS : Somme des carrés ; GD : distance géographique ; Nei : distance génétique ; SP : produit scalaire entre les matrices de distance géographique et génétique ; R : coefficient de corrélation.	118
Tableau 16 : Nombre de mâles et de femelles à chaque stade gonadique en fonction des dates de prélèvement. « Gastrula » indique qu'une gastrula semble se trouver à l'intérieur de la gonade (chez une femelle adulte, il s'agirait donc d'une couveuse).	121

Sommaire

Introduction générale.....	25
Chapitre I : Etude bibliographique	29
I.1 Aperçu sur Echinodermata.....	30
I.1.1 Historique	30
I.1.2 Systématique	31
I.1.3 Morphologie	33
I.1.3.1 Asteroidea.....	33
I.1.3.2 Ophiuroidea	34
I.1.3.3 Holothuroidea	36
I.1.4 Répartition et habitat	38
I.1.4.1 Asteroidea.....	38
I.1.4.2 Ophiuroidea	39
I.1.4.3 Holothuroidea	39
I.1.5 Nutrition	40
I.1.5.1 Asteroidea.....	40
I.1.5.2 Ophiuroidea	40
I.1.5.3 Holothuroidea	41
I.1.6 Reproduction sexuée	42
I.1.6.1 Asteroidea.....	42
I.1.6.2 Ophiuroidea	43
I.1.6.3 Holothuroidea	44
I.1.7 Reproduction asexuée.....	47
I.1.7.1 Asteroidea et Ophiuroidea	47
I.1.7.2 Holothuroidea	47
I.1.8 Importance écologique et économique.....	47

I.1.8.1 Asteroidea.....	47
I.1.8.2 Ophiuroidea	48
I.1.8.3 Holothuroidea	48
I.1.9 Pressions anthropiques	50
I.1.9.1 Asteroidea.....	50
I.1.9.2 Ophiuroidea	50
I.1.9.3 Holothuroidea	50
I.2 Aperçu sur la spéciation.....	51
I.2.1 Notion d'espèce.....	51
I.2.2 Modes de spéciation	51
I.2.3 Les espèces cryptiques	53
I.3 Aperçu sur la photoréception	54
I.3.1 Structure des photorécepteurs	54
I.3.1.1 Les photorécepteurs ciliaires	55
I.3.1.2 Les photorécepteurs rhabdomériques	55
I.3.2 Photoréception chez les échinodermes.....	56
I.3.3 La photoréception chez les holothuries	58
Chapitre II : Présentation de la zone d'étude	59
II.1 Localisation.....	60
II.2 Contexte géomorphologique.....	60
II.3 Contexte climatique	61
II.4 Pression anthropique.....	62
II.5 L'état général de l'écosystème marin	63
Chapitre III : Ecobiologie de la reproduction de l'étoile de mer <i>Echinaster Sepositus</i>	64
III.1 Introduction	65
III.2 Matériel et méthodes.....	65
III.2.1 Modèle expérimental : <i>Echinaster sepositus</i>	65

III.2.2	Systématique	65
III.2.3	Le choix d' <i>E. sepositus</i>	65
III.2.4	Echantillonnage.....	66
III.2.5	Travaux au laboratoire	66
III.2.5.1	Indice gonadosomatique d' <i>E. sepositus</i>	66
III.2.5.2	Histologie des gonades.....	66
III.2.5.2.1	Prélèvement de la gonade	66
III.2.5.2.2	Fixation	66
III.2.5.2.3	Déshydratation.....	67
III.2.5.2.4	Clarification	67
III.2.5.2.5	Imprégnation.....	67
III.2.5.2.6	Enrobage	67
III.2.5.2.7	Découpage	67
III.2.5.2.8	Coloration	67
III.2.5.2.9	Montage	68
III.2.5.3	Analyses d'images.....	68
III.2.6	Echelle de maturité des gonades	68
III.2.7	Facteurs environnementaux	69
III.2.8	Analyse statistique	69
III.3	Résultats.....	70
III.3.1	Sex-ratio.....	70
III.3.2	Etude histologique	70
III.3.2.1	Diamètre ovocytaires.....	70
III.3.2.2	Longueur des colonnettes spermatiques.....	71
III.3.2.3	Développement ovarien.....	71
III.3.2.4	Développement testiculaire	74
III.3.3	Indice gonadosomatique (IGS)	76

III.4 Discussion.....	77
Chapitre IV : Caractérisation génétique, morphologique, morphométrique, phylogéographique et gonadique d' <i>Ophioderma</i>	81
IV.1 Sous-Chapitre IV : Caractérisation génétique, morphologique et morphométrique d' <i>Ophioderma</i>	82
IV.1.1 Introduction	82
IV.1.2 Matériel et Méthodes.....	82
IV.1.2.1 Modèle expérimental : <i>Ophioderma</i>	82
IV.1.2.2 Systématique.....	82
IV.1.2.3 Le choix d' <i>Ophioderma</i>	82
IV.1.2.4 Echantillonnage	83
IV.1.2.5 Travaux au laboratoire.....	83
IV.1.2.5.1 Anesthésie des échantillons.....	83
IV.1.2.5.2 Caractérisation génétique d' <i>Ophioderma</i>	84
IV.1.2.5.2.1 Le choix des marqueurs.....	84
IV.1.2.5.2.2 Extraction d'ADN	84
IV.1.2.5.2.3 Electrophorèse	84
IV.1.2.5.2.4 Amplification.....	85
IV.1.2.5.2.5 Séquençage	86
IV.1.2.5.3 Caractérisation morphologique d' <i>Ophioderma</i>	86
IV.1.2.5.4 Caractérisation morphométrique d' <i>Ophioderma</i>	87
IV.1.3 Résultats	89
IV.1.3.1 Caractérisation génétique.....	89
IV.1.3.2 Caractérisation morphologique d' <i>Ophioderma longicaudum</i>	89
IV.1.3.3 Caractérisation morphométriques	100
IV.1.4 Discussion	101

IV.2 Sous-Chapitre IV : Phylogéographie de l'ophiure atlanto-méditerranéenne <i>Ophioderma longicaudum</i> intégrant de nouvelles données sur le cycle de reproduction et la génétique de la population d'Algérie	103
IV.2.1 Introduction	103
IV.2.2 Matériel et Méthodes.....	103
IV.2.2.1 Analyses génétique	103
IV.2.2.2 Histologie des gonades.....	105
IV.2.3 Résultats	105
IV.2.3.1 Analyse génétique.....	105
IV.2.3.2 Histologie des gonades	118
IV.2.4 Discussion	122
IV.2.4.1 Nouvelles populations d' <i>Ophioderma longicaudum</i> d'Algérie et de l'atlantique ..	122
IV.2.4.2 Phylogéographie d' <i>O. longicaudum</i> dans toute son aire de répartition.....	123
IV.2.4.2.1 Forte structure génétique des populations pour les espèces à larve lécithotrophes	123
IV.2.4.2.2 Différentiation entre l'Atlantique et la Méditerranée.....	124
IV.2.4.3 Expansion récente de la population d' <i>O. longicaudum</i>	125
Chapitre V : la structure ultrafine du tégument d' <i>Holothuria sanctori</i>	126
V.1 Introduction.....	127
V.2 Matériel et Méthodes	127
V.2.1 Modèle expérimental : <i>Holothuria sanctori</i>	127
V.2.2 Systématique	127
V.2.3 Le choix d' <i>H. sanctori</i>	127
V.2.4 Echantillonnage.....	129
V.2.5 Travaux au laboratoire	129
V.2.5.1 Prélèvement	129
V.2.5.2 Microscopie photonique	129
a) La coloration de trichrome de Masson.....	129

b) La coloration de l'Azocarmin-Bleu d'anéline-Orangé G	129
V.2.5.3 Microscopie électronique à transmission (MET)	130
V.2.5.3.1 Fixation	130
V.2.5.3.2 Décalcification	130
V.2.5.3.3 Rinçage	130
V.2.5.3.4 Poste-fixation	130
V.2.5.3.5 Rinçage	130
V.2.5.3.6 Déshydratations	131
V.2.5.3.7 Enrobage	131
V.2.5.3.8 Découpage et contrastage	131
V.2.5.3.9 Observation sous MET	132
V.2.5.4 Microscopie électronique à balayage	132
V.2.5.4.1 Séchage supercritique du CO ₂	132
V.2.5.4.2 Métallisation	132
V.2.5.4.3 Observation sous MEB	133
V.3 Résultats.....	133
V.3.1 Morphologie externe	133
V.3.2 Morphologie interne.....	134
V.3.2.1 Epiderme	135
V.3.2.2 Tissu conjonctif	142
V.3.2.3 Mésothélium.....	142
V.3.2.4 Plexus nerveux	142
V.4 Discussion.....	145
Conclusion et perspectives	150
References bibliographiques	153
Annexes.....	193

Introduction générale

Les échinodermes comprennent environ 7612 espèces (WORMS 2024), ce sont des organismes exclusivement marins, à l'exception de l'holothurie apode *Protankyra similis*, qui vit dans les eaux saumâtres (Puranik et Bhate 2007). Ces invertébrés marins sont principalement benthiques, en grande partie sessiles ou peu mobiles. Ils occupent tous les habitats : de la zone intertidale aux abysses, tous les types de substrats et tous les échelons trophiques de prédateur clé de voute à détritivore, voire nécrophage. Ils sont connus par la complexité de leurs fonctions, que ce soit en termes d'alimentation, de croissance, de stratégies, de rythmes et de modes de reproduction.

Les études sur les cycles de reproduction de diverses espèces d'échinodermes ont permis non seulement de suivre leurs cycles biologiques, mais aussi de comprendre l'intervention des facteurs environnementaux tels que la température, la photopériode, le cycle lunaire et la disponibilité de nourriture (Mladenov 1995 ; Soualili 2008 ; Villamor et Becerro 2010 ; Russell 2013 ; Bernay-Alfonzo et al. 2017 ; Pirog et al. 2019 ; Slimane-Tamacha et al. 2019 ; Elakermi et al. 2021 ; Mezali et al. 2022). Toutes ces études représentent sur le plan commercial, une base robuste pour réglementer les marchés des espèces exploitables (détermination de la taille commerciale et de la période de repos biologique) et de gérer de manière durable les stocks naturels.

L'identification des échinodermes constitue un enjeu pour les scientifiques en raison : de leurs grandes variabilités morphologiques, l'hybridation entre les espèces et de l'apparition d'espèces cryptiques, en particulier chez les ophiures telles que *Acrocnida brachiata* (Muths et al. 2006 ; Stöhr et Muths, 2010), *Amphipholis squamata* (Sponer et Roy 2002 ; Boissin et al. 2008), *Ophiocoma erinaceus* (O'Hara et al. 2004), *Ophiactis savignyi* (Roy et Sponer 2002), *Macrophiothrix longipeda* et *Ophiothrix trilineata* (Hoareau et Boissin 2010), *Asteronyx* (Okanishi et al. 2018) et *Amphiura belgicae* (Sands et al. 2024). Une classe très diversifiée et une composante majeure de la faune benthique telle que Ophiuroidea, intéresse de plus en plus les chercheurs car elle constitue un taxon modèle (Bickford et al. 2006 ; Alitto et al. 2018) pour l'analyse des schémas mondiaux de la diversité spécifique, de processus de spéciation, de la délimitation des espèces, de la structuration et de l'évolution des espèces et des populations.

Depuis quelques années, *O. longicauda* s'est révélé être un complexe d'espèces composé de cinq espèces, présentant une morphologie très variable et deux stratégies de reproduction : la couvaison et la ponte (Stöhr et al. 2009, 2020, Weber et al. 2014, 2015, 2017, 2019). Weber et al. (2019) ont identifié six groupes génétiques sur la base d'analyses multilocus de 89 spécimens issuent de 12

localités situées entre le Sénégal et le Liban, à partir de 30 loci nucléaires et d'un locus mitochondrial. Stöhr et al. (2020), sur la base de ces groupes génétiques et d'une étude taxonomique et morphologique, ont décrit quatre nouvelles espèces correspondant à cinq clusters génétiques : *O. longicaudum*, *O. guineense* et *O. africanum* considérées comme des espèces pondeuses et habitent la côte ouest-africaine (mis à part *O. longicaudum* qui existe en méditerranée et l'ouest atlantique). En revanche, *O. zibrowii* et *O. hybridum* considérées comme des espèces couveuses, mais aucune observation concernant la reproduction d'*O. hybridum* n'a été rapportée à ce jour pour cette espèce. *O. zibrowii* et *O. hybridum* n'ont été trouvés qu'à l'est du détroit siculo-tunisien, donc exclusivement en Méditerranée orientale. Bien que la délimitation de ces espèces ait été principalement génétique, des distinctions morphologiques ont également été documentées (Stöhr et al. 2020). A ce jour il n'existe aucune information sur les espèces d'*Ophioderma* qui existent sur les côtes nord africaine (excepte la Tunisie) y compris les côtes algériennes, que ce soit génétique, morphologique ou même reproductive. Cela révèle un important déficit de données concernant ces espèces pourtant très communes dans l'ensemble de la Méditerranée. Cette lacune soulève plusieurs interrogations à propos de la population algérienne, que ce soit en termes de composition spécifique, de caractéristiques morphologiques ou encore de différences et similitudes avec les populations déjà étudiées.

Les études sur l'anatomie des espèces marines constituent une base fondamentale pour la compréhension de l'évolution, le fonctionnement, les adaptations et le comportement des espèces dans leur habitat naturel. Par exemple la perception de la lumière qui est l'une des capacités sensorielles les plus importantes chez les échinodermes. Elle intervient dans la vision, les migrations diurnes, l'évasion des prédateurs et les rythmes circadiens. Ces fonctions variées peuvent être assurées par une grande diversité d'organes photorécepteurs, qui ont évolué au cours de l'évolution de l'animale (Cronin 1988 ; Arendt 2003 ; Ullrich-Lüter 2011). Les études menées dans ce contexte demeurent encore limitées en raison de la complexité des approches exploratives qui impliquent à la fois des investigations comportementales, génétiques et histologiques. Les études effectuées se focalisaient principalement sur les astérides (Johnsen 1997 ; Gam et Nilsson, 2013 ; Petie et al. 2018), les échinoides (Delroisse et al. 2013 ; Kirwan et al. 2018) et les ophiures (drolet et al. 2004 ; Delroisse et al. 2014 ; 2015 ; 2016 ; 2017 ; Pjeta et al. 2020 ; Sumner-Rooney et al. 2020). Chez les Holothuroidea peu de choses sont connues sur ce domaine, seules deux études sur la photoréception ont été réalisées : la première de Yamamoto et Yoshida (1978) sur l'apodide synaptidae, *Opheodesoma spectabilis* et la deuxième par Liu et al. (2020) sur le Synallactide Stichopodidae, *Apostichopus japonicus*. Ces études dévoilent la présence des ocelles sur la partie

distale du stem tentaculaire, que les individus albinos sont moins sensibles à la lumière et que les papilles, les podia et les tentacules contiennent des ARN spécifiques d'opsines. Mais aucune étude n'est destinée aux Holothuriidae tel que *H. sanctori*, portant cette espèce adopte un comportement très énigmatique vis-à-vis de la lumière (Obs. personnel KM).

Le présent travail s'articule autour de quatre axes : la reproduction, l'identification génétique et morphologique, la phylogénie et l'anatomie de trois modèles expérimentaux appartenant aux trois classes d'échinodermes : *Echinaster sepositus* (Retzius, 1783) pour les Asteroidea, l'ancien complexe d'espèces d'*Ophioderma longicauda* (Bruzelius, 1805) pour les Ophiuroidea et en fin *Holothuria (Platyperona) sanctori* Delle Chiaje, 1823 pour les Holothuroidea.

- 1) Le premier axe, vise à établir le schéma de la reproduction et de la gamétogenèse de la population d'*E. sepositus* ainsi que l'influence des facteurs environnementaux sur son cycle biologique dans la côte de Mostaganem ;
- 2) Le deuxième axe se concentre sur une étude de : la génétique, la morphologie et la morphométrie de la population ouest algérienne d'*Ophioderma*, en utilisant deux marqueurs génétiques à savoir le COI et le EF1, les critères d'identifications établis par Stöhr et al. (2020) et des méthodes statistiques ont été utilisés ;
- 3) Le troisième axe, portera sur l'étude de la phylogéographie d'*O. longicaudum*, intégrant les nouvelles données de la reproduction de la population de la côte ouest algérienne. Cette population est d'une importance particulière en raison de sa localisation à la limite entre la mer d'Alboran (à quelques kilomètres du front Almeria-Oran) connue par sa similitude avec l'Atlantique (Patarnello et al. 2007) et le bassin algérien connu par ses fluctuations (El Ayari et al. 2019), l'étude se base sur :
 - a) Une caractérisation phylogéographique de la population algérienne (de Mostaganem) en incluant toutes les populations d'*Ophioderma* étudiées précédemment, afin d'identifier de barrières génétiques putatives entre les populations de l'ancien complexe d'*O. longicauda*, entre la Méditerranée et l'Atlantique, ainsi qu'entre les différents bassins de la Méditerranée. Ainsi pour compiler et harmoniser toutes les données génétiques disponibles sur cette espèce, afin de synthétiser l'ensemble des connaissances sur la diversité génétique et les phénomènes démographiques sur leurs aires de répartition ;
 - b) Enfin, nous apporterons de nouvelles données sur le cycle de reproduction de la population algérienne afin de définir les périodes de ponte, ce qui pourrait fournir des arguments pour délimiter les espèces.

- 4) Le quatrième axe de recherche se focalise sur l'anatomie, et a pour objectif de décrire l'ultrastructure de différentes parties de la paroi du corps d'*Holothuria sanctori*, à savoir les tentacules buccaux, les podia, les papilles, le tégument brun et les anneaux blancs entourant les papilles (tégument blanc), afin de localiser d'éventuelles cellules sensorielles impliquées dans la photoréception. Nous mettrons également l'accent aussi sur les différences entre le tégument blanc et le tégument brun et effectuerons une analyse comparative de sa structure fine avec celle d'autres holothuries précédemment étudiées.

CHAPITRE I : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

I.1 Aperçu sur Echinodermata

I.1.1 Historique

Les échinodermes sont des animaux exclusivement marins connus depuis l'antiquité, les premières références aux échinodermes sont retracées dans des textes anciens d'Aristote (384-322 av. J.-C.) et de Pline l'Ancien (23-79 apr. J.-C.). Cette nomination grec echinos (épineux) et derma (peau) a été attribuée pour la première fois aux Echinoidea par Jacob Klein (1734), faisant référence à la peau recouverte de piquants caractéristique de ces animaux, ceci en raison des structures calcaires épineuses incrustés dans leur peau (Hyman 1955 ; Samyn et al. 2006)

La première apparition des échinodermes remonte à l'ère Paléozoïque, il y a environ 600 millions d'années, où les premiers échinodermes étaient très primitifs ressemblant à des crinoïdes et des échinodermes pédonculés (**Figure 1**) (David et al. 2000 ; Gall 2009) et occupaient la tranche inférieure de la colonne d'eau, à proximité du fond (Vannier 2007). Entre le Paléozoïque et le Mésozoïque ils étaient représentés principalement par les crinoïdes. En effet plus de 6000 espèces de crinoïdes fossiles ont été décrites durant cette époque (Rouse et al. 2013), appartenant à environ 30 clades distincts (Deline et al. 2020). À la fin de la période permienne, la majorité des lignées de crinoïdes se sont éteintes, comme l'a noté Hess (1999). Cependant les échinodermes en général se sont rapidement diversifiés entre le Cambrien et le Silurien (de -540 à -430 millions d'années) aux principaux groupes existants aujourd'hui, les groupes que nous reconnaissons aujourd'hui sous le nom de Crinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea et Echinoidea (David et al. 2009). La dernière classe qui s'est différencié était les holothuries ou les premiers fossiles remontent à l'Ordovicien lors de l'Événement de Grande Biodiversification de l'Ordovicien (Reich 2010 ; Deline et al. 2020). Durant le Trias moyen les échinodermes prolifèrent et amorcent les radiations adaptatives après l'appauvrissement en oxygène et l'élévation de la salinité des océans au début du trias (Gall 2009).

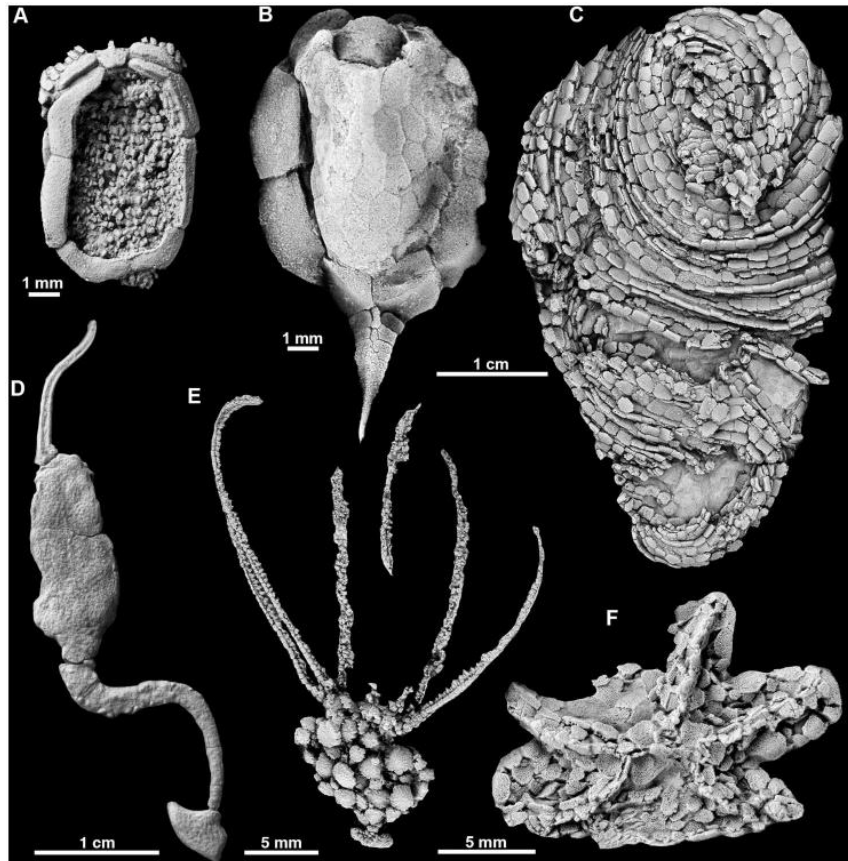


Figure 1: Les échinodermes primitifs représentatif du Cambrien. A : *Ctenocystoid ctenocystis*; B : *Cinctan gyrocystis*; C : *Helicoplacoid helicoplacus*; D : the *Solute coleicarpus*; E : *Eocrinoid gogia*; F : *Stromatocystitid edrioasteroid* (Zamora et al. 2012).

I.1.2 Systématique

Les échinodermes ont été classifiés par des naturalistes et des scientifiques au fil du temps, au premier lieu les Asterias, Echinus et Holothuria ont été classés sous le groupe Mollusca par Linnaeus dans son *Systema naturae* (1758). Le nom Echinodermata a été évoqué par Bruguiere (1791), comme un ordre dans la classe des Vermées avec cinq autres ordres : Infusoria, Intestina, Mollusca, Testacea et Zoophyta. En 1801, ils ont été considérés par Lamarck et Cuvier (1817) comme un ordre dans la classe des Radiata avec les mollasses (coelentérés médusoïdes). En 1847, dans leur ouvrage sur l'anatomie des invertébrés, Prey et Leuckart ensuite ils ont distingué les échinodermes en tant que groupe à part parmi les autres grands groupes d'invertébrés (Mollusca, Crustacea, Arachnida, Insecta, Vermes, Radiata et Polypi). Ce n'est qu'en 1854 où Leuckart avait constaté que Echinodermata doivent être considérés comme une division principale distincte du règne animal, et depuis les échinodermes sont considérés comme un embranchement distinct d'invertébrés. Huxley en 1875, a proposé un groupe Deuterostomata pour tous les coelomates Bilateria, qui renferme trois catégories : Enterocoela pour les échinodermes, les chaetognathes et

II. Zone d'étude

les entéropeustes ; Schizocèle pour les mollusques, les polychètes, les arthropodes ; et Epicocela pour les tuniciers et les Amphioxus. Goette (1902) a inclus les Chaetognatha, Enteropneusta, Echinodermata et Chordata dans une catégorie qu'il a nommée Pleurogastrica. Cuenot (1948) était le premier qui inclut les groupes éteints des échinodermes. Jusqu'ici les chercheurs ont basé la classification sur les comparaisons de morphologies et le positionnement des organes et étaient hésitants quant aux origines des échinodermes, en raison de leur étrange symétrie penta-radiale. Après le développement de la biologie moléculaire et l'embryologie, les échinodermes sont placés dans les deutérostomes, mais ce placement des êtres à symétrie radiale parmi ceux bilatéraux demeure une source de confusion (Mooi et al. 2008). Actuellement, les échinodermes constituent un embranchement à part du règne Animal, constitués de plus de 7 000 espèces vivantes, répartis en 3 sous embranchements : Asterozoa renfermant deux classes : Asteroidea (les étoiles de mer) et Ophiuroidea (les ophiures), Crinozoa représenté par la classe Crinoidea (les lys de mer) et Echinozoa incluant Echinoidea (les oursins) et Holothuroidea (les concombres de mer) (**Figure 2**) (Samyn et al. 2006 ; Davide et al. 2009).

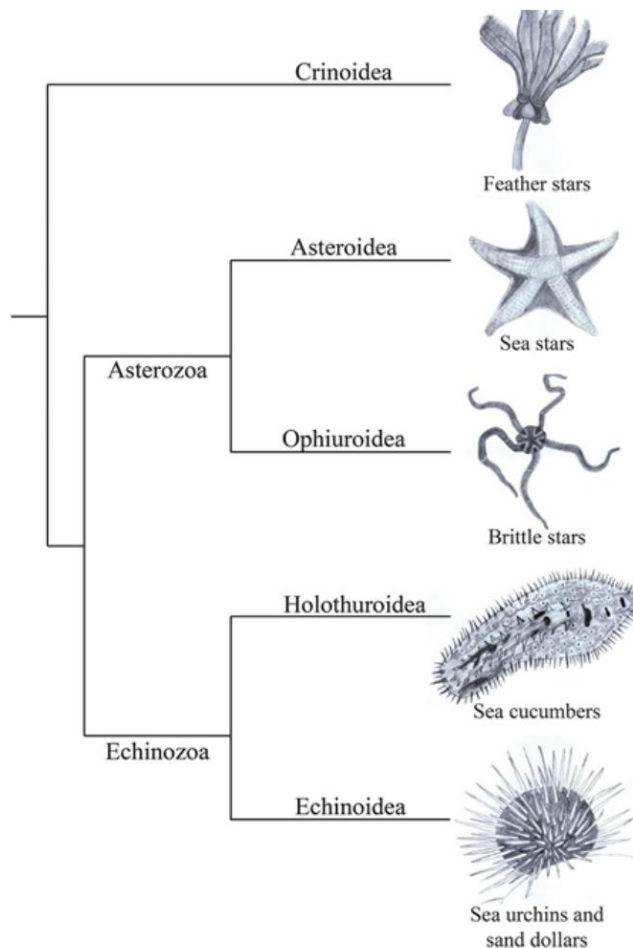


Figure 2: Arbre phylogénétique et représentants de l'embranchement des Echinodermes (Reich et al. 2015 modifiée).

I.1.3 Morphologie

Dans leur variabilité les cinq classes d'échinodermes, sont selon Koehler (1921) ; Samyn et al. (2006) et Margulis (2009) réunis par quatre caractéristiques uniques, qui les distinguent des autres invertébrés :

- 1) La symétrie pentaradiée (d'ordre 5), bien que parfois cette caractéristique soit masquée par une symétrie bilatérale (comme le cas des concombres de mer) ;
- 2) Leur endosquelette constitué de nombreuses plaques calcaires (sclérites / spicules) ;
- 3) Le système aquifère, également connu sous le nom de système ambulacraire. Ce système est composé d'un réseau de canaux internes interconnectés avec des prolongements externes. Cette particularité est absente chez tout autre groupe animal et joue un rôle central dans la locomotion et la nutrition de ces animaux ;
- 4) Enfin, leur tissu conjonctif, extrêmement flexible, qui leur permet de modifier volontairement et rapidement leur rigidité ;
- 5) La capacité de régénérer leurs organes internes et ou externes

I.1.3.1 Asteroidea

Les Astéries sont caractérisées par un corps aplati et des radius allongés ; ce qui leurs offre une forme d'une étoile généralement à 5 bras ou des multiples de 5, déposés régulièrement autour d'un axe et soudés à l'insertion au disque. La longueur des bras peut dépasser 10 fois le rayon du disque, ou bien très courts formant un pentagone. La bouche et l'anus (quand il existe) se trouvent au centre du disque et en opposition (sur la face ventrale et dorsale respectivement).

La face dorsale constituée de plaques calcaires parties irrégulièrement recouvertes de tégument. Elles portent des épines, des granules ou des pédiculaires. La madréporite aussi se trouve sur la face dorsale. Sur la face ventrale 5 rangés de podia s'étalent de la bouche à l'extrémité des bras.

La cavité cœlomique des bras est occupée chacun par une paire de saecum hépatique allongés et ramifiés s'insérant sur l'estomac remplissant ainsi la cavité du disque, et par une autre paire de gonades qui sont connectées à l'extérieur par 5 orifices génitales dorso-interradiares (**Figure 3**) (Koehler 1921). Pour les femelles ce dernier est nommé : Oviducte et pour les mâles c'est spermiducte (Benzait 2020).

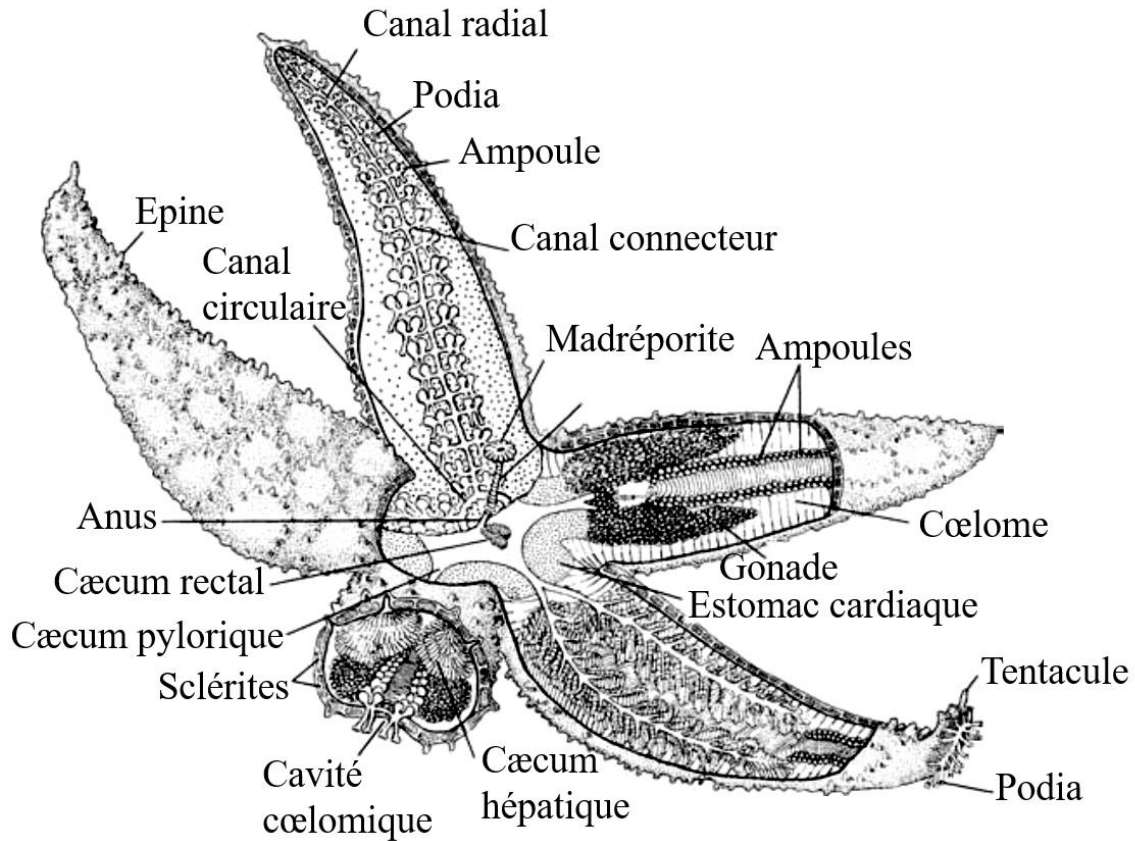


Figure 3: Anatomie externe et interne des  toiles de mer (Margulis 2009 modifi e).

I.1.3.2 Ophiuroidea

Les Ophiures pr esentent une organisation anatomique simple (**Figure 4**), elles ont un disque aplati de forme arrondie, pentagonale ou  caill e et cinq bras solides, minces, flexibles, parfois ramifi s, et distincts contrairement aux  toiles de mer, en aucun cas sont soud s avec le disque. Les bras peuvent  tre lisses ou  pin s, reposant sur une rang e interne de vert bres ambulacraires fusionn s, sans sillons ambulacraires, avec des podia r duits   de petites papilles, ils sont maintenus par quatre s ries longitudinales de plaques ou boucliers calcaires. Le nombre des  pines varient de 1   15 par articulation, leur longueur diminue du centre   la p riph rie (l' pine centrale soit la plus longue), les plus ventrales   savoir les  cailles tentaculaires sont g n ralement immobiles d'une forme et aspect diff rent des autres. La face dorsale du disque peut  tre couverte de granules, plaques ou d' pines et contient 5 paires de boucliers radiaux qui s'ins rent   la base de bras. Sur la face ventrale, le disque est souvent couvert de granules ou d'une membrane. Les bras s'encastrent dans le disque et s' tendent jusqu'aux coins de la bouche, avec la totalit  de leurs composants, sur le cot  de chaque bras une ou deux fentes g nitales s'incarnent. Au centre du disque, la bouche s'installe compos e de 5 m choires sous forme de triangle, couvert par des papilles orales et

II. Zone d'étude

menues de rangés verticales de dents à l'intérieur, elle est entourée par 5 boucliers oraux, dont une est plus grande, déformé et traversé par un pore constituant la madréporite, le bouclier oral est bordé de chaque côté par un bouclier adoral (Koehler 1921 ; Hyman 1955 ; Margulis 2009).

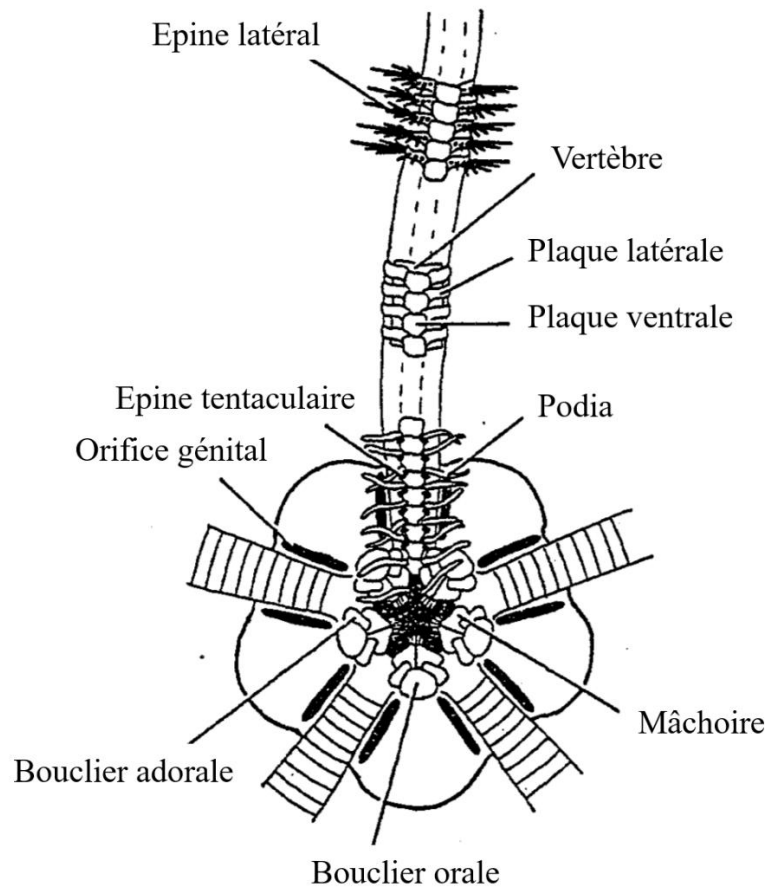


Figure 4: Anatomie externe des ophiures (Lefebvre 1999 modifié).

Tous les organes internes des ophiures (**Figure 5**) sont portés dans le disque dont la majorité de l'espace interne est occupé par le sac digestif, dépourvue d'anus, 5 paires de gonades au niveau des poches interradiales et étroitement accolées à ce dernier, connectés à l'extérieur par des orifices génitaux (Hendler 1991 ; Lefebvre 1999).

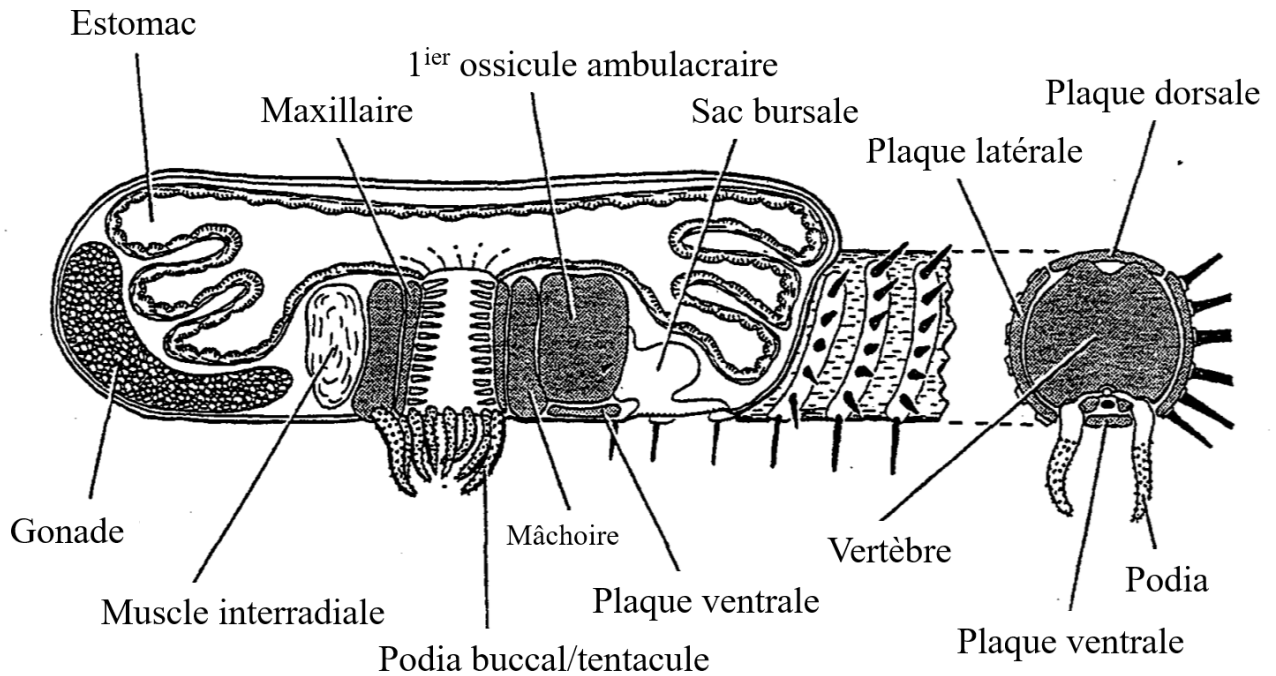


Figure 5: Anatomie interne des ophiures (Lefebvre 1999 modifié).

I.1.3.3 Holothuroidea

Les holothuries ont un corps vermiforme, très flexible, la bouche et l'anus sont situées aux deux pôles opposés, leurs symétrie pentaradié est masquée par une symétrie bilatérale selon l'axe bucco-aboral (**Figure 6**). La face ventrale appelée trivium est constituée de rangés de podia et la face dorsale appelée bivium est constituée de papilles, le nombre des rangés varie selon le taxon. La bouche, entourée d'un cercle de 8 à 30 tentacules. Les papilles et les tentacules sont des podia modifiés constituant avec les podia, les cinq canaux radiaires, la ou les vésicules de poli et les canaux de sable le système aquifère, également appelé ambulacraire. Ce dernier contrôle la respiration, la locomotion et la réception sensorielle (Koehler 1921 ; Littlewood et al. 1997 ; Samyn et al. 2006). Les holothuries ne possèdent pas de squelette évident, il est réduit à une couronne calcaire péripharyngienne appelée l'anneau calcaire et des corpuscules calcaires appelés sclérites incrustés dans la paroi corporelle. Le premier est formé d'une alternance de plaques radiales et interradiales, il constitue un cadre mécanique pour les tentacules. Les deuxièmes se montrent sous différentes formes : plaques perforées, rigoureuses et symétriques, lisses ou munies d'aspérités, de tubercules de bâtonnets droits ou arqués, simples ou ramifiés, pleins ou perforés. Les deux sont caractéristiques et peuvent définir et classer les espèces (Hyman et al. 1955 ; Samyn et al. 2006 ; Pawson et al. 2010 ; Mezali 2013 ; Mezali et al. 2020 ; Mezali et al. 2021).

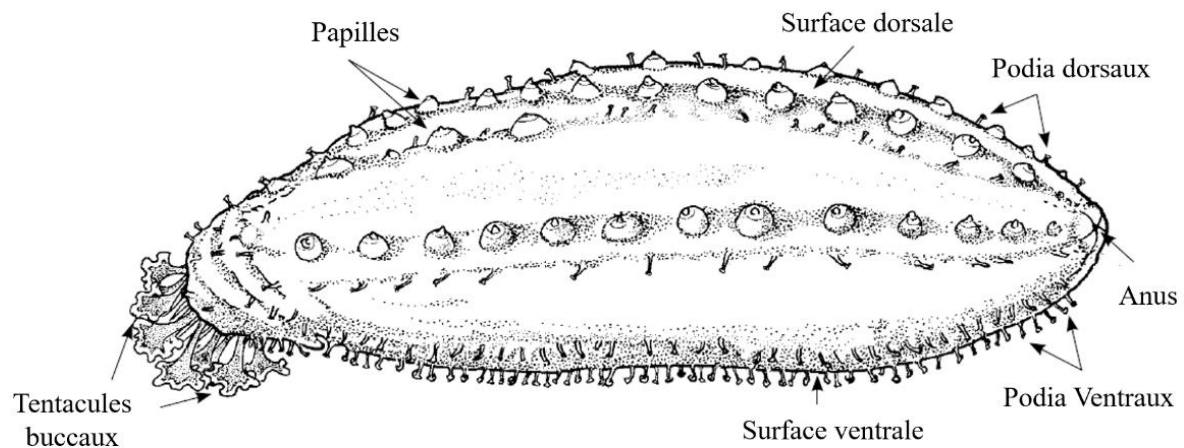


Figure 6: Morphologie externe des holothuries (Purcell et al. 2012 modifiée).

A l'intérieur du corps (**Figure 7**) cinq bandes musculaires radiales longitudinales s'étalent à l'intérieur du tégument de l'anneau calcaire (sur la face orale) jusqu'au cloaque (sur face anale), ces muscles compensent l'absence du squelette. La cavité cœlomique des holothuries est remplie de liquide cœlomique et occupée par la plupart des organes à savoir le tube digestif, les arbres respiratoires, les gonades et parfois les tubes de Cuvier (Samyn et al. 2006).

Les arbres respiratoires sont sous forme de système arborescent apparié composés de tubules ramifiés, occupant la partie postérieure de la cavité cœlomique, ils sont connectés à l'extérieur par un conduit sur la partie terminale de l'intestin et aérés par des mouvements de pompage du cloaque (Pawson et al. 2010).

Le tube digestif est sous forme d'un conduit qui fait une boucle en partant de la bouche vers l'arrière, puis vers l'avant, puis de nouveau vers l'arrière pour se terminer à l'anus (Koehler 1921). Les tentacules interviennent chez certains groupes dans la collecte des nutriments, l'œsophage est soutenu par l'anneau calcaire (Samyn et al. 2006). Le tube digestif se divise en trois parties : foregut c'est la première partie après l'œsophage, responsable du stockage des sédiments, Midgut responsable à la digestion et l'absorption des nutriments et hindgut sert à éliminer les pelotes fécales. Les parties terminales (Foregut et Hindgut) sont reliées à la paroi du corps par des mésentères. En plus de la digestion et l'absorption, le tube digestif peut également stocker les lipides et les protéines, pour les utilisées pendant la période reproductive (Mezali 2008 ; Mezali et Soualili 2013 ; Belbachir et al. 2014 ; Belbachir 2018). Le système reproducteur des holothuries se compose d'une seule gonade sous forme d'une ou deux touffes de tubules ramifiés. Connectées à la colonne d'eau par un gonopore placé au mésentère dorsal gauche (Conand 1989 ; Miller 2017). Les tubes de cuvier, s'insèrent sur la paroi du rectum, sous forme d'un faisceau de tubules très

II. Zone d'étude

fines, cylindriques, allongés de coloration blanche à jaune blanchâtre, en cas de nuisance ou de danger l'holothurie expulse brusquement les tubules de cuvier en déchirant le cloaque. Au milieu extérieur ces tubules deviennent plus volumineux et très glutineuses de telle sorte qu'ils adhèrent fortement à tous les corps étrangers et peuvent emprisonner des animaux (Koehler 1921).

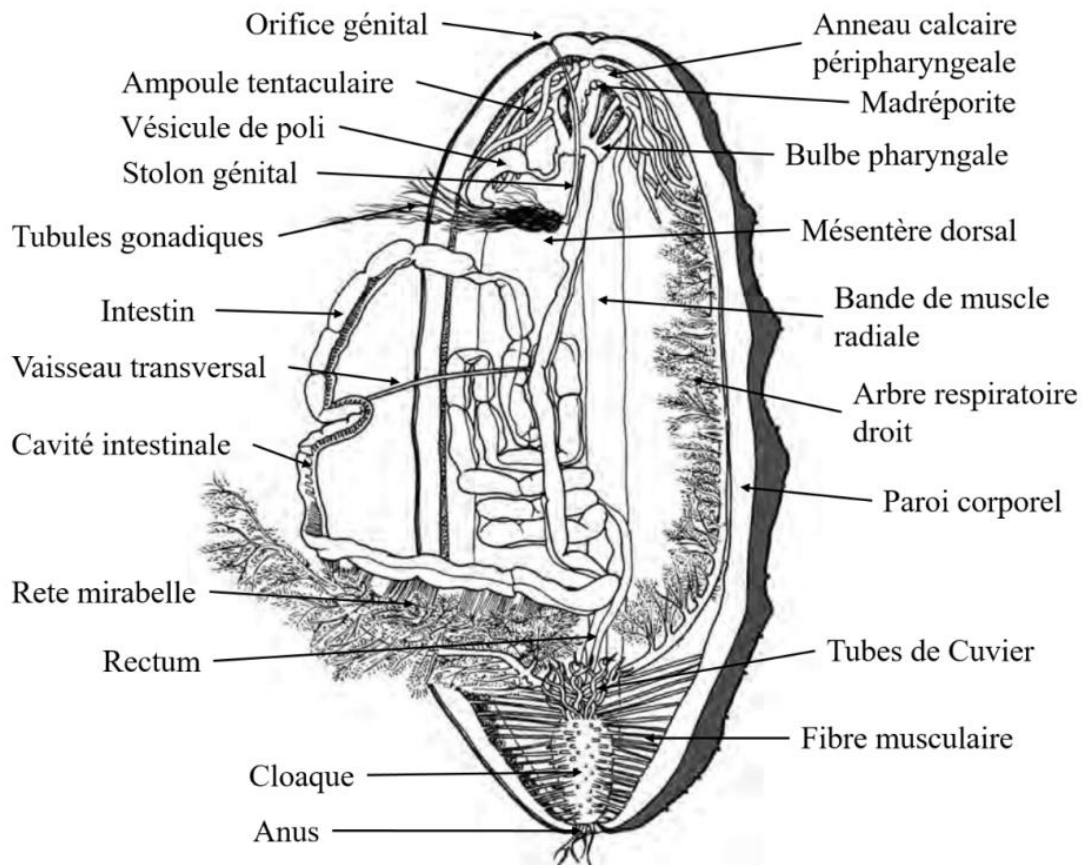


Figure 7: Anatomie interne des holothuries (Purcell et al. 2012 modifiée).

I.1.4 Répartition et habitat

Les échinodermes sont des organismes exclusivement marins, qui ne supportent pas les faibles teneurs de salinité (Massin et Vanden Spiegel 1990 ; Fisher 1987 ; Mezali 2008). Ils habitent tous les écosystèmes marins, aux différentes latitudes, des tropiques aux régions polaires et dès la zone intertidale aux zones hadales (Massin et Jangoux 1976 ; Conand 1994 ; Conand, 2006 ; Samyn et al. 2006 ; Purcell et al. 2016).

I.1.4.1 Asteroidea

Les astéroïdes comme tous les échinodermes sont présents à toutes les profondeurs, dans tous les océans du monde, mais c'est dans les régions tropicales de l'Atlantique et de l'Indopacifique qu'ils sont les plus diversifiés. En effet il existe un gradient descendant de diversité latitudinal vers les

II. Zone d'étude

pôles, avec toutefois une richesse plus faible dans l'Arctique que dans l'Antarctique (Blake 1990 ; Mah et Blake 2012). Les étoiles de mer préfèrent les habitats difficiles, ils rampent sur les rochers, coralligènes et les coquilles des mollusques, certaines espèces ont une affinité sciaphile, ils sont donc rencontrés sous les surplombs et parfois dans les grottes tandis que d'autres préfèrent vivre dans les fonds sableux ou vaseux (Tortonese 1965 ; Ruppert et Barnes 1994). Elles se tiennent toujours sur leur face ventrale appliquée contre le fond, la locomotion s'effectue à l'aide des pieds ambulacraires (Koehler 1921), certaines espèces effectuent des mouvements très longs pour se déplacer sur le fond, d'autres adaptent l'enfouissement dans les sédiments fins (Fish et Fish 1989).

I.1.4.2 Ophiuroidea

Les ophiures sont bien figurées dans l'infralittoral et s'étendent jusqu'aux grandes profondeurs, habitant souvent les fonds caillouteux, graveleux, hétérogènes où s'enfouissent dans le sédiment fin ou envasés, parmi les algues, dans les crevasses et sous les pierres comme une réponse négative à l'exposition à la lumière combinée à un degré élevé de stéréotropisme positif. Les ophiures sont très actives et lorsqu'ils sont dérangés, ils se déplacent rapidement de manière caractéristique sans ou avec une mineur intervention du système ambulacraire. Grâce à leurs bras longs et flexibles, les ophiures sont bien adaptées pour s'attacher à d'autres animaux, et en particulier l'ordre Euryalida qui sont habituellement trouvés enroulés autour de cœlentérés coloniaux (Hyman 1955 ; Fish et Fish 1989 ; Lefebvre 1999).

I.1.4.3 Holothuroidea

Les holothuries sont généralement benthiques à l'exception de certaines Elaspodida qui sont pélagiques (Conand 1994). Ils sont plus fréquents dans les fonds à substrat meuble à la surface ou enfuit dans le sédiment d'une manière temporaire ou permanente, mais ils peuvent être rencontré dans les fonds à substrat durs (Mezali 2008) sur les roches, les anfractuosités, les récifs coralliens ou en épibioses sur des végétaux tel que l'herbier à *Posidonia oceanica* ou des invertébrés (Francour 1989 ; Conand 1994 ; Mezali et al. 2006 ; Belbachir et al. 2014 ; Belbachir 2018). Les océans Indien et Pacifique Ouest constituent les hotspot et le refuge principal (où la diversité est importante) des holothuries (Conand 1990). Les Holothuriida, une partie de Persiculida et Synallactida sont essentiellement présents dans les zones tropicales, alors que les Dendrochirotida sont plus fréquents dans les régions tempérées (Conand 1994 ; Purcell et al. 2012). Bien que les holothuries sont relativement sédentaires, ils se déplacent en rampant sur le fond (Purcell 2017) et ils peuvent même effectuer de grand mouvement en rétractant leur muscles corporels (Conand 1991 ; Purcell et al. 2016), certaines espèces tempérées peuvent effectuer des migrations

bathymétriques ou saisonnières pour se reproduire (Francour 1989) d'autres présentent des rythmes nycthémeraux marqués (phototactisme négative) ou bien un comportement d'enfouissement associé à l'alimentation (Levin 1982 ; Muscat 1983 ; Conand 1994).

I.1.5 Nutrition

I.1.5.1 Asteroidea

Les étoiles de mer sont des consommateurs polyvalents qui figurent dans divers groupes trophiques. Ils sont considérés comme des prédateurs, herbivores et détritivores (Mah et Blake 2012). En effet leur régime alimentaire varie en fonction de la disponibilité locale de proies (Tickell et al. 2022) néanmoins, elles sont considérées comme des carnivores, extrêmement voraces, qui se nourrissent d'un large éventail d'invertébrés tel que les oursins, les mollusques bivalves mort ou vivants (Koehler 1921) et certaine espèce peuvent même effectuer le cannibalisme (Fish et Fish 1998).

L'alimentation des étoiles de mer peut avoir lieu par voie intra-orale ou extra-orale, ce dernier est la plus courante (Jangoux et Lawrence 1982), où l'individu retourne les lobes de l'estomac par la bouche pour englutir et avaler la proie (Fish et Fish 1989). La digestion s'effectue dans le lobe stomacal extensible, qui se rétracte et se replie dans le corps une fois qu'il a capturé sa proie. Les étoiles de mer, lorsqu'elles se nourrissent de bivalves, plient leur corps autour des deux valves, utilisent leurs podia pour tirer dans des sens opposées, ce qui incite le bivalve à s'ouvrir. À ce moment, l'étoile de mer évagine son sac stomacal (lobe), qui s'introduit entre les coquilles, entoure l'huître, puis la digère. (Koehler 1921).

I.1.5.2 Ophiuroidea

Selon Keledjian (2014) et Fish et Fish (1989) le comportement alimentaire des ophiures est relativement mystérieux, elles adoptent toutes les stratégies alimentaires possibles : omnivores opportunistes, suspensivores, détritivores, déposivore et prédatrices voraces. Les formes carnivores se nourrissent principalement sur des proies vivantes, qu'elles l'introduisent à l'aide de leurs bras (Koehler 1921). Les ophiures ont tendance à ingérer le matériel du fond avec leur alimentation, selon Hyman (1955) leurs contenus stomacaux se composent de 75 à 90 % du matériel de fond y compris des détritus, des diatomées, des foraminifères, des dinoflagellés, des Tintinnina, etc., entremêlés de quelques proies animales, en particulier des polychètes et de petits crustacés, moins souvent de jeunes échinodermes, des bivalves et d'autres mollusques. L'alimentation des espèces suspensives consiste à capter la matière organique de la colonne d'eau et dans la direction des courants par les bras, leur régime alimentaire se compose essentiellement

II. Zone d'étude

de phytoplancton (Diatomées et dinoflagellés) et de matières détritiques organiques (Lefebvre 1999).

I.1.5.3 Holothuroidea

Le régime alimentaire des holothuries varie en fonction de leur environnement. Ils adaptent selon leur physiologie alimentaire deux stratégies : ils peuvent être suspensivores c'est-à-dire s'alimenter sur les particules en suspension dans la colonne d'eau ou dépositives en se nourrissant sur la matière organique déposée sur la couche superficielle du fond marin (Hyman 1955 ; Jangoux et Lawrence 1982).

Les suspensivores utilisent leurs tentacules pour collecter les nutriments uniquement de la colonne d'eau et jamais du substrat, les tentacules adhèrent les particules alimentaires par deux mécanismes : le premier consiste à piéger physiquement/ mécaniquement les particules alimentaires entre les branches des tentacules et transportés jusqu'au pharynx et la fermeture de la cavité buccale autour du stem garantit la rétention des aliments dans le pharynx lorsque le tentacule est retiré. Le deuxième mécanisme qui est le principal consiste à coller les particules alimentaires sur les bourgeons tentaculaires à l'aide d'une matière adhérente qu'ils les secrètent (Smith 1983 ; McKenzie 1987 ; Purcell et al. 2016 ; Pierrat et al. 2022). La capture des particules nutritif peut être passive ou active, dans la première l'holothurie collecte les nutriments suspendus dans la colonne d'eau, la deuxième l'holothurie génère des microcourants par ses tentacules pour remettre les nutriments en suspension (Singh et al. 1998). Les suspensivores ingèrent des plantes microscopiques tel que les diatomées, dinoflagellés et les algues unicellulaires et filamenteuses, des animaux tels que des protozoaires, des nématodes, des ostracodes, des copépodes, des cnidaires, des larves et des particules détritiques (Pawson et al. 2010).

La plupart des holothuries sont des dépositives, ils ingèrent la matière organique déposées sur le fond, ou avalent le sédiment superficiel chargé de détritiques non vivants et de micro-organismes associés (Singh et al 1998 ; Bouland et al. 1982). Les dépositives captent les nutriments en utilisant les mêmes mécanismes (physiques et chimiques) que les suspensivore (Smith 1983). Les dépositives se nourrissent des plantes (Algues, magnoliophytes, phytobenthos) mortes, vivantes, ou en décomposition et des micro-organismes, tel que : les bactéries, diatomées, protozoaires, cyanophycées, foraminifères, les épiphytes sur les feuilles de *Posidonia oceanica*.

Puis ils excrètent le sable débarrassé de ses éléments organiques sous forme de pelotes fécales. (Belbachir et al. 2014 ; Purcell 2017 ; Belbachir et Mezali 2018 ; Belbachir et Mezali 2020 ; Elakkermi et al. 2021).

I.1.6 Reproduction sexuée

I.1.6.1 Asteroidea

Les étoiles de mer adoptent différentes stratégies de reproduction notamment la reproduction sexuée, asexuée et l'hermaphrodisme. La majorité des étoiles de mer sont des espèces gonochoriques, qui se reproduisent sexuellement par fécondation externe. A l'exception des femelles couvantes les étoiles de mer ne présentent aucun dimorphisme sexuel. (Hyman 1955 ; Lawrence 1987 ; Fish et Fish 1989 ; Chia and Walker 1991 ; Hendler et al. 1995 ; Benítez-Villalobos et Martinez-Garcia 2012). Ils renferment cinq paires de gonades sous formes de touffes de tubules ou de branches des grappes étalées dans la partie proximale des bras, pendant l'accouplement les mâles appliquent leur face orale sur la face aborale des femelles avec alternance des bras. Les étoiles de mer présentent un cycle de reproduction annuelle dont la ponte s'effectue généralement pendant le printemps ou l'été dans les zones tempérées et tropicales (Hyman 1955). Après fécondation les étoiles de mer développent une larve planctonique connue sous le nom de bipinnaria (**Figure 8b**). Cette dernière se déplace librement pendant plusieurs semaines dans la colonne d'eau ensuite elle développe des bras courts, munis de cellules adhésives, que l'on appelle larves brachiolaires. La brachiolaria (**Figure 8A**) se fixe temporairement au substrat et se métamorphose en une minuscule étoile de mer. Chez certains astérides, le stade bipinnaria ou brachiolaria sont absents, les femelles couvent leurs œufs dans leur poche stomacale, chambres de couvaison ou sur la surface dorsale jusqu'au stade juvénile (Hyman 1955 ; Lawrence 1987 ; Fish et Fish 1989 ; Chia and Walker 1991 ; Hendler et al. 1995 ; Pearse et al. 2009).

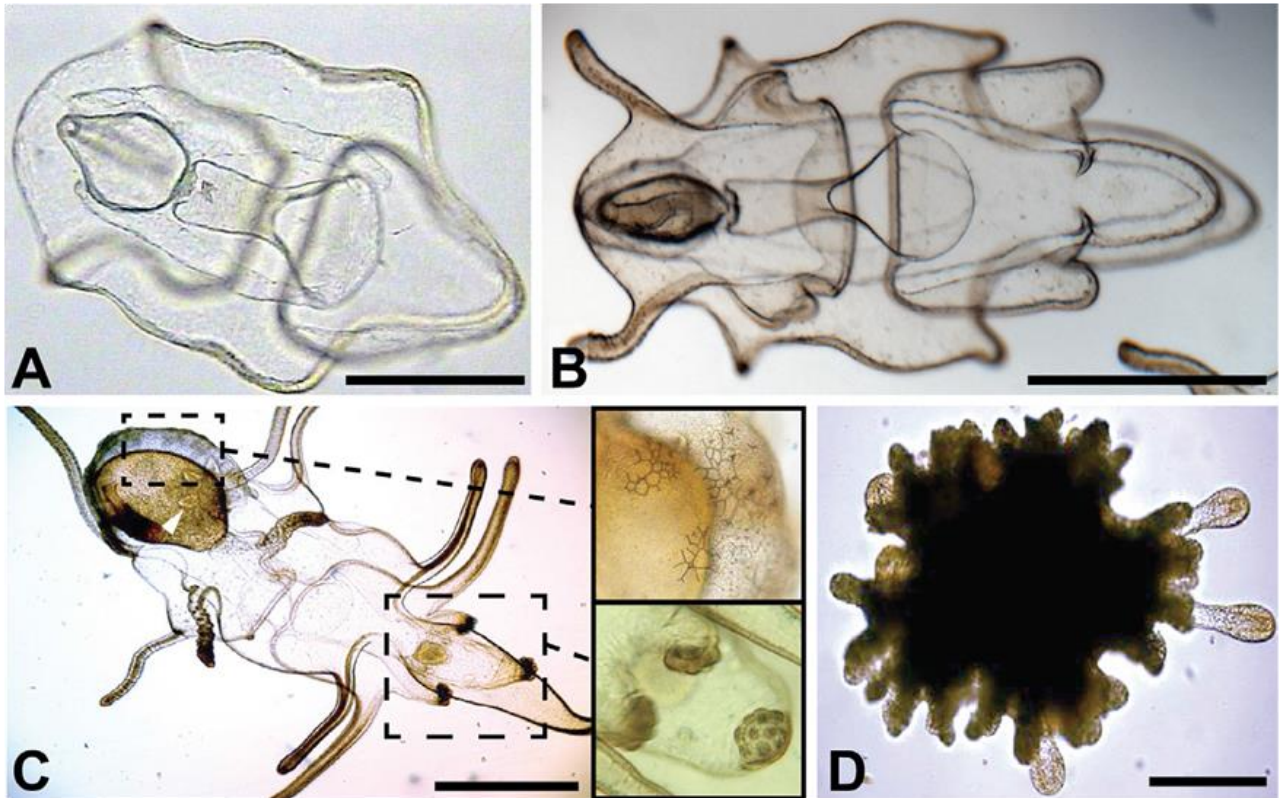


Figure 8 : Stades larvaires des étoiles de mer. A : Bipinnaria précoce ; B : Brachiolaria précoce ; C : Brachiolaria ; D : juvénile. Barre d'échelle : A= 200µm ; B = 400µm ; C = 1000µm ; D = 300µm (Hodin et al. 2019).

I.1.6.2 Ophiuroidea

Dans la plupart des espèces le sexe est séparé (gonochorique), sans dimorphisme sexuelle à l'exception des femelles couvantes et certaines espèces tel que *Ophiodaphne scripta* et *Ophiosphaera insignis* où les males sont plus petits que les femelles. La fécondation est externe (Hyman 1955 ; Fish et Fish 1989), néanmoins il existe un faible taux d'hermaphrodisme estimé de 1-2%, les gonades des ophiures se composent de petits sacs cœlomiques attachés à la paroi des bourses génitales, généralement près des fentes génitales ou directement sur les parois des fentes. Le nombre et la disposition des gonades variant en fonction des espèces. Il peut y avoir une seule (grosse) gonade, deux par bourse dont une s'attache sur le côté radial et l'autre sur le côté inter-radial, ou bien un amas de petites gonades disposées en grappes ou en rangés (Pandian 2018). Les ophiures larguent ses gamètes directement dans l'eau de mer (ou sous les roches) à travers les bourses génitales, Pendant la ponte, l'ophiure a tendance à se lever sur ses bras contre le substrat pour frayer (Hyman 1955). Les espèces des eaux profondes et chaudes peuvent se reproduire de manière continue. La reproduction est généralement saisonnière (printemps et été) dans les régions tempérées, tandis qu'elle est plus étendue sous les tropiques (Borges et al. 2009).

II. Zone d'étude

Le stade larvaire gastrula chez les ophiures apparait après 2 à 3 jours de la fécondation, ensuite la larve développe des bras et devient un pluteus (**Figure 9A**), cette dernière continue à se métamorphiser en ophiopluteus (**Figure 9B**) en développant les bras le squelette calcaire, le système digestif (Fenaux 1963). En fonction de la nutrition, il existe trois types de larves chez les ophiures, une larve qui se nourrit dite planctotrophe, une autre qui ne se nourrit pas (ou facultativement) dite lécithotrophe et la larve vitellaria qui est obligatoirement lécithotrophe et c'est la forme larvaire non alimentaire la plus courante (Borges et al. 2009 ; Hodin et al. 2019).

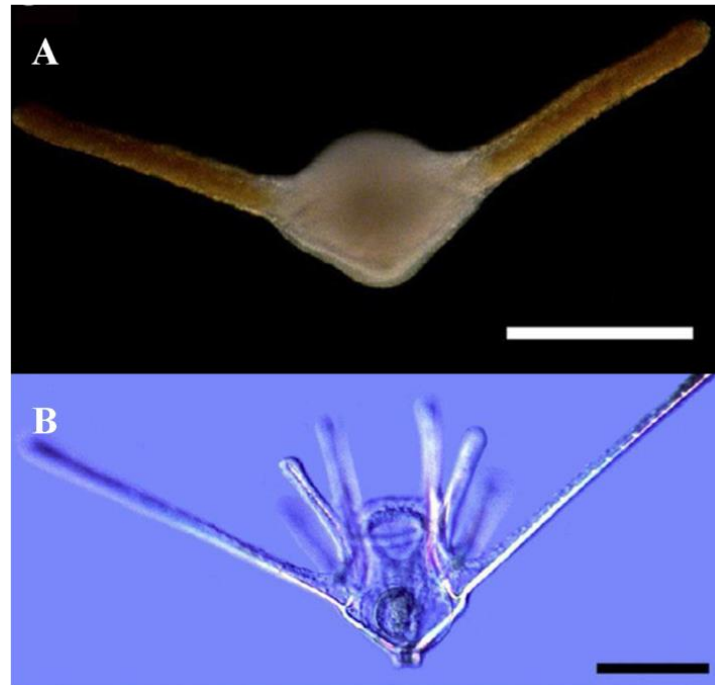


Figure 9: Stades larvaires des ophiures. A : pluteus ; B : ophiopluteus. La barre d'échelle = 100µm (Hodin et al. 2019 modifiée).

I.1.6.3 Holothuroidea

Les holothuries sont majoritairement gonochoriques (Herrero-Pérezrul et al. 1999 ; Marquet et al. 2017) sans dimorphisme sexuelle externe (Mezali et al. 2014) à l'exception des espèces couvantes (les femelles), néanmoins certains cucummaridés sont des hermaphrodites, Pour ces formes chaque tubule produit à la fois des ovules et des spermatozoïdes ou bien certaines ramifications produisent des spermatozoïdes et d'autre des ovules, généralement en même temps (Hyman 1955). Les gonades changent ces caractéristiques durant le cycle de reproduction à savoir la taille, le nombre de ramifications, la couleur, et l'aspect (**Figure 10**). La gamétogenèse durant le cycle de reproduction passe par plusieurs étapes : ça débute par le développement / croissance, où les gonades commencent à produire des gamètes. Puis la maturation où, les gamètes chargent de plus en plus les tubules gonadiques. Au stade mature les gonades sont mûres et prêtent à se libérer.

II. Zone d'étude

Durant la ponte les gonades libèrent les gamètes dans le milieu extérieur, les géniteurs ont tendance à se mettre en « L ». Après la ponte les gonades rentrent dans une phase de repos biologique ou de récupération. (Conand 1989 ; Ramafofia et al. 2000 ; Navarro et al. 2012 ; Rakaj et al. 2019 ; Sliman-Tamacha et al. 2019 ; Tahri et al. 2019 ; Mezali et al. 2022)

Le cycle de reproduction des holothuries est souvent lié aux facteurs environnementaux tel que la température, la photopériode et disponibilité des aliments (Hamel et al. 1993 ; Cameron et Fankboner 1989 ; Ramofafia et al. 2000). Les espèces des zones tempérées pondent généralement entre le printemps et l'été (Navarro et al 2012 ; Mezali et al. 2014 ; Sellam et al. 2017 ; Tolga Tolon et Engin 2019 ; Slimane-Tamacha et al. 2019 ; Mezali et al. 2022). En revanche, les espèces tropicales se reproduisent sur des périodes plus longues tout au long de l'année (Abdel-Razek et al. 2005 ; Muthiga et al. 2009 ; Omar et al. 2013).

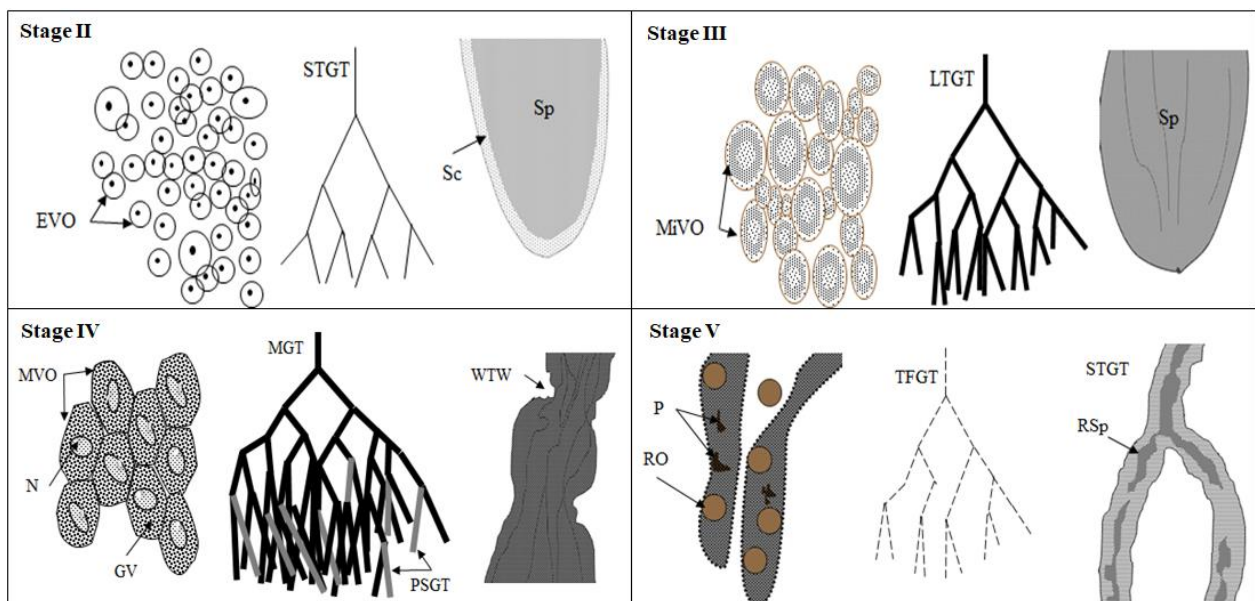


Figure 10: Schématisation des aspects macroscopique et microscopique de développement des tubules gonadiques d'*H. sanctori* pendant les différents stades de maturité sexuelle : Stade II : Croissance ; Stade III : Maturité ; Stade IV : Pré-ponte gamétique ; Stade V : Post-émission gamétique. EVO : ovocytes vitellogènes précoces ; STGT : tubules gonadiques courts et fins ; Sp : spermatozoïdes ; Sc : spermatocytes ; MiVO : ovocytes mi-vitellogènes ; LTGT : tubes gonadiques longs et épais ; MVO : ovocytes vitellogènes matures ; N : noyau ; GV : vésicule germinale ; MGT : tubules gonadiques matures ; PSGT : tubules gonadiques partiellement frayés ; WTW : paroi tubulaire plissée ; P : phagocytes ; RO : reliques des ovocytes ; TFGT : tubules gonadiques fins et flasques ; STGT : tubules gonadiques courts et minces ; RSp : reliques des spermatozoïdes (Mezali et al. 2022).

II. Zone d'étude

Après la fécondation la larve des holothuries passe par plusieurs stades : uricularia, doliolaria et pentactula (**Figure 11**) avant la métamorphose et colonisation. Au stade uricularia (après environ 72h) les larves sont capables de se nourrir en développant une bouche, un œsophage, un cloaque fonctionnel et de se déplacer par une bande flagellée qu'elle l'utilise pour l'alimentation et la locomotion. Durant le stade doliolaria la larve change de comportement, passant d'une larve planctonique à une larve benthique et les tentacules apparaissent. Le stade pentactula est caractérisé par l'apparition de podia et le développement de cinq tentacules primaires (Hyman 1955 ; Samyn et al. 2006 ; Laguerre et al. 2020).

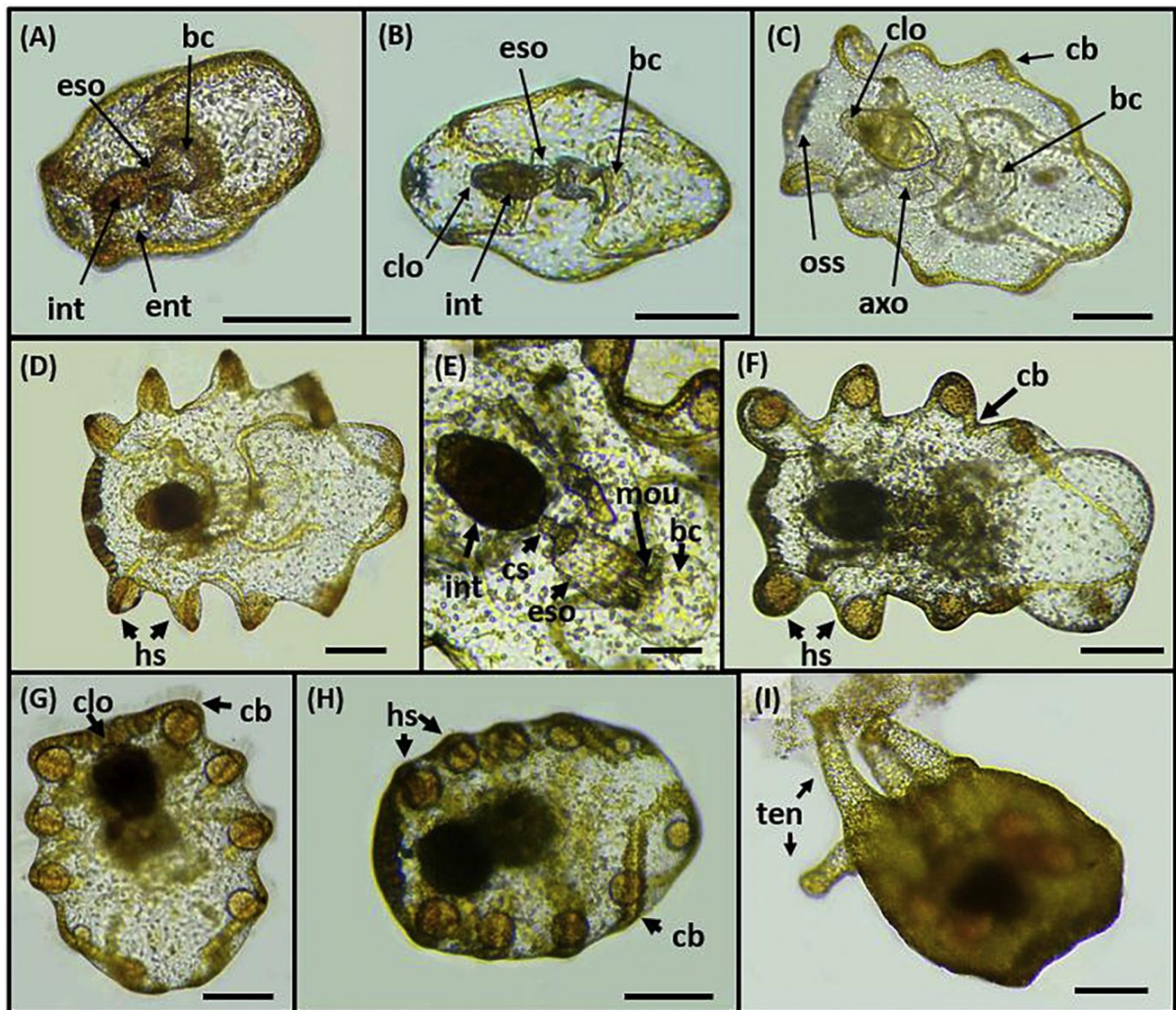


Figure 11: Stades larvaires des holothuries. A : auricularia nouvellement éclos ; B : auricularia précoce ; C : Auriculaire moyen ; D-F. Auricularia tardif ; G : Doliolaria précoce. H : Doliolaria. I : Stade pentactula.int : intestin ; bc : cavité buccale ; eso : œsophage ; ent : entérocoeles ; clo : cloaque ; oss : sclérites ; axo : axohydrocoel ; cb : band ciliaire ; hs : sphère hyaline ; mou : bouche ; cs : sphincter cardiaque ; dix : tentacules. Barres d'échelle = 200 µm (Laguerre et al. 2020).

I.1.7 Reproduction asexuée

Chez les échinodermes la reproduction asexuée se produit par plusieurs processus à savoir la fissiparité, l'autotomie et le bourgeonnement (au stade larvaire des holothuries, astérides et d'échinides), ces méthodes sont bidirectionnelles, c'est-à-dire que l'animal coupé en deux se développe en deux individus fonctionnels, ces méthodes permet aux organismes d'éviter les risques liés à la reproduction sexuée et d'économiser les ressources et le temps (Sköld et al. 2009 ; Pandian 2018)

I.1.7.1 Asteroidea et Ophiuroidea

Chez les Asteroidea et les Ophiuroidea, il existe trois méthodes de scission distinctes. Dans la première un seul sillon se forme d'un côté du disque, qui progresse ensuite à travers le disque jusqu'à ce que l'étoile de mer soit divisée en deux fragments. Dans la deuxième méthode le sillon se forme sur deux interradius plus ou moins opposés, puis un étirement conduit à la séparation des deux fragments, cette méthode est la plus distinguée chez les ophiures. Le sillon se forme dans la troisième méthode au centre du disque, définissant le plan de fission (Pandian 2018).

I.1.7.2 Holothuroidea

Chez les holothuries la fissiparité se produit couramment durant la période chaude de l'année (Hyman 1955) généralement au milieu du corps chez la plupart des espèces en produisant deux parties postérieures et antérieures (Conand 1995). Après la fission, la partie antérieure du corps complétée par la bouche et les tentacules, ainsi que la partie postérieure avec l'anus, se régénèrent sans organes internes, tels que l'intestin et l'arbre respiratoire, pour devenir de nouveaux individus (Toscano et Cirino 2018).

I.1.8 Importance écologique et économique

I.1.8.1 Asteroidea

Les étoiles de mer constituent un élément crucial dans l'écosystème benthique, ils jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes avec ses interactions trophiques en tant que prédateurs clé de voute contrôlant les populations des autres organismes, qui eux-mêmes ont un effet important sur les écosystèmes (Mah et Blake 2012 ; Bernay-Alfonzo et al. 2017 ; Le Bourg 2020). Les espèces omnivores contrôlent la diversité, la répartition et l'abondance des micro-organismes dans le sédiment marin (Rahman et al. 2018).

Les étoiles de mer font l'objet de nombreuses recherches récentes pour deux raisons la première s'agit de leurs molécules bioactives d'excellentes propriétés pharmacologiques notamment les

II. Zone d'étude

stéroïdes, les glycosides stéroïdiens, les anthraquinones (contre les pigmentations), les alcaloïdes, les phospholipides, les peptides et les acides gras. Ces constituants chimiques présentent des activités cytotoxiques, hémolytiques, antivirales, antifongiques et antimicrobiennes qui peuvent avoir donc des implications importantes pour la santé humaine (Ivanchina et al. 2017 ; Malyarenko et al. 2017 ; Dong et al. 2011 ; Kicha et al. 2015 ; Rahman et al. 2018 ; Crespo-Pereira et al. 2021). La deuxième raison c'est son pouvoir régénératif de ses membres et son système nerveux central (Ben Khadra et al. 2015 ; Ben Khadra et al. 2018).

Les étoiles de mer dans leurs diversités sont collectées depuis 1960 pour être utilisés comme des bibelots (petits objets décoratifs), dans le design, ornementation les aquariums, vendue comme souvenirs aux estivants et dans certaines cultures, malgré une éventuelle toxicité, ils sont consommés (Bos et al. 2008 ; Benítez-Villalobos et Martinez-Garcia 2012 ; Garcia-Cisneros et al. 2016 ; Rahman et al. 2018).

I.1.8.2 Ophiuroidea

Les ophiures constituent une composante majeure de la faune benthique, en dominant la mégafaune. Elles sont présentes dans tous les habitats marins, occupent divers niveaux trophiques et présentent diverses stratégies de dispersion (Byrne et al. 2005 ; Stöhr et al. 2012 ; Alitto et al. 2018). Ce qui permet aux ophiures d'avoir un impact significatif sur l'écologie des communautés benthiques par l'utilisation, la transformation (recyclage) et la redistribution de la matière organique, en augmentant les taux de bioturbation et en étant un maillon important des chaînes alimentaires locales (Summers et Nybakken 2000).

Les ophiures filtreuses tel que *Ophiocomina nigra* et *Amphiura filiformis* sont très sensibles à l'eutrophisation, elles constituent un bioindicateur potentiel dans la surveillance de la qualité de l'écosystème côtiers (Blanchet-Aurigny 2012).

Les ophiures sont rarement collectées par les humains, cependant, des espèces d'*Ophioderma* sont vendues pour décorer et nettoyer les aquariums (Stöhr et al. 2012), ou bien utilisées comme appât de pêche artisanale. Elles sont également capturées accidentellement dans les engins de pêche tels que les chaluts et les filets.

I.1.8.3 Holothuroidea

Les holothuries sont des invertébrés benthiques qui jouent un rôle clé dans le turn over (minéralisation) de la matière organique et l'oxygénation les fonds marins (Mangion et al. 2004 ; Navarro et al. 2012 ; Toscano et Cirino 2018) en améliorant ainsi la productivité du benthos, ils augmentent l'alcalinité de l'eau de mer et le carbone inorganique dissous, ce qui tamponne

II. Zone d'étude

localement l'acidification des océans. Les concombres de mer constituent un habitat naturel de plus de 200 espèces symbiotes parasites et commensaux issus de sept phylums (Purcell et al. 2016). Ils participent aussi dans l'amélioration de la qualité des sédiments hypertrophiques dans les zones côtières en réduisant leur teneur en ammonium (Isgoren et Gunay 2007). Le concombre de mer constitue un élément important dans la chaîne alimentaire en occupant différents niveaux trophiques. Ils jouent un rôle important en tant que psammivores et détritivores. On les considère souvent comme le groupe de détritivores le plus important des faunes récifales (Samyn 2006).

Sur le plan pharmaceutique les holothuries présentent de potentiel médicinal pour l'être humain, en raison des molécules bioactives qui y renferment à savoir : les sulfates de chondroïtine, sulfates de fucane, les polysaccharides et les glycosides triterpéniques (saponines) (Ismail et al. 2008 ; Omran et Allam 2012 ; Marchese et al. 2020 ; Mecheta et al. 2020 ; Khodja et al. 2024). Ces molécules ont une activité antibactérienne, antifongique, antiparasitaire, anti-inflammatoire, anticoagulante, antitumorale, antioxydante et antivirale (Bondoc et al. 2013 ; Caulier et al. 2016 ; Pangestuti et al. 2018 ; Mecheta et al. 2020).

Sur le plan économique, plus de 70 espèces de concombres de mer sont commercialisés dans le monde entier depuis plus de 1000 ans (Pawson et al. 2010 ; Hartati et al. 2021). Les marchés asiatiques sont les premiers importateurs du concombre de mer, parce qu'ils constituent à la fois un met délicat et remèdes traditionnels dans les communautés d'Asie et du Moyen-Orient. (Purcell et al. 2012 ; Hartati et al. 2021). Sur l'échelle méditerranéenne le concombre de mer est exploité en Turquie, Espagne, Grèce, Italie, Algérie et au Portugal, généralement le produit est destiné aux marchés asiatiques avec une consommation locale limitée (Purcell et al. 2012 ; 2016 ; González Wangüemert et al. 2016, 2017 ; Mezali et Slimane-Tamacha 2020). Auparavant, seulement les espèces à valeur marchande élevée, tel que *Holothuria scabra*, étaient ciblées, mais à présent et après l'épuisement des stocks des espèces précieuses la demande s'étend même ceux de faible valeur (Purcell et al. 2012 ; Hartati et al. 2021).

Le principal produit consommé du concombre de mer est le tégument bouilli et séché, connue sous le nom de teripang/trepang, "bêche-de-mer" ou "gamat". La production mondiale totale de concombres de mer en 2015 était à 71,1 000 tonnes. L'Indonésie est le premier pays producteur de concombres de mer, avec une production de 8 509 tonnes soit 24,14 % du marché mondiale du concombre de mer, tandis que la Chine est le premier importateur. Le prix de la bêche de mer est compris entre 2,443 et 8,509 USD/tonne, (Purcell et al. 2012 ; Purcell 2017 ; Hartati et al. 2021).

I.1.9 Pressions anthropiques

I.1.9.1 Asteroidea

Les étoiles de mer sont vulnérables à l'élévation de températures, l'acidification des océans et à la pollution, ils sont également menacés par la collecte excessive pour le commerce des objets artisanaux (Micael et al. 2009 ; Rahman et al. 2018 ; Hue et al. 2022 ; Tickell et al. 2022). En Brésil la récolte d'*Echinaster guyanensis* a provoqué un déclin drastique de la population, l'espèce est considérée comme menacée la collecte est interdite (Mariante et al. 2010). En tant que prédateurs clé de voute ou omnivore, ils contrôlent l'abondance, la distribution et diversité des autres organismes (Mah et Blake 2012 ; Bernay-Alfonzo et al. 2017 ; Le Bourg 2020), la diminution dans leur abondance affecte directement l'écosystème par exemple la prolifération les moules qui constituent la première proie des étoiles de mer menace la biodiversité de l'écosystème en envahissant les biotopes et les ressources alimentaires en faveur des autres organismes (Rahman et al. 2018).

I.1.9.2 Ophiuroidea

Selon Blanchet-Aurigny (2012) la pollution organique et la surpêche des poissons plats prédateurs des ophiures provoquent l'augmentation de la biomasse des ophiures telle que *A. filiformis*. Ils sont également sensibles à la pollution chimique (Newton et McKenzie 1995), microplastique (Fang et al. 2018) et l'acidification des océans (Hue et al. 2022). La perturbation des populations des ophiures (diminution / augmentation) peut avoir une cascade d'effet direct ou indirect sur le fonctionnement de l'écosystème marin et le déclin des autres populations à intérêt commerciale et écologique (Keledjian 2014).

I.1.9.3 Holothuroidea

La surexploitation des holothuries continue à réduire les stocks d'holothuries dans les tropiques (Anderson et al. 2010 ; Domínguez-Godino et al. 2015) ce qui accroît de plus en plus la menace d'extinction des espèces de grande valeur. Les signes d'épuisement des stocks d'holothuries se sont manifestés par une diminution de la production, une réduction de la taille, une zone de pêche plus éloignée et plus profonde et l'augmentation du nombre d'espèces nouvellement introduites dans le marché asiatique (Purwati 2005 ; Purwati et al. 2010 ; Hartati et al. 2021).

La surexploitation des holothuries suscite des inquiétudes car ces espèces remplissent des fonctions écologiques importantes au sein des écosystèmes. Cette surexploitation est susceptible de réduire la qualité du sédiment, le taux de recyclage des nutriments, la capacité des écosystèmes à lutter contre l'acidification des océans, la biodiversité des organismes associés et le transfert de

matière organique du détritus vers les niveaux trophiques supérieurs. (Purcell et al. 2016 ; Purcell 2017).

I.2 Aperçu sur la spéciation

I.2.1 Notion d'espèce

L'espèce est considérée comme l'unité fondamentale d'évaluation dans différents domaines tel que l'écologie (Blanchet-Aurigny 2012 ; Ahmed 2009), la systématique et la phylogénie (Mezali 2008 ; Boissin 2011 ; Weber 2015). Bien que le concept d'espèce semble simple, cependant il reste toutefois assez complexe, notamment du fait que la caractérisation des nouvelles espèces repose à présent sur une taxonomie "intégrative". Selon Weber (2015) il existe plus de 27 notions d'espèces différentes. Au début la définition d'une espèce reposait sur le concept typologique de Linné (1735) où le degré de ressemblance des critères morphologiques entre les individus reflète leur degré de parenté, sans prenant en considération la plasticité phénotypique (possibilité de variations entre individus). En 1942 Mayr a introduit un nouveau concept, c'est le concept populationnel ou biologique où « L'espèce est une communauté interféconde de populations, reproductivement isolées d'autres populations ». Mais les espèces asexuées et l'hybridation entre espèces sont écartées de ce concept, en plus il n'est pas applicable en paléontologie.

De nombreux autres concepts sont ensuite apparus tel que le concept écologique qui définit l'espèce comme un ensemble d'organismes qui occupent, dans la nature, une niche écologique spécifique (VanValen 1976), le concept évolutif selon lequel une espèce est une lignée de populations ancestrales qui maintient son identité par rapport aux autres lignées et qui a ses propres tendances évolutives et sa propre histoire (Wiley 1978), le concept phylogénétique qui repose sur l'identité génétique et l'ancêtres communs (Cracraft 1983).

Actuellement aucun concept d'espèce ne peut s'appliquer à toutes les espèces mais plutôt une approche multiple rapportant plusieurs preuves convergeant reste nécessaire pour établir les limites entre espèces proches et les différents concepts d'espèce représentent un stade différent de la séparation (De Queiroz 2007).

I.2.2 Modes de spéciation

Les variations morphologiques et biologiques des organismes vivants représentent le reflet d'un ensemble de processus, qui agissaient en fonction de temps et d'espace. Les processus biologiques incluant l'isolement reproductif peuvent être évalués en considérant trois échelles : l'espace le temps et le changement. La spéciation est donc l'ensemble de processus évolutifs par lequel de

II. Zone d'étude

nouvelles espèces biologiques émergent. (Avisé 2000 ; Coyne et Orr 2004 ; Muths 2006). Parmi les processus de spéciation ce qui suit :

- 1) **La spéciation allopathique** ; c'est la forme la plus courante, il se produit lorsque des populations d'une même espèce sont physiquement isolées les unes des autres, souvent en raison de barrières géographiques telles que des montagnes, des rivières... etc. (**Figure 12**), ou des océans. L'isolement géographique limite le flux génétique entre les populations, et des différences génétiques s'accumulent au fil du temps, conduisant à des espèces distinctes. Quand les deux populations entrent en contact, le degré d'isolement reproductif peut varier, s'il est total, la spéciation est accomplie. En cas d'isolement partiel, la sélection naturelle renforce l'isolement reproductif (Turelli et al. 2001 ; Servedio et Noor, 2003).
- 2) **La spéciation sympatrique** : où des barrières reproductives entre individus évoluent sans qu'il y ait de barrières physiques évidentes. Des facteurs tels que des préférences de reproduction différentes, des changements alimentaires ou des niches écologiques spécifiques peuvent contribuer à l'isolement reproducteur entre les populations (Muths et al. 2010). Ces deux modes de spéciation se différencient donc par la géographie et par la possibilité de flux de gènes entre les taxa durant le processus de spéciation.
- 3) **La spéciation parapatrique** : c'est un mode intermédiaire entre les deux précédents, où les populations en voie de divergence occupent des zones géographiques contiguës, mais il existe des zones de chevauchement où l'hybridation peut se produire de manière limitée (Mackenzi 2000).
- 4) **La spéciation péripatrique** : Elle se produit lorsque quelques individus d'une population migrent vers un nouvel habitat isolé et évoluent séparément du reste de la population d'origine. La petite population isolée peut subir des changements génétiques rapides (Funk et Omland 2003 ; Servedio et Noor 2003).

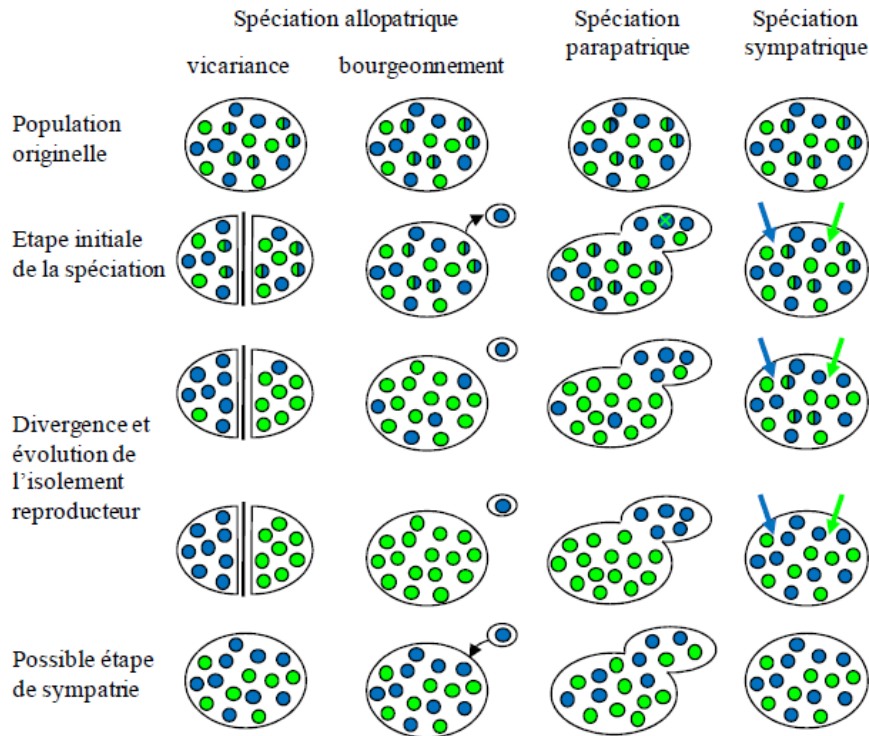


Figure 12: Représentation schématique des modes de spéciation. Les individus représentés par des cercles. Les deux populations sont colorées en vert et en bleu, et les cercles bicolore indiquent les individus hybrides. Les flèches illustrent l'effet de la sélection divergente (Tellier 2013).

Le concept de spéciation est largement accepté dans la communauté scientifique, cependant, il est important de noter que la nature complexe de l'évolution signifie que différents mécanismes peuvent interagir de manière variée dans différents contextes. Par conséquent, des processus mixtes peuvent se produire.

I.2.3 Les espèces cryptiques

Les espèces cryptiques ou bien les espèces jumelles (sibling species) font référence à des organismes qui sont morphologiquement semblables ou presque identiques, classiquement assignées à une seule espèce nominale, mais qui sont génétiquement et écologiquement déferentes (Bickford et al. 2007 ; Chenuil et al. 2019 ; Paugy 2020 ; Jourdan et al. 2023 ; Miglietta et Pruski 2023).

Le milieu marin offre un environnement propice au développement des espèces cryptiques (Boissin et al. 2008 ; Calvo et al. 2009 ; Krebs et al. 2010 ; Boissin et al. 2011 ; Modica et al. 2013 ; Weber et al. 2015 ; Durand et Borsa 2015 ; Marzouk et al. 2017 ; Deville et al. 2023 ; Miglietta et Pruski 2023) en raison de plusieurs facteurs, notamment la nature du milieu marin. En effet l'absence de barrières physiques et l'homogénéité du milieu marin limitent la spéciation, la

II. Zone d'étude

difficulté d'accès au milieu marin, la non maîtrise de méthodes d'échantillonnage et de conservations des échantillons de diverses nature constituent ainsi des obstacles à la compréhension et la maitrises de ces espèces (Weber et al. 2014).

L'apparition des espèces cryptiques, est associée à plusieurs facteurs tels que : les signaux liés à la reproduction, qui ne sont pas de nature visuelle, mais plutôt acoustiques ou chimiques, tels que les phéromones, la présence d'une pression de sélection stabilisante de certaines caractéristiques morphologiques adaptée à un environnement particulier (stase morphologique), les espèces qui évoluent dans un milieu très variable, peuvent avoir une diversité morphologique étendue, et la divergence récente de ces espèces rend difficile l'établissement de diagnostics morphologiques distincts (Bickford et al. 2007 ; Egea 2011).

I.3 Aperçu sur la photoréception

La nature dispose de plusieurs moyens pour détecter la lumière (Wolken 1995). De nombreuses créatures n'ont pas de yeux et pourtant « voient » dans le sens le plus large (Duke-Elder 1958). La photoréception peut en effet s'effectuer sans avoir des structures oculaires proprement dites (yeux). Plus on décent aux échelons inférieurs d'animal la position, la forme et la composition des organes photorécepteurs sont diverses. En effet, ils constituent des structures très complexes chez les vertébrés et les céphalopodes qui possèdent un « camera-type eye » ou les arthropodes qui ont un œil composé. Cependant, d'autres animaux parviennent à percevoir la lumière incidente, bien que leur résolution soit moins précise, grâce à des organes beaucoup plus simples constitués d'une seule cellule. Ces cellules ou photorécepteurs appelés "internes" ou extraoculaires se localisent à l'intérieur des tissus, des ganglions, dispersées sur toute la peau d'un animal ou d'autres structures (Corbière-Tichane 1976 ; Cronin 1988 ; Ullrich-Lüter 2011).

I.3.1 Structure des photorécepteurs

Les cellules photoréceptrices ont une morphologie distincte, elles optent à augmenter leur surface de contact avec la lumière (qui capte la lumière) en élargissant sa membrane plasmique. Ceci est dans une orientation précise pour une efficacité maximale de capture des photons. Les photorécepteurs contiennent des pigments photosensibles (opsines) qui absorbent la lumière (Eakin 1972 ; Corbière-Tichane 1976 ; Cronin 1988 ; Tatler et al. 2000 ; Arendt 2003 ; Arendt et al. 2004 ; Hardie et Postma 2008 ; Lamb et al. 2017 ; Morshedian et Fain 2017 ; Matsuo et al. 2019 ; Musilova et al. 2019 ; Delroisse et al. 2021). Les photorécepteurs chez les animaux se divisent en deux types :

I.3.1.1 Les photorécepteurs ciliaires

Bien que ce genre existe chez les invertébrés mais il se trouve principalement chez les vertébrés, ils sont responsables de la vision des couleurs chez vertébrés et se divise en deux types les cônes et les bâtonnets, chez les invertébrés semble être utilisé comme un détecteur de lumière vive. La caractéristique distinctive de ces photorécepteurs est la présence de cils ou de flagelles qui s'étendent à partir de la surface de la cellule. Ces cils portent souvent des pigments photosensibles qui réagissent à la lumière ils sont donc les responsables à la détection de la lumière (**Figure 13**).

I.3.1.2 Les photorécepteurs rhabdomériques

Ce type de photorécepteur est caractérisé par la structure en "rhabdome", qui est une masse de microvillosités. Ces microvillosités sont riches en pigments photosensibles et sont responsables de la capture de la lumière. Ils ont une orientation parallèle les uns aux autres, très adaptés aux conditions environnementales sous-marines par leurs sensibilités à la polarisation de la lumière, cela signifie qu'ils peuvent détecter non seulement l'intensité de la lumière, mais aussi l'orientation de ses vibrations et ils peuvent régénérer rapidement leurs pigments à la lumière et sans voie enzymatique. Ils sont trouvés couramment chez les arthropodes marins, où la polarisation de la lumière est souvent utilisée comme un indice pour la navigation et la détection des proies (**Figure 13**).

Grâce à l'outil moléculaire, il a été confirmé que les deux types de cellules coexistent chez les annélides, les mollusques, les céphalochordés, les échinodermes, les némertes, les nématodes, les platyhelminthes, les rotifères et les chordés (Arendt 2003, Arendt et al. 2004, Koyanagi et al. 2005, Purschke et al. 2006, Nilsson et Arendt 2008, Arendt 2008, Fain et al. 2010, Ullrich-Lüter et al. 2013).

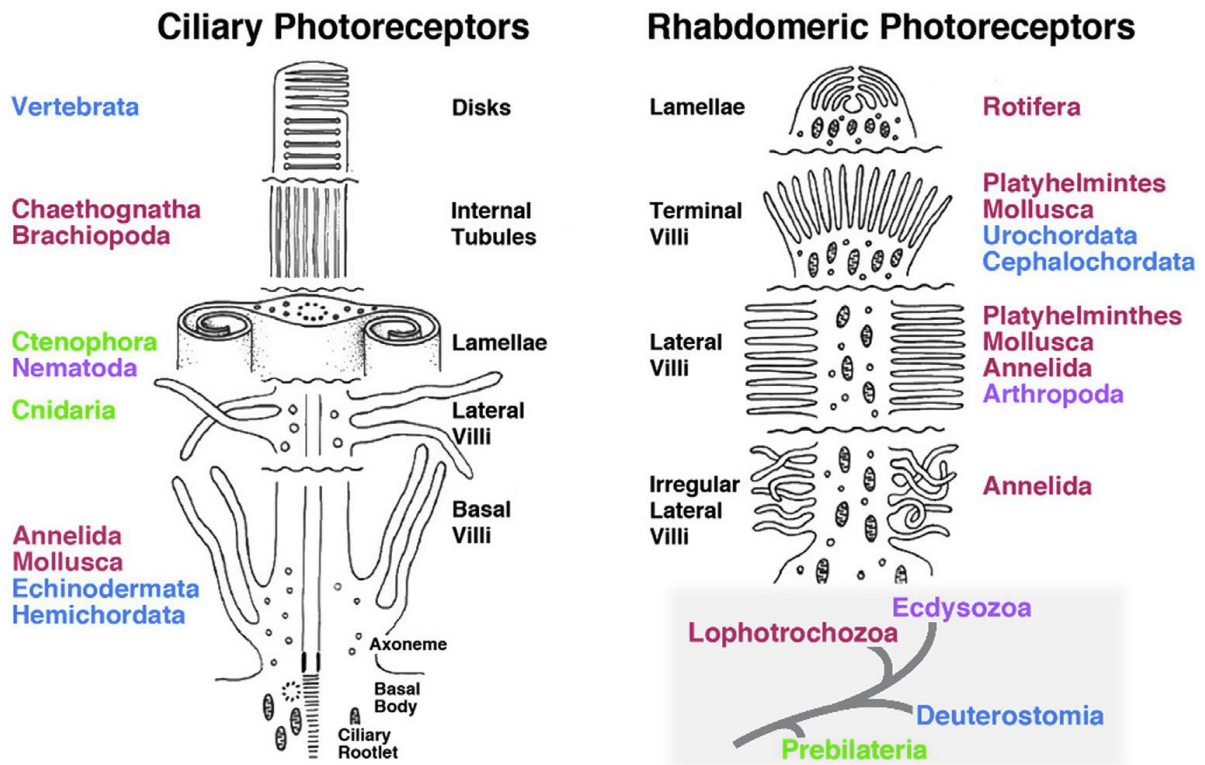


Figure 13: Vue schématique des différents modes d'empilement de membranes se produisant dans les photorécepteurs ciliaires et rhabdomériques (Eakin 1972 modifiée par Hartenstein et al. 2019). Prebilateria (Ctenophora, Cnidaria ; vert), Lophotrochozoa (rouge), Ecdysozoa (violet), Deuterostomia (bleu ; voir en bas à droite).

I.3.2 Photoréception chez les échinodermes

Les recherches sur la photoréception chez échinodermes ont été initiées par Millott (1978). Ils ont été considérés comme peu dotés en organes sensoriels. En particulier, en raison de l'absence des yeux distinctifs, et leur perception de la lumière était considérée comme diffuse ou tégumentaire. Cependant, des études comportementales, morphologiques et moléculaires ont montré que ces organismes possèdent des capacités sensorielles très développées en ce qui concerne la perception de la lumière (Yamamoto et Yoshida, 1978 ; Johnsen 1997 ; Aizenberg et al. 2001 ; Ullrich-Lüter et al. 2011 ; Delroisse et al. 2013 ; Gam et Nilsson 2014 ; Lin et al. 2013 ; Ullrich-Lüter et al. 2013 ; Delroisse et al. 2014 ; D'Aniello et al. 2015 ; Delroisse et al. 2015 ; Delroisse et al. 2016 ; Lowe et al. 2018 ; Sumner-Rooney et al. 2019 ; Liu et al. 2020).

Les étoiles de mer, les oursins et les ophiures constituent les classes, les plus étudiées dans ce contexte en raison de leurs possessions d'un système photorécepteurs très développées. En effet, sur la pointe de chaque bras des étoiles de mer se trouvent des coussins optiques (ocelles ou taches oculaires) constituant une sorte d'œil composé (**Figure 14**) qui facilite l'orientation vers les objets et la résolution spatiale (Garm 2017 ; Lowe et al. 2018). Selon les espèces, chaque coussin optique

II. Zone d'étude

des étoiles de mer (adultes) sont composés de 50 à 300 ommatidies, chacune contenant plusieurs photorécepteurs, cela prend en charge une résolution spatiale comprise entre 8 et 17 degrés (Gam et Nilsson 2013 ; Petie et Garm 2016). En plus, des cinq coussins optiques les étoiles de mer ont un système de photoréception extraoculaire qui contrôle la phototaxie négative et ou positive de ces organismes (Gam et Nilsson 2013 ; Sumner-Rooney et Ullrich-Lüter 2023).

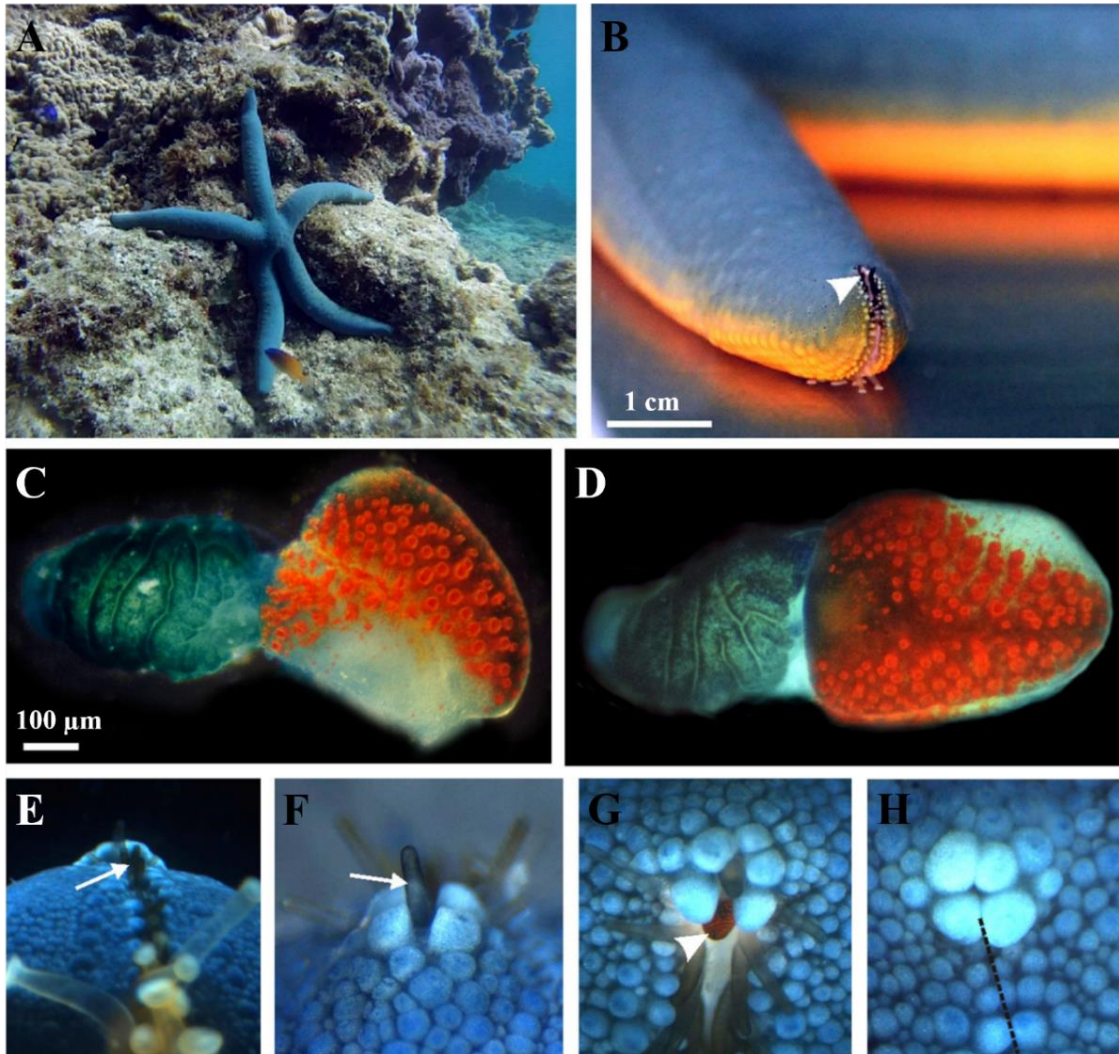


Figure 14: Système visuel de *Linckia laevigata*. A : l'espèce dans son habitat naturel ; B : coussin optique ; C : vue latérale du coussin optique ; D : la symétrie bilatérale du coussin ; E-G : vue sur différents plans montrant le bout du bras ; H : dans le cas de nuisance animal ferme la rainure ambulacérale et retire ces podia (Gam et Nilsson 2013).

Chez les oursins (**Figure 15**) la surface du corps entier fonctionne comme un œil composé, où les photorécepteurs sont diffusés sur tout le derme, le squelette intervient dans la polarisation de la lumière et les sclérites des podia jouent un rôle de collecteur de lumière (Ullrich-Lüter et al. 2011 ; Sumner-Rooney et Ullrich-Lüter 2023).

II. Zone d'étude

Les ophiures (**Figure 15**) présentent une réactivité marquée vis-à-vis de la lumière, elle se manifeste par une forte photonégativité et une variation notable de la couleur corporelle due à la contraction et à l'expansion des chromatophores en réponse à l'environnement lumineux. Il a été proposé que des protubérances calciques sur les plaques des bras (appelées trabécules périphériques élargies) agissent comme des « microlentilles » chez les ophiocomidea. La morphologie et la position des structures squelettiques avec les chromatophores contrôlent la quantité de lumière entrant dans la « microlentille », en réduisant la biréfringence et l'aberration sphérique (Aizenberg et al. 2001).

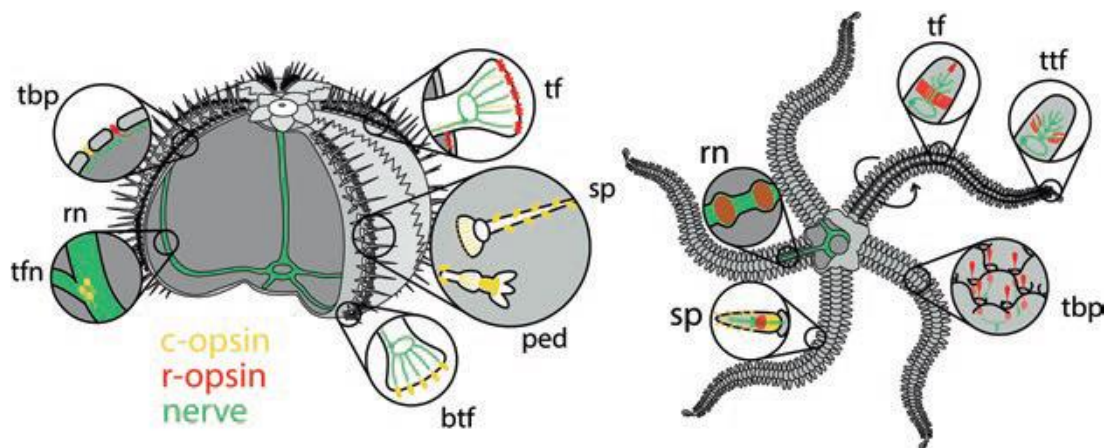


Figure 15: Représentation schématique de localisations des opsines (photopigments) chez les oursins à gauche et les ophiures à droite. Btf : podia buccal ; ped : pédicellaires ; rn : nerf radial ; sp : épines ; tbp : pore trabéculaire ; tf : podia ; tfn : nerf du podia ; ttf : tube terminale du podia (Sumner-Rooney et Ullrich-Lüter 2023).

I.3.3 La photoréception chez les holothuries

Selon Sumner-Rooney et Ullrich-Lüter (2023) peu de choses sont connues à ce jour sur la photosensibilité des holothuries et des crinoïdes. Yamamoto et Yoshida (1978) ont donné une description morphologique des ocelles d'*Opheodesoma spectabilis* qui se localise à la base du stem tentaculaire. Lin et al. (2013) confirment que les individus d'*Apostichopus japonicus* normaux étaient plus sensibles à la lumière intense que les individus albinos, et que ces dernières pouvaient résister à des périodes d'exposition plus longues à une lumière intense. Liu et al. (2020) a signalé que les concombres de mer présentent une sensibilité à la lumière au niveau des tentacules, des podia, des papilles et du tronc du corps, la plus grande sensibilité étant à l'extrémité buccale.

**CHAPITRE II : PRÉSENTATION DE LA ZONE
D'ÉTUDE**

II. Zone d'étude

II.1 Localisation

La collecte des échantillons biologiques destinées à l'étude de la reproduction, la systématique et la photoréception chez les échinodermes est effectuée dans les eaux superficielles ou peu profondes du golf d'Arzew. Dans deux Stations appartenant à la wilaya de Mostaganem à savoir Salamandre et Stidia (Est et Ouest) (**Figure 16**). Les stations Salamandre et Stidia se localisent respectivement à 5 Km et 20 km respectivement à l'ouest du chef-lieu de la wilaya de Mostaganem (Belbachir 2018), dans le secteur ouest de la côte algérienne. La station de Salamandre fait partie de la commune de Mostaganem, elle est limitée au nord par la mer Méditerranée, à l'Est par la commune de Ben Abd El Malek Ramdane, à l'Ouest par la commune de Mazaghrane et au Sud par les communes de Ain Boudinar, Kheir Eddine, Sayada et Hassi mamache. Quant à la station de Stidia, cette dernière est limitée au nord par la mer méditerranée, à l'Est la commune de Mazaghrane, à l'Ouest par la commune de Fornaka et au Sud par la commune d'Ain Nouissy. Les stations de prélèvement sont connues par leurs accessibilités et leurs richesses en échinodermes (Belbachir 2018 ; Elakermi et al. 2021) raisons pour lesquelles elles ont été choisies dans cette étude.

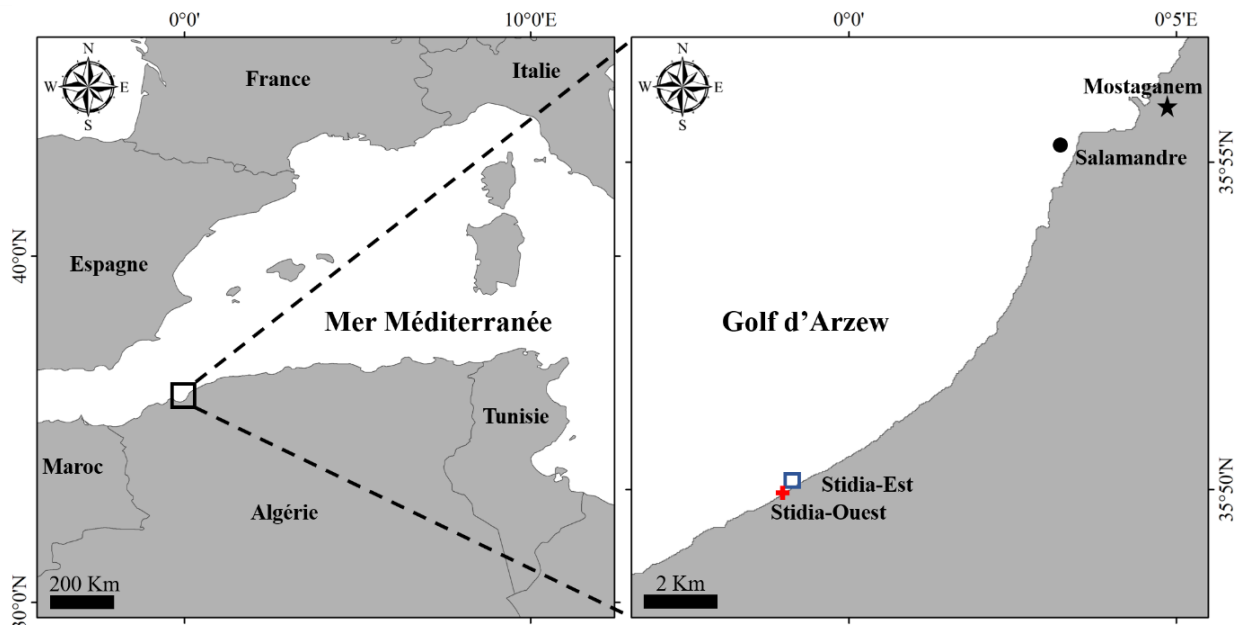


Figure 16 : Situation géographique des trois stations d'étude dans le Golf d'Arzew (Salamandre, Stidia Est et Stidia Ouest).

II.2 Contexte géomorphologique

Les stations de prélèvement se trouvent à l'ouest de la wilaya de Mostaganem. Le littoral de cette dernière s'étale sur une lanière côtière de 124 km, limité à l'Est par la plage Bahara (36,334115 ; 0,740163) et à l'Ouest par Oued El Mecta (35,788934, -0,114248). La frange littorale de Mostaganem est caractérisée par la présence de dunes mobiles, dunes consolidées, de plaines de

II. Zone d'étude

sable et de falaises. Selon Badji (2014) et Senouci (2022) la composition lithologique du littoral de Mostaganem (**Figure 17**) est caractérisée par une alternance de deux unités lithostratigraphiques à savoir :

Les alluvions continentales du Quaternaire : des formations géologiques récentes correspondent aux compositions limoneuses et/ou sableux argileux ;

Les nappes de flysch : des formations allochtones du Crétacé Supérieur, elles correspondent à des dépôts mis en place par des courants de turbidité dans l'ancien océan téthysien (Bouillin 1986 ; Badji 2014).

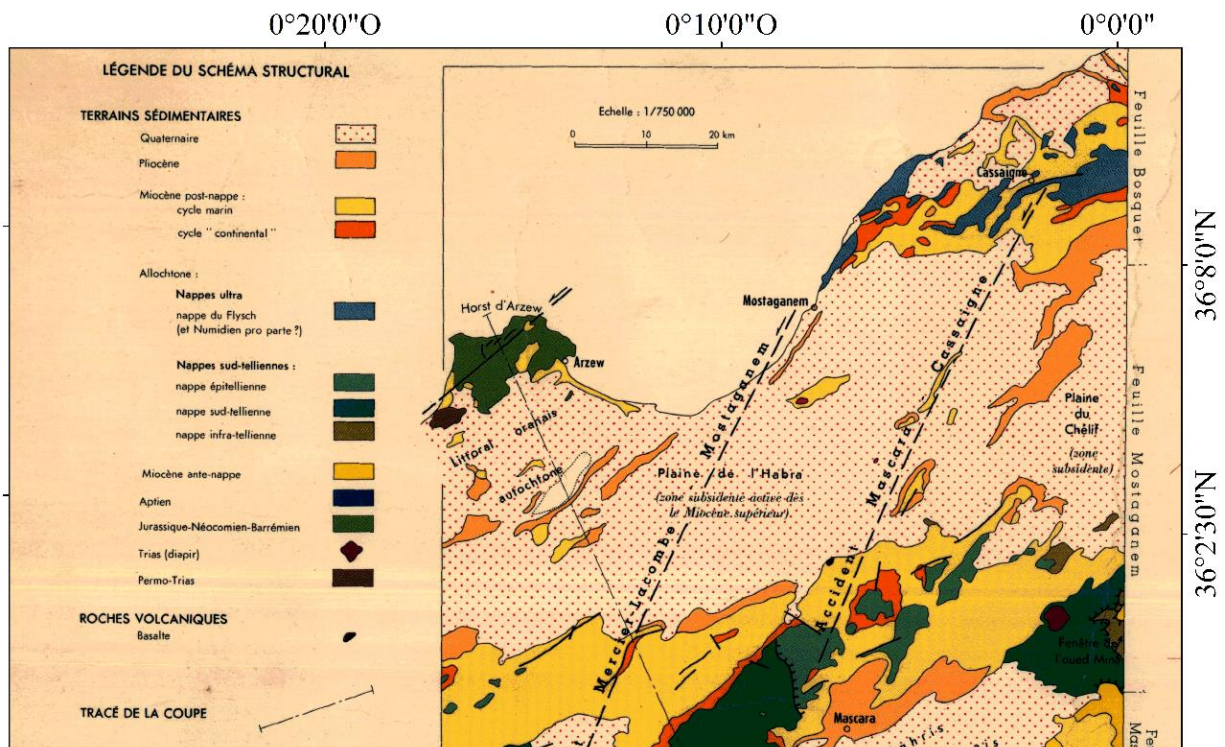


Figure 17 : Carte montrant la composition lithologique du littoral de Mostaganem (ANAT 2005, modifié).

II.3 Contexte climatique

A partir des données climatiques extraites du site « climate.northwestknowledge.net », nous avons tracé le diagramme ombrothermique (**Figure 18**) de la région de Mostaganem sur une période de 29 ans entre 1992 et 2021. Le diagramme montre le cycle annuel de la précipitation et la température dans la zone d'étude. Ce cycle est distinct par deux périodes : la première est chaude, sèche, plus ou moins longue et s'étale sur 7 mois et la deuxième est plus ou moins froide, humide et couvre 5 mois. La région de Mostaganem est donc caractérisée par un climat méditerranéen semi-aride donnant des hivers doux et pluvieux, et des étés chauds sec.

II. Zone d'étude

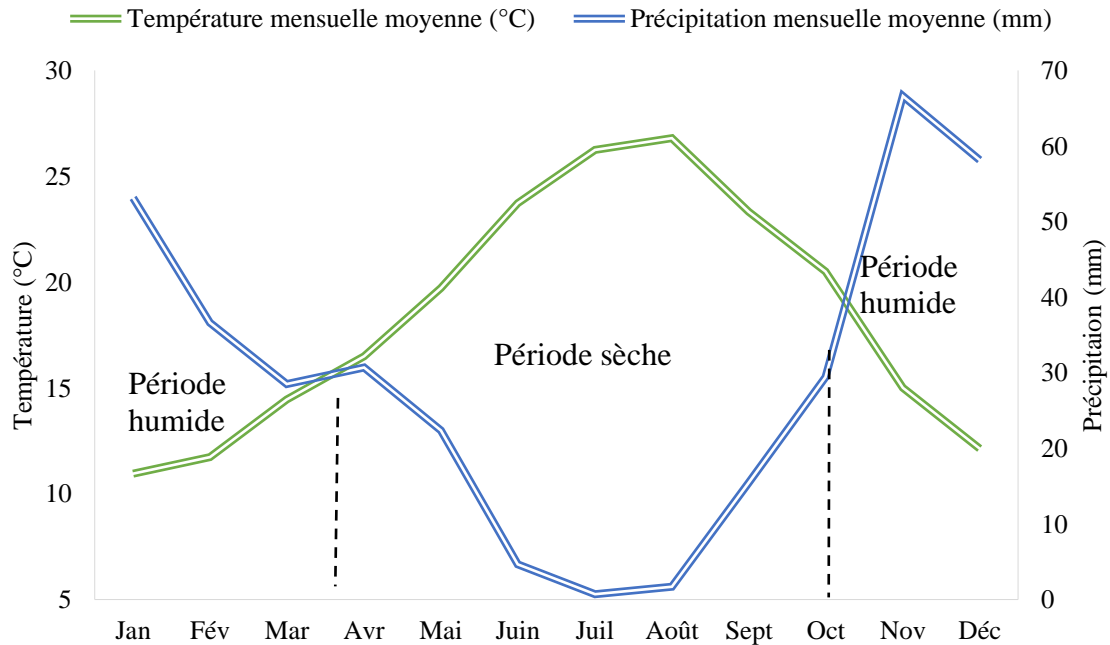


Figure 18 : Diagramme ombrothermique de la région de Mostaganem (1992-2021).

II.4 Pression anthropique

La zone d'étude se situe dans le golf d'Arzew, le réceptacle final de différents types d'effluents (domestiques, agricoles et industriels) (Krachai 2010). Le golf d'Arzew comporte trois ports importants : le port d'Arzew et de Bethioua destiné au transport des hydrocarbures et le port de Mostaganem destiné à la pêche, le commerce et le transport maritime (frêts et passagers). De multiples unités industrielles sont implantées le long du littoral d'Arzew (des unités de production d'Hélium, d'Azote, d'engrais liquides, de gaz industriel, d'emballage, de lait, de pâtes alimentaires et des produits cosmétiques), des complexes pétrochimiques de raffinage (05 complexes de liquéfaction, une raffinerie, un complexe de production de méthanol et résines, un complexe d'ammoniac,... etc.), une centrale électrique SONELGAZ de capacité 960MV, un complexe de la papetière (CELPAP) (Krachai 2010 ; Belbachir et al. 2019).

Selon Senouci (2022), le littoral Mostaganemois présente un potentiel touristique important renfermant seize (16) Zones d'Expansion et Sites Touristiques (ZESTs) s'étalant sur 4,34 ha soit 16% de la superficie du littoral. En plus de la pression, issus de l'industrialisation de la partie terrestre, la partie off-shore du littoral du golf d'Arzew connaît ces derniers temps une pressions aquacole considérable avec l'implantation de plusieurs fermes piscicoles et conchylicoles tel que : ORCA, Greenfish et Mosta Daurade.

II.5 L'état général de l'écosystème marin

Les stations d'échantillonnage sont soumises à un courant dominant du secteur nord-ouest (Elakermi et al. 2021). Les houles dominantes arrivent par le Nord-Est, ce qui induit un transit sédimentaire depuis l'Est vers l'Ouest (Quinquis 2017). La station de Salamandre se caractérise par un fond rocheux constitué de blocs artificiel tandis que celle de Stidia est constituée de roches et de plateformes naturelles de nature calcaires interrompue par quelques criques sableuses. Selon Belbachir et al. (2019) la station de Stidia présente des prairies de *Posidonia oceanica* et parfois de *Cymodocea nodosa* qui se développent à partir de 1,5 m de profondeur, une dense couverture algale (Corallinaceae, Ulvaceae, Caulerpaceae, Bonnemaisoniaceae, Codiaceae, Rhodomelaceae) et une faune dominée principalement par les échinodermes (les holothuries, les étoiles de mer et les échinides). La station de Salamandre est une zone portuaire (abrite 355 bateaux de pêche sardinières, palangriers et petits métiers), présentant quelques signes de dégradation et une faible biodiversité, la composition faunistique est caractérisée par une dominance des échinides et d'holothurides (Benzait 2020).

CHAPITRE III : ECOBIOLOGIE DE LA
REPRODUCTION DE L'ÉTOILE DE MER
ECHINASTER SEPOSITUS



III.1 Introduction

Dans ce chapitre nous allons établir le schéma de sex-ratio, de la reproduction et de la gamétogenèse de la population d'*Echinaster sepositus* de Salamandre (Mostaganem) et l'influence des facteurs écologiques tel que la photopériode et la température sur son cycle de reproduction. Pour ce faire des méthodes histologiques et statistiques sont utilisées.

III.2 Matériel et méthodes

III.2.1 Modèle expérimental : *Echinaster sepositus*

Echinaster sepositus (Retzius, 1873) l'étoile de mer rouge, est l'une des étoiles de mer les plus communes en mer Méditerranée (Tortonese 1954 ; Hayward et Ryland 1990 ; Southward et Campbell 2006). Cette espèce existe dans les fonds rocheux à forte présence d'algues Corallinaceae (Villamor et Becerro 2010) et dans les prairies de Posidonies (Debelius et al. 2003). Rencontrée depuis la zone intertidale jusqu'à 250 m de profondeur (Koehler 1921). Les principales proies de cette espèce sont les éponges, les bryozoaires, les ascidies, les huîtres et les juvéniles d'holothuries (Francour 1989 ; Waddell et Pawlik 2000).

III.2.2 Systématique

Règne : Animalia

Phylum : Echinodermata Klein, 1778

Classe : Asteroidea De Blainville, 1830

Ordre : Spinulosida Perrier, 1884

Famille : Echinasteridae Verrill, 1867

Genre : *Echinaster* Müller & Troschel, 1840

Espèce : *Echinaster (Echinaster) sepositus* (Retzius, 1783)

III.2.3 Le choix d'*E. sepositus*

Echinaster sepositus a été choisi dans cette étude, en raison de son importance dans plusieurs domaines tels que l'écologie, la médecine, la pharmacologie et le commerce. En écologie, cette espèce joue un rôle essentiel dans l'écosystème marin autant qu'espèce prédatrice clé de voûte (Bernay-Alfonzo et al. 2017). En médecine régénérative elle intéresse les chercheurs par sa capacité à restaurer et ou à régénérer ces organes et son système nerveux central (Ben Khadra et al. 2015 ; 2018). En pharmacologie, de diverses molécules bioactives ont été isolées d'*E. sepositus* telles que les saponines (Dong et al. 2011 ; Kicha et al. 2015 ; Ivanchina et al. 2017 ; Malyarenko

III. E. sepositus

et al. 2017 Crespo-Pereira et al. 2021). D'autre part, cette espèce présente un intérêt commercial, elle est en effet exposée aux captures directes pour orner les aquariums et vendue comme souvenirs aux touristes (Bos et al. 2008 ; Garcia-Cisneros et al. 2016). Il est donc important d'étudier le schéma de sa reproduction pour comprendre ses caractéristiques biologiques, telles que son cycle de vie, sa distribution, la dynamique de sa population, son écologie et enfin son évolution.

III.2.4 Echantillonnage

L'échantillonnage d'*E. sepositus* s'est effectué entre mars 2014 et février 2015. Environ 21 individus sont collectés au hasard chaque mois, par plongée en apnée, entre 3 et 9 m de profondeur, dans la station de Salamandre (35° 55' 16.44" 'N ; 0° 3' 18.64" 'E) (**Figure 16**). Les gonades (conservés dans le formol à 4%) ainsi que les données pour calculer l'indice gonadosomatique utilisées ont été fournies par le laboratoire de Protection, Valorisation des Ressources Marines Littorale et Systématique Moléculaire (LPVRMLSM).

III.2.5 Travaux au laboratoire

III.2.5.1 Indice gonadosomatique

L'indice gonadosomatique (GSI) est calculé comme le pourcentage du rapport entre le poids de la gonade et le poids humide du corps (Scheibling 1981). Le sexe est déterminé à partir de la couleur des gonades (jaune à crème chez les mâles et rouge grenadine chez les femelles). En cas de confusion le sexe est vérifié sous microscope photonique.

III.2.5.2 Histologie des gonades

L'étude histologique est effectuée seulement sur les individus adultes, dont le poids et la taille sont supérieures à 34 g et 7 cm respectivement. La technique consiste à suivre les étapes suivantes :

III.2.5.2.1 Prélèvement de la gonade

Les gonades d'*E. sepositus* présente une croissance synchrone. Une seule gonade des dix retournés dans les bras (une paire / bras ; **Figure 3**) est choisie pour l'analyse histologique. La gonade choisie est ensuite déposée dans une cassette en plastique étiquetée.

III.2.5.2.2 Fixation

La fixation permet de maintenir les tissus dans un état stable et proche du vivant. Les gonades sont fixées dans une solution de formol à 10 % dans l'eau de mer filtrée entre 12 et 24 h. Il est nécessaire d'effectuer un lavage des tissus prélevés en les imbibant dans l'eau de robinet afin d'éliminer l'excès du formol pour passer à la déshydratation (**Figure 19A**).

III.2.5.2.3 Déshydratation

Consiste à éliminer graduellement l'eau contenue dans les tissus et évite l'éclatement des cellules par l'effet de la pression osmotique. Elle se fait dans une série de bains d'alcool au gradient ascendant 70 %, 95% et 100% (**Figure 19A**).

III.2.5.2.4 Clarification

Consiste à rendre les tissus plus transparents et à extraire l'alcool des tissus pour le remplacer par un solvant de paraffine comme le xylène ou le toluène. Elle repose sur deux passages au bain d'agent clarifiant. Le premier bain contient 50 % d'agent clarifiant et 50% d'alcool (V : V), et le deuxième 100 % d'agent clarifiant.

III.2.5.2.5 Imprégnation

Permet d'imprégner les tissus par un matériel inerte comme la paraffine pour durcir l'échantillon. Cette étape peut être effectuée par un automate à inclusion ou bien manuellement avec un bain d'inclusion. Les tissus sont imprégnés à chaud dans trois bains de paraffine liquide à 56 °C pendant 12 h, 12 h et 1 h respectivement (**Figure 19C**).

III.2.5.2.6 Enrobage

Il s'agit de mettre les tissus dans un bloc de paraffine consistant, homogène et sans bulle d'air. Des moules spéciaux (barres de LEUCKART, **Figure 19B**) sont rempli à moitié de paraffine liquide, le morceau de tissus est déposé selon le plan de coupe désiré transversales ou longitudinales, ensuite ces moules contenant le tissu et la cassette étiqueté sont remplis de paraffine et laissé Refroidir (**Figure 19D**). L'excès de la paraffine est enlevé et les blocs sont conservés à -20°C jusqu'au découpage. Cette phase permet de donner aux tissus le support nécessaire lors du découpage (Clarkson 2013).

III.2.5.2.7 Découpage

Des sections de 5 à 7 µm d'épaisseur sont réalisées à l'aide d'un microtome de type LEICA 819. La coupe choisie est étalée dans un bain marie par une lame inondée d'alcool. Elle est ensuite collée sur une lame étiquetée à l'aide d'eau albumineuse. Les lames sont ensuite chauffées sur une plaque chauffante à 70°C pour éliminer la paraffine (**Figure 19E**).

III.2.5.2.8 Coloration

La coloration bichromique Hématoxyline-éosine est utilisée (Gabe 1968). Après élimination de la paraffine par le xylène et réhydratation dans une série descendante de bains d'alcool, les lames sont émergées dans l'hématoxyline puis dans l'eau du robinet pour le bleuissement (**Figure 19F**). L'hématoxyline colore les noyaux en bleu (action d'hémalun) et l'éosine colore le cytoplasme en rose (Langeron 1942 ; López-Guillermo 1998).

III. E. sepositus

III.2.5.2.9 Montage

Avant de réaliser le montage, les coupes doivent être déshydratées, puis immergées dans deux bains de xylène afin de faciliter l'étalement du milieu de montage entre la lame et la lamelle. Une goutte de baume du Canada est ensuite versée sur la lame. Enfin, la lamelle est posée de manière inclinée sur la préparation afin d'éviter les bulles d'air. Les lames sont ensuite séchées à 60 °C. Cette phase assure la protection mécanique de la coupe histologique.

L'observation microscopique des coupes histologiques est effectuée à l'aide d'un microscope photonique à lumière polarisée de type Leica DMLP munie d'une caméra digitale attachée.



Figure 19 : Différentes étapes de la technique histologique. A : Déshydratations ; B : Barres de LEUCKART ; C : Imprégnation ; D : Matériel d'enrobage (plaque chauffante et poubinelle) ; E : Microtome et bain marie ; F : Coloration Hématoxyline-éosine.

III.2.5.3 Analyses d'images

Le nombre d'ovocytes à noyaux visibles (NO, Tab. S1), leur diamètre (DO), la longueur des colonnettes spermatiques (LCS) et le diamètre de la lumière (DL) sont mesurés d'images prises pour chaque lame. Les images ainsi obtenues sont traitées à l'aide du logiciel ImageJ à 1µm de précision, la distribution de ces paramètres en fonction des mois est enfin étudiée pour mettre en évidence les stades de maturité sexuelle et la période de la ponte.

III.2.6 Echelle de maturité sexuelle

L'évaluation de l'état de la maturité sexuelle des gonades mâles et femelles d'*E. sepositus* est identifiée selon la classification de Byrne et al. (1997) ; Carvalho et Ventura (2002), Pérez et al. (2010) et Li et al. (2018). Ils décrivent six stades de maturité sexuelle (**Tableau 1**) chez les étoiles de mer en se basant sur les caractéristiques histologiques des gonades.

Tableau 1 : l'échelle de maturité sexuelle selon Byrne et al. (1997) ; Carvalho et Ventura (2002), Pérez et al. (2010) et Li et al. (2018).

Stade	Description
I (développement)	♀ couche germinale tapissée d'ovocytes à différents stades de développement et les plus grands vers la lumière
	♂ grandes colonnettes spermatiques, production intense des spermatozoïdes
II (prémature)	♀ la forme des ovocytes devient bien ronde, leurs tailles augmentent
	♂ colonnettes spermatiques bien visibles, les spermatozoïdes commencent à s'accumuler au centre des acini
III (mature)	♀ paroi mince, lumière remplie de gros ovocytes
	♂ disparition des colonnettes spermatiques, lumière complètement remplie de spermatozoïdes
IV (partiellement pondu)	♀ ovocytes moins denses, des vides dans la lumière, présence de reliques d'ovocytes et des phagocytes
	♂ spermatozoïdes moins dense, vide dans la lumière, une couche active de colonnettes spermatiques.
V (post-ponte)	♀ peu / aucun ovocyte mature, paroi ratatinées, reliques ovocytaires en dégénération, phagocytes
	♂ lumière vide, paroi ratatinées, membranes des deux sacs visibles, spermatozoïdes reliques, phagocytes
VI (récupération)	♀ paroi gonadique épaisse, les deux sacs sont visibles, lumière remplie de matériaux amorphes (débris cellulaires et des phagocytes), nids d'ovogonies, petits ovocytes alignés le long de l'épithélium germinale
	♂ un nouveau cycle spermatogénique commence, gonades de petite taille

III.2.7 Facteurs environnementaux

Les variations des facteurs environnementaux (la température de l'eau de mer et la photopériode) susceptibles d'influencer la maturation des gonades ont été respectivement téléchargées des sites « climate.northwestknowledge.net » et « www.timeanddate.com ».

III.2.8 Analyse statistique

Le sex-ratio est évalué par une relation théorique de 1: 1 avec le test du chi-deux (χ^2). La différence de diamètres et de longueurs des gonades entre les mâles et les femelles est vérifiée par le *t*-test apparié après vérification de la normalité par le test de Shapiro-Wilk. Les corrélations entre les GSI des deux sexes, et entre le GSI et les facteurs environnementaux (température de l'eau de mer et photopériode) sont vérifiées par le test de Pearson et la normalité par le test de Shapiro-Wilk.

III.3 Résultats

III.3.1 Sex-ratio

Sur un total de 256 individus d'*E. sepositus*, 164 sont des mâles et 92 des femelles avec absence totale des individus hermaphrodites. Le résultat du test χ^2 appliqué sur la répartition numérique des sexes dans l'échantillon, indique qu'il y a une différence significative ($\chi^2 = 108,42, p < 0,05$), donnant un sex-ratio de 1:2 (femelle : mâle).

Le *t*-test appliqué sur la longueur et le diamètre des gonades mâles et femelle montre une variation significative entre les diamètres des gonades mâles et femelles ($t = 6,8077, df = 11, p = 0,00002924$), tandis que la longueur des gonades des deux sexes ne présente aucune différence ($t = 1,1987, df = 11, p = 0,2558$), donc les gonades femelles sont plus large que les gonades mâles (**Figure 20**).

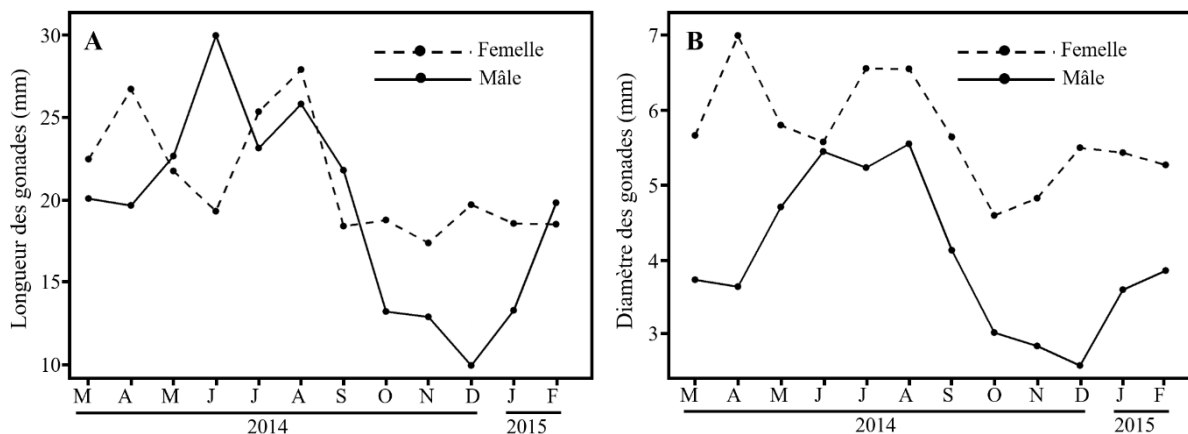


Figure 20 : Longueur (A) et diamètre (B) des gonades mâles et femelles d'*E. sepositus* dans la région de Salamandre.

III.3.2 Etude histologique

III.3.2.1 Diamètre ovocytaires

Les ovocytes sont classés en deux catégories selon leurs diamètres : prévitelogéniques (diamètre < 150 μm) et vitelogéniques (diamètre > 150 μm). La distribution des diamètres des ovocytes sur les 12 mois d'étude (**Figure 21**) montre que le nombre total des ovocytes (> 150 ovocytes par lame) est important entre octobre et février. Le maximum est observé en mois de novembre. Les ovocytes à cette période sont prévitelogéniques. Au mois de mars, le diamètre des ovocytes commence à augmenter (de 150 à 350 μm). Entre avril et juillet les ovocytes sont majoritairement vitelogéniques et leurs diamètres peuvent aller jusqu'à 800 μm . Entre août et septembre, le nombre total des ovocytes est au minimum (< 45 ovocytes par lame, Tab. S1), pendant cette période les ovocytes redeviennent prévitelogéniques.

III.3.2.2 Longueur des colonnettes spermatisques

Le suivi annuel de la longueur des colonnettes spermatisques montre qu'elle est à son maximum de 96 μm entre novembre et mars, puis elle diminue graduellement entre avril et septembre à 60 μm , pour augmenter à nouveau entre septembre et novembre (**Figure 21**).

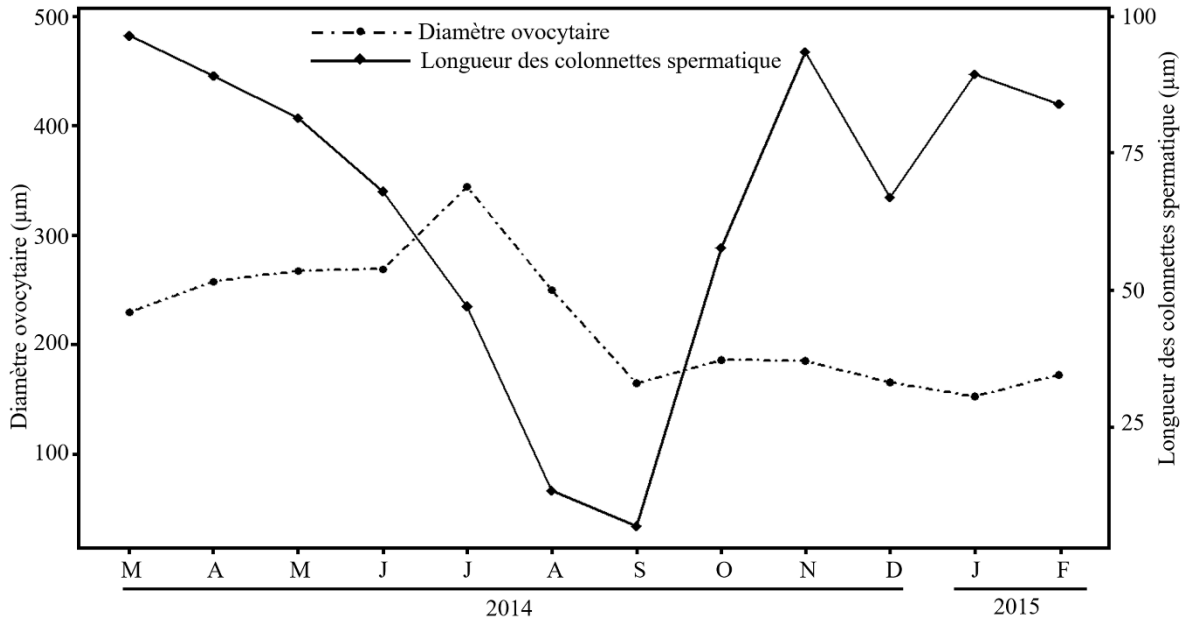


Figure 21 : Evolution mensuelle de diamètre ovocytaire et la longueur des colonnettes spermatisques chez *E. sepositus* de la région de Salamandre (Mostaganem).

III.3.2.3 Développement ovarien

Chaque ovaire comportant un nombre plus ou moins élevé d'acini, et est protégé par une membrane transparente, très élastique, robuste, composée d'une seule couche cellulaire (couche épithéliale de sacs extérieur et intérieur) (Delavault, 1960 ; Cognetti et Delavault, 1962) (**Figure 22A**). Selon l'échelle de Byrne et al. (1997), Carvalho et Ventura (2002), Pérez et al. (2010) et Liu et al. (2018) six stades de maturité sexuelle ont été observés chez *E. sepositus* durant la période d'étude.

Stade I « Développement » : pendant ce stade (**Figure 22B**) les ovaires ont une petite taille, ils sont remplis majoritairement d'ovocytes prévitelogéniques, les ovocytes sont alignés autour de la couche germinale, où il y a une présence remarquable d'ovogonie. Les ovaires à ce stade, sont retrouvés principalement dans les échantillons prélevés au mois de mars.

Stade II « Pré-mature » : la taille des ovaires augmente, ils sont remplis d'ovocytes prévitelogéniques distribués irrégulièrement à la périphérie d'ovaire et d'ovocytes vitelogéniques qui deviennent de plus en plus grosses et qui migrent vers la lumière ovarienne. Leurs noyaux sont plus importants et font apparaître des masses chromatiques (**Figure 22C**). Les ovaires à ce stade, sont observés principalement dans les échantillons prélevés entre avril et juin.

III. E. sepositus

Stade III « Mature » : les ovaires atteignent une taille importante, ils sont remplis d'ovocytes vitelogéniques densément entassés dans la lumière ovarienne ; ils ont pratiquement la même taille, bien individualisé, leur diamètre est supérieur à 300 μm et qui peut aller jusqu'à 800 μm . Les ovocytes prévitelogéniques sont rares (**Figure 22D**). Les ovaires à ce stade sont observés principalement dans les échantillons prélevés au mois de juillet.

Stade IV « Ponte partielle » : pendant ce stade les ovaires sont hétérogènes. Certains sont remplis d'ovocytes vitelogéniques tandis que d'autres sont vides et contiennent des ovocytes résiduels non expulsés (reliques) et des tissus phagocytaires (**Figure 22E**). Les ovaires à ce stade sont retrouvés principalement dans les échantillons prélevés au mois d'août.

Stade V « Post-ponte » : à ce stade les ovaires sont ratatinés, vides, la paroi ovarienne s'épaissit, la lumière est libre, un abondant tissu phagocytaire apparaisse (**Figure 22F**), des ovocytes en cours d'histolyse et des petites ovocytes reliques non expulsés. Les ovaires à ce stade sont retrouvés principalement dans les échantillons prélevés en mois de septembre.

Stade VI « Récupération » : à ce stade les ovaires sont un peu ratatinés, de petite taille, de jeunes ovocytes prévitelogéniques et des nids d'ovogonie apparaissent alignés sur l'épithélium germinale et autres éparpillés dans la lumière avec quelques agglomérations des tissus phagocytaires (**Figure 22G**). Les ovaires à ce stade sont trouvés principalement dans les échantillons prélevés entre octobre et février.

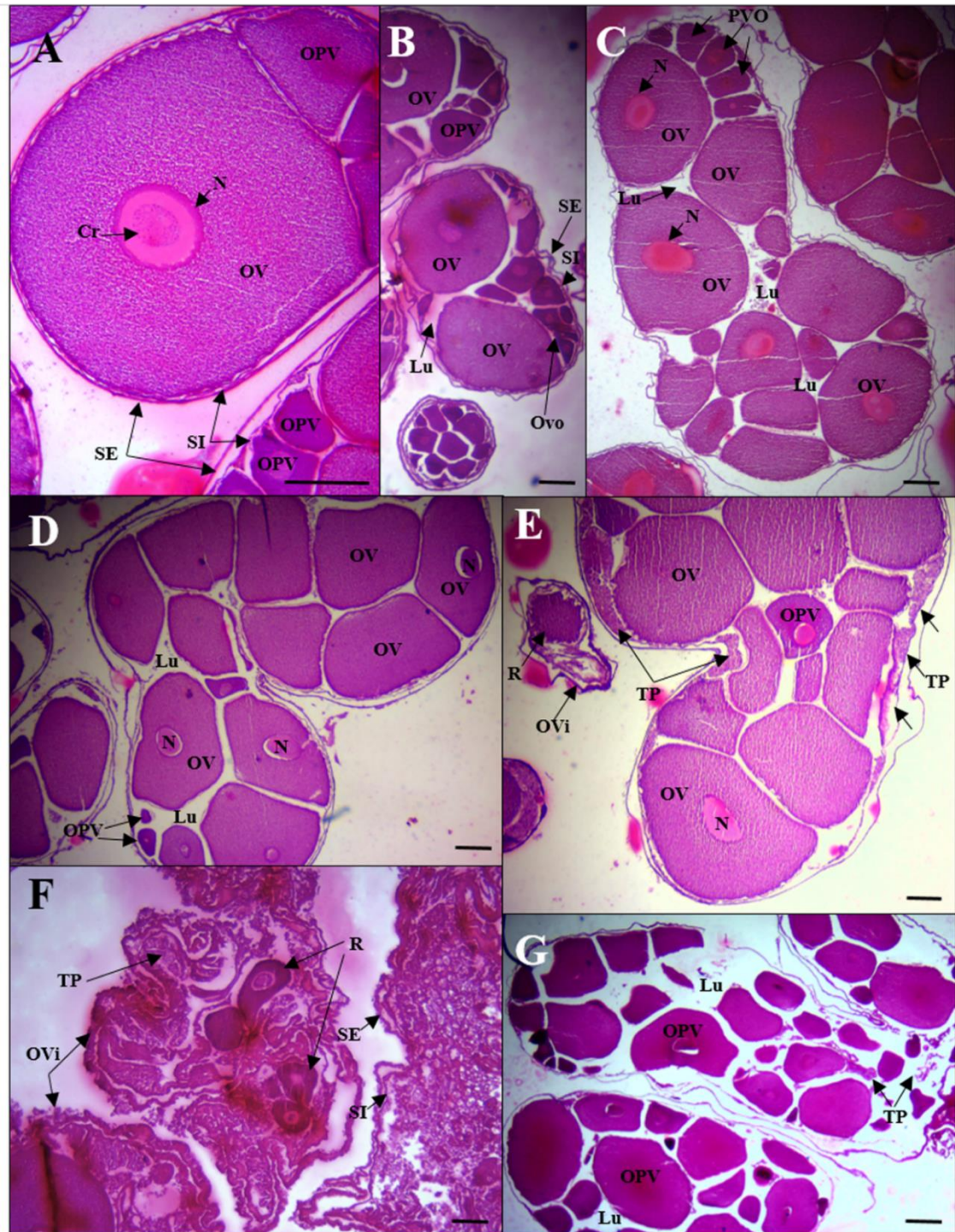


Figure 22 : Photomicrographie des acini femelles d'*E. sepositus*. a : morphologie générale d'un ovaire montrant ses différents compartiments ; b : développement ; c : prématuration ; d : maturité ; e : partiellement pondue ; f : poste-ovulation, G : récupération. Abréviations. SE : sac extérieur ; SI : sac intérieur ; OPV : ovocytes prévitellogéniques ; OV : ovocytes vitellogéniques ; N : noyau avec des masses de chromatine (Cr) attachées à la membrane nucléaire interne ; Ovo : Ovogonie ; Lu : lumière ; Ovi : ovaires vides ; R : reliques ; TP : tissu phagocytaire. Barre d'échelle = 200 μm.

III.3.2.4 Développement testiculaire

Les testicules sont protégés par deux membranes très comparables à celles des femelles, dans lesquelles se développe l'épithélium germinale ; ce dernier forme des colonnettes spermatiques serrées les unes contre les autres et dressés vers l'intérieur. Une lumière où s'accumule les spermatozoïdes libres (**Figure 23A** et **Figure 23B**). Cinq stades sont détectés chez les mâles d'*E. sepositus* :

Stade I « développement » : ce stade est caractérisé par une prolifération massive de l'épithélium germinale, composée de colonnettes spermatiques et de cellules interstitielles. La longueur des colonnettes spermatiques est importante, les spermatozoïdes se détachent des sommets des colonnettes pour s'accumuler dans la lumière testiculaire (**Figure 23B**). Les testicules à ce stade sont rencontrés principalement dans les échantillons prélevés entre mars et mai ;

Stade II « Pré-mature » : la longueur des colonnettes spermatique régresse en faveur de la lumière testiculaire, qui est quasiment remplis de spermatozoïdes ; les cellules interstitielles sont rares (**Figure 23C**). Les testicules à ce stade sont rencontrés principalement dans les échantillons prélevés entre juin et juillet ;

Stade III « Mature » : à ce stade le testicule est mûr, les colonnettes spermatiques disparaissent, les parois testiculaires sont extrêmement aplaties voir indiscernables, la lumière testiculaire est bourrée de spermatozoïdes, ils prennent l'aspect d'un tissu uniforme (**Figure 23D**). Les mâles mûrs dans la région de Salamandre sont collectés entre août et septembre ;

Stade V « Post-ponte » : ce stade est caractérisé par la présence des spermatozoïdes résiduels non expulsés, un tissu phagocytaire abondant, une lumière vide ; les parois se contractent et s'épaississent par la suite de la rétraction des lames conjonctives après la ponte et un épithélium germinale pratiquement inactif (**Figure 23E**). Les testicules à ce stade sont rencontrés principalement dans les échantillons prélevés entre octobre et novembre ;

Stade VI « Récupération » : ce stade est caractérisé par une paroi épaisse, un épithélium germinale réactivé mettant en évidence la réapparition d'importantes colonnettes spermatiques, une lumière contenant des spermatozoïdes précoces, des spermatozoïdes reliques et des phagocytes sont également présents (**Figure 23F**). Les individus à ce stade sont collectés généralement entre Décembre et Février.

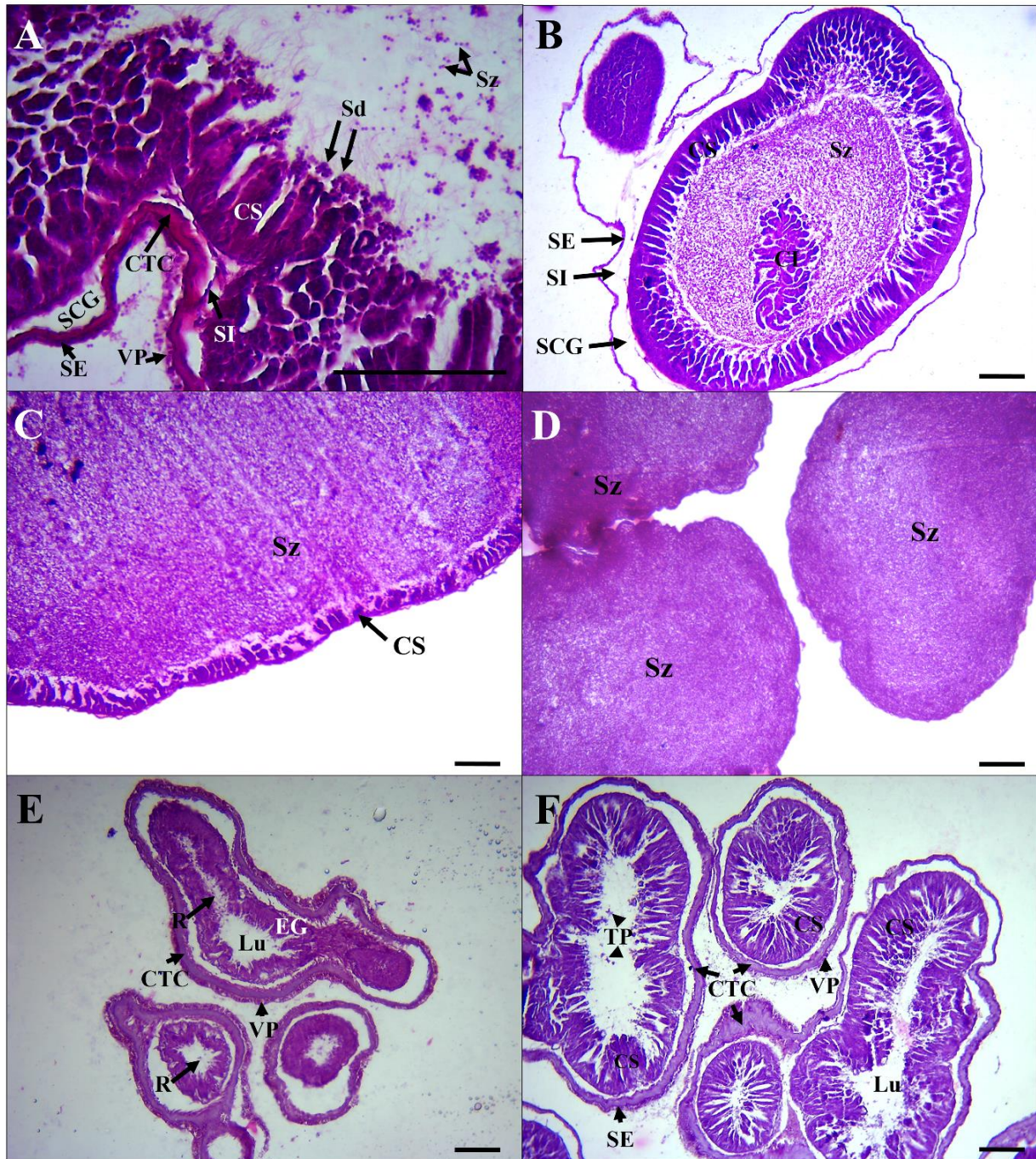


Figure 23 : Photomicrographie des acini mâles d'*E. sepositus*. a : Morphologie générale des testicules montrant ses différents compartiments ; b : développement ; c : prématuration ; d : maturité ; e : poste-ponte, f : récupération. Abréviations : SE : sac extérieur ; SI : sac intérieur ; VP : péritoine viscéral ; CTC : couche de tissu conjonctif ; SCG : sinus coelomique génital ; CS : colonnettes spermatiques ; Sd : spermatides ; Sp : spermatozoïdes ; Lu : lumière ; CI : cellules interstitielles ; R : reliques ; EG : épithélium germinale ; TP : tissu phagocytaire. Barre d'échelle = 100 µm.

III.3.3 Indice gonadosomatique (IGS)

Pour les mâles d'*E. sepositus*, il y a une augmentation progressive d'IGS jusqu'au mois de juillet où il enregistre une valeur maximale (12,59 %). Puis l'IGS diminue brutalement durant toute la période estivale (juillet-septembre) et marque un minimum de 2,01 % en mois d'octobre. Pour les femelles, la valeur maximale d'IGS est enregistrée en mois de juillet (11,06 %), où un faible pic est observé, puis l'IGS tend à diminuer progressivement pour atteindre une valeur minimale de 3,53 % en mois de novembre (Figure 24).

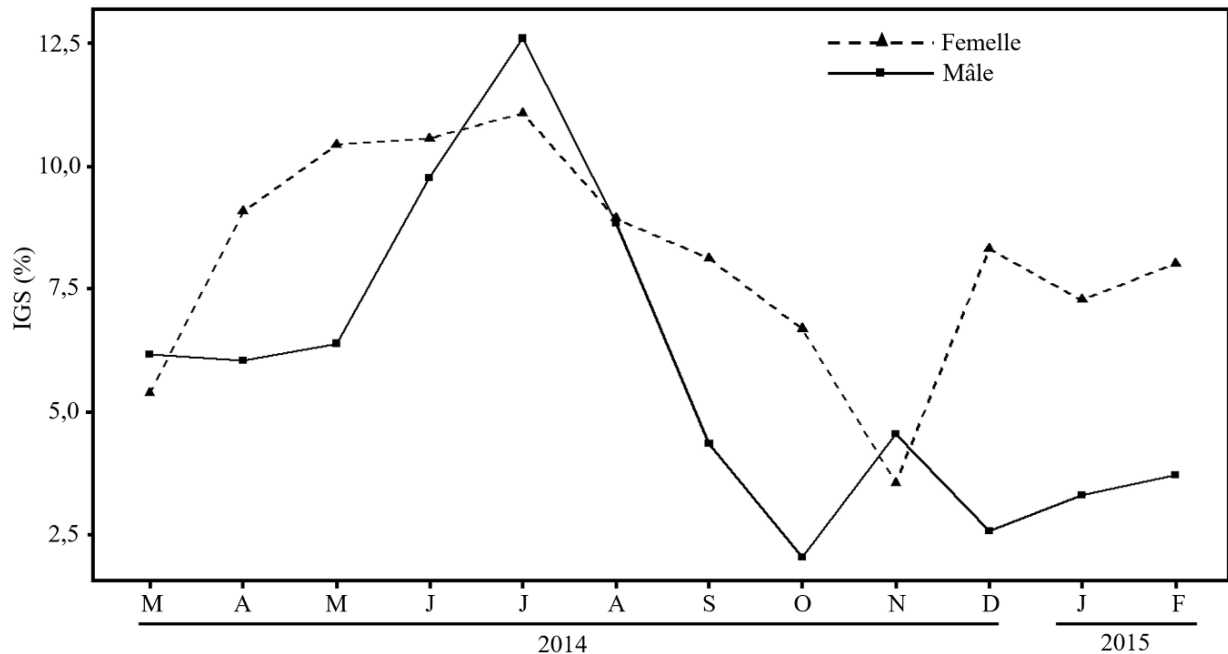


Figure 24 : Distribution mensuelle des valeurs moyennes de l'indice gonadosomatique (IGS) des mâles et des femelles de la population d'*E. sepositus* de la région de Salamandre.

La corrélation entre l'IGS des deux sexes vérifiées par le test de Pearson montre qu'ils se reproduisent d'une manière synchrone ($r = 0,60$; $p < 0,05$). Par ailleurs, les gonades femelles paraissent plus grandes et plus lourdes par rapport à ceux des mâles (Figure 24).

Le test de Pearson appliqué sur l'IGS des mâles et des femelles et les facteurs environnementaux montre une corrélation positive entre l'IGS des deux sexes avec la photopériode et la température de l'eau de mer (Tableau 2; Figure 25). La corrélation entre l'IGS et la photopériode est plus importante par rapport à la température de la mer.

III. E. sepositus

Tableau 2 : Corrélation entre l'IGS des deux sexes d'*E. sepositus* et les facteurs environnementaux : la température et la photopériode dans la région de Salamandre. r_T : corrélation entre l'IGS et la température ; r_P : corrélation entre l'IGS et la photopériode.

	r_T	r_P	p
IGS des mâles	0,72	0,81	< 0,05
IGS des femelles	0,60	0,73	< 0,05

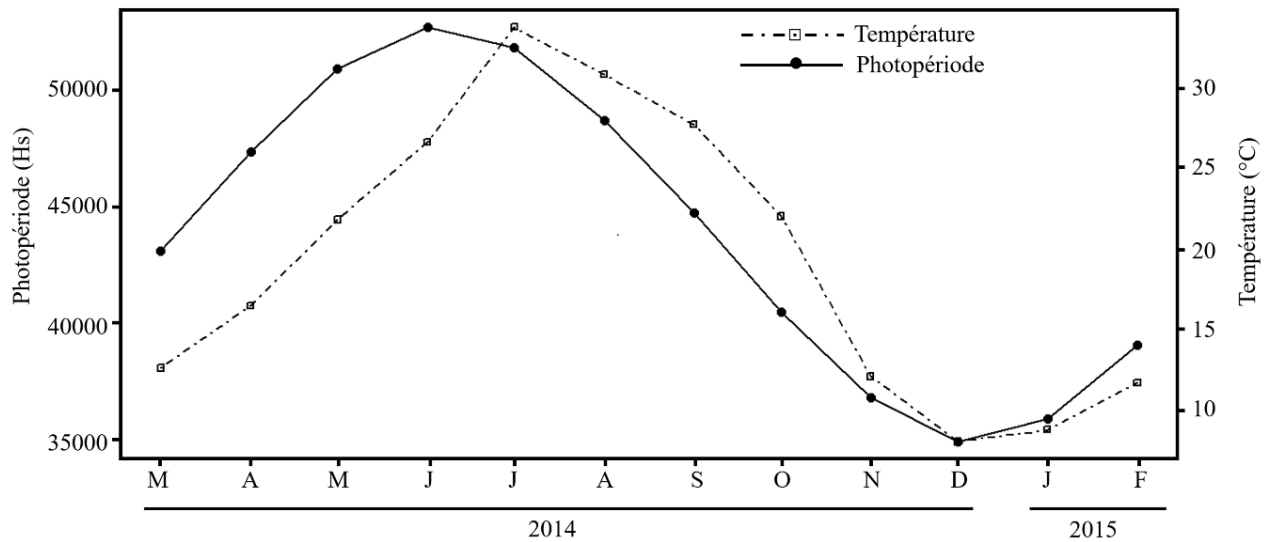


Figure 25 : Evolution mensuelle des facteurs environnementaux (température et photopériode) de la région de Salamandre.

III.4 Discussion

Nos résultats comparés à ceux obtenus par Risiego et al. (2011) dans la région de Blanes (Espagne) montrent qu'il y a une absence totale de l'hermaphrodisme. Ces résultats diffèrent de ceux obtenus par Cognetti et Delavault, (1960) dans le golfe de Naples (Italie) qui ont trouvé un taux d'hermaphrodisme de 4 %. Pour cela les auteurs ont confirmé que cette espèce est principalement gonochorique rarement hermaphrodite. Le sex-ratio de la population d'*E. sepositus* de Salamandre se caractérise par une dominance des mâles par rapport aux femelles, ce résultat est similaire à celui obtenu par Cognetti et Delavault (1962) au niveau du golfe de Naples et celui trouvé par Meretta et al. (2013) chez la population de l'étoile de mer chauve-souris (*Asterina stellifera*) en Argentine. La différence dans la répartition des sexes dans une population peut être liée aux facteurs environnementaux tel que : la température qui peut agir sur le coût énergétique de la production des ovules, en augmentant ce dernier, et par la suite l'amélioration de la survie des mâles par rapport aux femelles (Rivadeneira et al. 2010).

III. E. sepositus

Selon Rosiego et al. (2011) l'ovogenèse chez *E. sepositus* est un processus continu, ces ovaires contiennent des ovocytes de différent stade de maturité sur toute l'année, les femelles ont donc tendance à stocker plus de nutriments dans les ovocytes (Honji et al. 2006). Durant les stades de croissances des ovaires sont caractérisés par une forte présence d'ovocytes spécialement les prévitelogéniques. En allant vers la maturité, la taille des ovocytes augmente. Après l'émission des gamètes, le nombre des ovocytes diminue, il reste certains ovocytes généralement atrésiques ou mal développés (Benitez-Villalobos et Artinez-Garcia 2012) qu'on appelle les ovocytes reliques. Ceux-ci seront éliminés par les tissus phagocytaires (Riesgo et al. 2011). Les produits issus de la dégradation des reliques ovocytaires serviront à la nutrition des nouveaux ovocytes. Le tissu phagocytaire disparaît ensuite progressivement au fur et à mesure que la gonade reprend son activité génitale (Cognetti et Delavault 1962).

Les colonnettes spermatiques [nomination attribuée pour la première fois par Delavault (1960)] consistent en une cellule interstitielle centrale entourée de cellules spermatogénèse, elles se développent le long de l'épithélium germinale vers la lumière (Walker 1980 ; Chia et Walker, 1991). Les cellules interstitielles couvrent la couche basale de l'épithélium germinale jusqu'à la lumière testiculaire (Bickell et al. 1980), ces structures interviennent comme un support nutritif des colonnettes spermatiques (Rosiego et al. 2011). Etant donné que les colonnettes spermatiques sont le siège de la spermatogénèse (Pastor-de-Ward et al. 2007), chez les astéroïdes (Walker, 1980), elles offrent donc un descripteur potentiel du cycle de reproduction, leur longueur varie en fonction des stades de maturité sexuelle. Quand la spermatogénèse est au maximum la longueur des colonnettes spermatiques est importante et au stade mature les colonnettes deviennent indiscernables.

Durant la gamétogénèse, le stade mature est le plus court chez *E. sepositus* comme quelques autres espèces d'étoile de mer telle que : *Allostichaster capensis* (Rubilar et al. 2005) et *Pharia pyramidata* (Benitez-Villalobos et Martinez-Garcia, 2012). La durée de la ponte varie d'une espèce à une autre ; elle peut aller d'un mois jusqu'à cinq (**Tableau 3**). Le stade récupération est le plus long, il est considéré comme période de croissance lente (Jangoux et Vloebergh, 1973).

III. *E. sepositus*

Tableau 3 : Comparaison de la durée de ponte chez les étoiles de mer.

Espèce	Durée (mois)	Localisation	Référence
<i>Echinaster sepositus</i>	1	Salamandre (Algérie)	Cette étude
<i>Loxechinus albus</i>	1	Tierra Del Fuego (Argentine)	Pérez et al. 2010
<i>Cosmasterias lurida</i>	2	Golfo Nuevo (Argentine)	Pastor-de-Ward et al. 2007
<i>Henricia abyssicola</i>	2	Atlantic Nord-Est	Benítez-Villalobos et al. 2007
<i>Asterina stellifera</i>	2	Mar del Plata (Argentine)	Meretta et al. 2013
<i>Pharia pyramidatus</i>	3	Pacifique tropical du Mexique	Benítez-Villalobos et Martínez-García 2012
<i>Oreaster reticulatus</i>	4	USA et les îles Grenadine	Scheibling 1981
<i>Bernasconiaster pipi</i>	5	Mar del Plata (Argentine)	Rivadeneira et al. 2020

L'IGS d'*E. sepositus* montre que les femelles et les mâles ont le même schéma de reproduction. Selon Mariante et al. (2010), la synchronie dans la reproduction entre les sexes de la même espèce augmente la probabilité de fécondation. Les gonades femelles d'*E. sepositus* sont plus grandes comparées à celles des mâles. Des résultats similaires sont observés chez d'autres étoiles de mer comme *Asterina stellifera* en Argentine (Meretta et al. 2013) et en Brésil (Carvalho et Ventura 2002), *Oreaster reticulatus* aux USA et aux îles de Grenadines (Scheibling 1981) et *Protoreaster nodosus* aux Philippines (Bos et al. 2008), les auteurs ont associé ce phénomène aux différences d'investissement calorique des deux sexes durant la gamétogenèse. Généralement les ovaires ont un développement précoce par rapport aux testicules et leurs demandes en acides gras et carbohydrates est donc plus important (Ferguson, 1975).

La reproduction est un processus contrôlé par les facteurs environnementaux tels que : la température, la photopériode et la disponibilité de la nourriture (Smith 1940, Mercier et Hamel 2009). Chez *E. sepositus* la gamétogenèse s'active en mars quand la température commence à s'élever et la maturité est atteinte après exposition à une photopériode supérieure à 12 heures. Pour plusieurs espèces d'étoiles de mer, la température et la photopériode influencent directement le déroulement du cycle annuel de la reproduction (Meretta et al. 2013 ; Cossi et al. 2015 ; Baeta et al. 2016). L'influence de la température se marque principalement durant les stades de croissance gonadique, dans lesquels elle joue un rôle d'activateur (Jangoux et Vloebergh, 1973) et la photopériode favorise la croissance et le développement des gonades (Walker, 1975). La forte corrélation entre la photopériode et l'IGS fait que ce facteur abiotique est le premier facteur contrôlant la reproduction d'*E. sepositus*, cette constatation est confirmée chez d'autres espèces d'étoile de mer comme *Pisaster ochraceus* (Pearse et Eernisse 1982), *Asterias rubens* (Pearse et

III. *E. sepositus*

Walker 1986) et *Asterina stellifera* (Maretta et al. 2013) et chez certaines espèces du genre *Leptasterias* (Pearse et Beauchamp 1986).

Pour mieux déterminer le moment et la durée de la période de la ponte d'une étoile de mer, il convient d'utiliser à la fois l'IGS et les examens histologiques (Pastor-de-Ward et al. 2006). Nous avons rajouté les diamètres des ovocytes et la longueur des colonnettes spermatiques à ces deux paramètres. Les résultats obtenus illustrent un modèle de reproduction annuelle chez les deux sexes d'*E. sepositus*. Il est caractérisé par une seule ponte, qui commence en été (juillet-août) et s'achève en automne (novembre) témoignant ainsi une longue période par rapport à la population du Blanes (Espagne) (Rosiego et al. 2012), cette période correspond aussi à celle des femelles mais pas avec celle des mâles qui est un peu précoce dans le golf de Naples (Italie) (Cognetti et Delavault, 1962). La période de ponte d'*E. sepositus* diffère de celle d'*E. echinophorus* qui se produit en printemps début d'été (Avril-juillet) aux USA (Atwood 1973) mais elle coïncide avec celle des autres astéroïdes comme *E. guyanensis* en automne (March to May) en Brésil (Mariane et al. 2010), *Oreaster reticulatus* aux états unis (Cheibling, 1981), *Asterias amurensis* en Tasmanie (Australie) (Byrne et al. 1997) et *Pharia pyramidata* en Mexique (Benitez-Villalobos et Martinez-Garcia, 2012).

CHAPITRE IV : CARACTÉRISATION GÉNÉTIQUE,
MORPHOLOGIQUE, MORPHOMÉTRIQUE,
PHYLOGÉOGRAPHIQUE ET GONADIQUE
D'*OPHIODERMA*



Ce chapitre a fait l'objet de trois publications dont deux publiés et une sous presse :

- 1) **Lebouazda, Z.**, Mezali, K., Khodja, I. & Soualili D.L. (2022). Morphological distinction of the *Ophioderma* Müller & Troschel, 1840 species (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiacanthida: Ophiodermatidae) from the Algerian west coast. *Zootaxa*, 5200, 301-320. [Doi: 10.11646/zootaxa.5200.4.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.5200.4.1)
- 2) **Lebouazda Z.**, Mezali, K., & Soualili D.L. (2024). Focus on the morphology of *Ophioderma* Müller & Troschel, 1840 from the Algerian west coast. *Cahier de Biologie Marine.*, 65: 327-331 Doi: 10.21411/CBM.A.7301F199
- 3) **Lebouazda, Z.**, Mezali, K., Anh-Thu Weber, A., Soualili, DL., & Chenuil, A. (sous presse). Phylogeography of the Atlanto-Mediterranean brittle star *Ophioderma longicaudum* (Ophiuroidea, Echinodermata) with new gonad histology and genetic data from Algeria. Publication à la revue Zoological Journal of the Linnean Society

IV.1 Sous-Chapitre IV : Caractérisation génétique, morphologique et morphométrique d'*Ophioderma*

IV.1.1 Introduction

Ce chapitre est divisé en deux sous chapitres par rapport à leurs thématiques. Cette partie vise à identifier et caractériser les spécimens d'*Ophioderma* retrouvés dans la côte de Mostaganem. Les Méthodes utilisées sont la biologie moléculaire, la morphologie selon les clés d'identification établis sur l'ancien complexe d'*O. longicauda* (Stöhr et al. 2020) et une identification morphométrique en utilisant les différents éléments squelettiques de l'animale.

IV.1.2 Matériel et Méthodes

IV.1.2.1 Modèle expérimental : *Ophioderma*

Ophioderma est le genre d'ophiures appelées communément « les ophiures lisses », des espèces très communes, qui peuplent tous les habitats marins allant des pôles à l'équateur et des récifs intertidaux à 6500 m de profondeur (Smith et al. 1995 ; O'Hara et al. 2017). Elles représentent une composante majeure de la faune benthique en occupant une variété de niveaux trophiques et en adoptant de différentes stratégies de dispersion (Thuy et Stöhr 2016 ; Alitto et al. 2018).

IV.1.2.2 Systématique

Règne : Animalia

Phylum : Echinodermata Klein, 1778

Classe : Ophiuroidea Gray, 1840

Ordre : Ophiacanthida O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr & Martynov, 2017

Famille : Ophiodermatidae Ljungman, 1867

Genre : *Ophioderma* Müller & Troschel, 1840

IV.1.2.3 Le choix d'*Ophioderma*

Il y a plus de deux siècles qu'*O. longicaudum* (Bruzellius 1805) a été décrite. Elle a été connue pour sa morphologie très variable et comme espèce pondreuse à larves planctoniques. Cependant, un autre mode de reproduction a été découvert en 2009 chez cette espèce : la couvaison, où les œufs se développent dans la cavité gastrovasculaire du parent. Il a été soupçonné qu'il y avait un complexe d'espèces cryptiques, sous le nom d'*O. longicauda*, et que leurs différences morphologiques révélaient une variabilité intraspécifique (Fenaux 1972 ; Stöhr et al. 2009 ;

IV. *O. longicaudum*

Boissin *et al.* 2011 ; Stöhr *et al.* 2020). Puis, six gènes mitochondriaux (COI) ont été différenciés de ce complexe d'espèces révélant trois lignées potentiellement distinctes (Weber *et al.* 2014, 2015, 2017, 2019). Récemment cinq espèces de ce complexe ont été décrites, dont deux sont couveuses : *O. hybridum* Stöhr, Weber, Boissin & Chenuil, 2020, et *O. zibrowii* Stöhr, Weber, Boissin & Chenuil, 2020 et trois sont à larve planctonique : *O. longicaudum* (Bruzelius, 1805), *O. guineense* Greeff, 1882 et *O. africanum* Stöhr, Weber, Boissin & Chenuil, 2020. Pour ces raisons, nous avons choisi ce complexe pour la présente étude, afin d'identifier l'espèce ou les espèces d'*Ophioderma* et orienter le premier axe de la systématique des ophiures dans la côte de Mostaganem.

IV.1.2.4 Echantillonnage

Un lot composé de 67 individus d'*Ophioderma* est récolté des deux stations de la Wilaya de Mostaganem (**Tableau 4**; **Figure 16**). L'échantillonnage a été réalisé entre Novembre 2020 et Septembre 2021 par plongée en apnée entre 1,5 et 8 m de profondeur, durant la nuit en raison du comportement sciaphile de ces espèces. Après la collecte, les individus sont transportés immédiatement au laboratoire dans un bac contenant de l'eau de mer et de petits blocs prélevés de leurs biotopes naturels. Au laboratoire les individus sont maintenus en vie jusqu'au traitement.

Tableau 4 : Localités et caractéristiques d'échantillonnage d'*Ophioderma spp.* N : nombre d'individus ; P : profondeur.

Station	N	Saison	P (m)
Salamandre	13	Automne	7
	03	Hiver	
Stidia Ouest	6	Automne	1.5
Stidia Est	15	Hiver	3-8
	13	Printemps	
	20	Eté	

IV.1.2.5 Travaux au laboratoire

IV.1.2.5.1 Anesthésie des échantillons

Tous les échantillons utilisés dans cette thèse ont été anesthésiés par le Chlorure de Magnésium avant d'être manipulés. L'utilisation du MgCl₂ (Chlorure de Magnésium) comme anesthésiant est préférée pour de nombreux invertébrés, y compris les échinodermes, cette opération est nécessaire pour immobiliser l'animale et facilite les procédures du prélèvement qui peuvent être douloureuses ou stressantes (Ross *et Ross* 2008 ; Cooper 2011 ; Gouveneaux 2016). L'anesthésie des

échantillons consiste à immerger l'animale dans une solution de $MgCl_2$ à 1% dans l'eau de mer (environ 10 g / l) pendant 15 min au froid. L'animale ne doit pas être transféré directement dans la solution anesthésiante, la solution concentrée doit être rajoutée graduellement à l'eau de mer contenant l'animale jusqu'à la concentration finale. Selon Gouveneaux (2016) la sur-relaxation peut entraîner une diminution de la pression coelomique, une formation de bulles d'air dans le coelome pourra par la suite induire l'éclatement des tissus.

IV.1.2.5.2 Caractérisation génétique d'*Ophioderma*

IV.1.2.5.2.1 Le choix des marqueurs

Le code-barres génétique COI (Cytochrome Oxidase sous unité I) est considéré comme un marqueur universel, rapide (facilement amplifiable) et efficace (son polymorphisme entraîne une accumulation plus rapide des mutations que l'ADN nucléaire) pour classifier les espèces (Hebert et al. 2003 ; Muth 2006). Il ne subit aucune recombinaison qui pourrait empêcher ou rendre plus délicate la reconstitution de la succession des événements démographiques et évolutifs subis par les lignées, autrement dit, l'arrangement des gènes est bien conservé dans l'ADN mitochondriale (Boissin 2008 ; Marzouk 2016). Mais comme le COI est transmis d'une manière uniparentale héritées de la lignée maternelle, il ne peut pas donner une vision sur les mouvements évolutifs qui affectent les mâles, ou qui affectent différemment les mâles et les femelles (Toews et Brelsford 2012 ; Pons et al. 2014). De ce fait, l'utilisation conjointe de deux marqueurs génétiques semble être une stratégie pertinente pour valider certaines interprétations et permettre de différencier de façon plus ou moins sensible les espèces d'*Ophioderma*.

Le marqueur nucléaire EF1 (Elongation Factor 1- α) a été choisi avec le COI dans cette étude afin de garantir la continuité avec les études précédentes (Boissin et al. 2011 ; Weber et al. 2015, 2019 ; Gouillieux et al. 2024) et d'effectuer une comparaison plus appropriée.

IV.1.2.5.2.2 Extraction d'ADN

L'extraction d'ADN est effectuée selon le protocole QIAGEN DNeasy Blood and Tissue Kit à partir d'un très petit morceau de bras. L'ADN est élu deux fois dans le kit d'extraction dans 60 μ l et 30 μ l du tampon respectivement puis 1 μ l est dilués 10 fois avant d'être vérifiés sur le gel d'agarose et par la suite amplifiés.

IV.1.2.5.2.3 Electrophorèse

Les ADN sont vérifiés sur un gel d'agarose de 1 % (1g de gel dans 100 ml de TAE 0.5x (tris acétate EDTA dilué 2 fois dans l'eau) contenant du bromure d'éthidium (TBE) pour suivre la migration d'ADN sur le gel par fluorescence sous UV. Un mélange d'ADN et de tampon de charge Omega bio-tek (3 μ l /4 μ l respectivement) est préparé avant d'être inclut dans les puits (environ

6 µl dans chaque puits) le premier puits contient le marqueur de taille smart leader SF. La migration d'ADN est effectuée sur une plaque d'électrophorèse sous une tension de 200 v pendant 30 min (**Figure 26B, C et E**). L'observation sous UV est effectuée à l'aide d'un appareil Gel Doc de type BIORAD (**Figure 26F**).

IV.1.2.5.2.4 Amplification

Le mélange réactionnel pour la PCR est préparé dans une salle Pré-PCR sous une hotte menuée des rayons UV permettant sa décontamination. Le mélange contient 1µl d'ADN, 16,48 µl d'H₂O stérile, 1,5 µl de MgCl₂, 0,5 µl de mélange dNTP stock, 0,2 µm d'amorce sens (F), 0,2 d'amorce antisens (R), 0,13 µl d'enzyme Taq polymérase et 5 µl de solution tampon 5X flexi-go. Les amorces utilisées dans cette étude sont répertoriées dans le **Tableau 5**.

Tableau 5 : Amorces utilisées dans l'amplification et le séquençage des ADN.

	COI	EF1
Sens (F)	CCTGCAGGAGGAGGAGAYCC	CCACATTGCATGCAAGTTT
Antisens (R)	AGTATAAGCGTCTGGGTAGTC	TCTCTTGGTCATCTTGGTTG

La PCR démarre par dénaturation d'ADN à 94°C pendant 5min ensuite une succession de 40 cycles de dénaturation à 94°C/ 40 S, hybridation à 50°C / 40s, élongation à 72°C / 1min et une élongation finale à 72°C pendant 5min (**Figure 26D**).

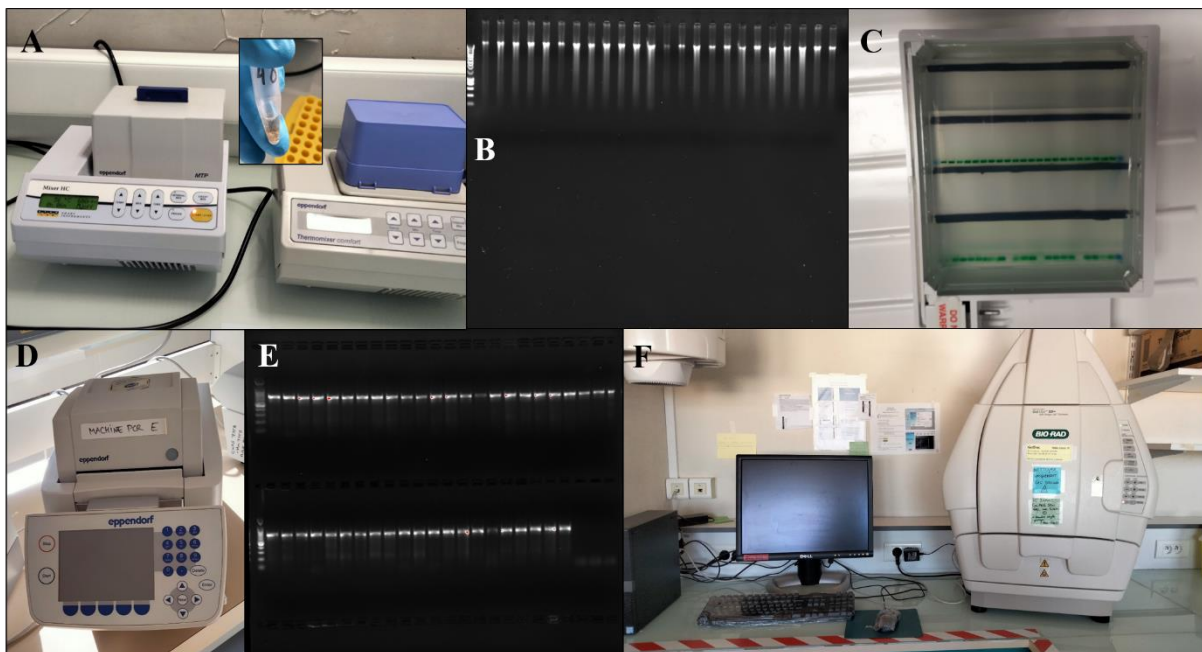


Figure 26 : Matériels utilisés pour extraction et amplification d'ADN d'*Ophioderma*. A : la lyse des tissus dans un incubateur ; B : vérifications de l'extraction d'ADN sur un gel d'agarose ; C : électrophorèse ; D : appareil à PCR pour amplification ; E : vérification de la PCR ; F : appareil Gel Doc.

IV.1.2.5.2.5 Séquençage

Les ADN sont envoyés à une entreprise allemande (Eurofins Genomics, Berlin, Allemagne) pour faire un séquençage Sanger. Cette méthode consiste à mettre l'ADN à séquençer avec des amorces, de l'ADN polymérase et des nucléotides d'ADN (dATP, dTTP, dGTP et dCTP). Des nucléotides didésoxy (ddATP, ddCTP, ddGTP et ddTTP) marqués par un fluorochrome (colorant) et sont également ajoutés. Ces nucléotides empêchent la formation de la liaison phospho-diester, et donc la poursuite de l'élongation du brin d'ADN. Une PCR est réalisée en amont, puis une électrophorèse qui permet de classer les fragments selon leur taille et ainsi d'obtenir la séquence nucléotidique. Les ddNTP marqués par un fluorochrome sont détectés suite à l'exposition au rayon laser excitant la molécule fluorescente et permettant d'obtenir un électrophorégramme.

IV.1.2.5.3 Caractérisation morphologique d'*Ophioderma*

La morphologie des échantillons est discutée selon les clés (critère morphologiques) décrits par Stöhr et al. (2020) (**Tableau 6, Figure 27**).

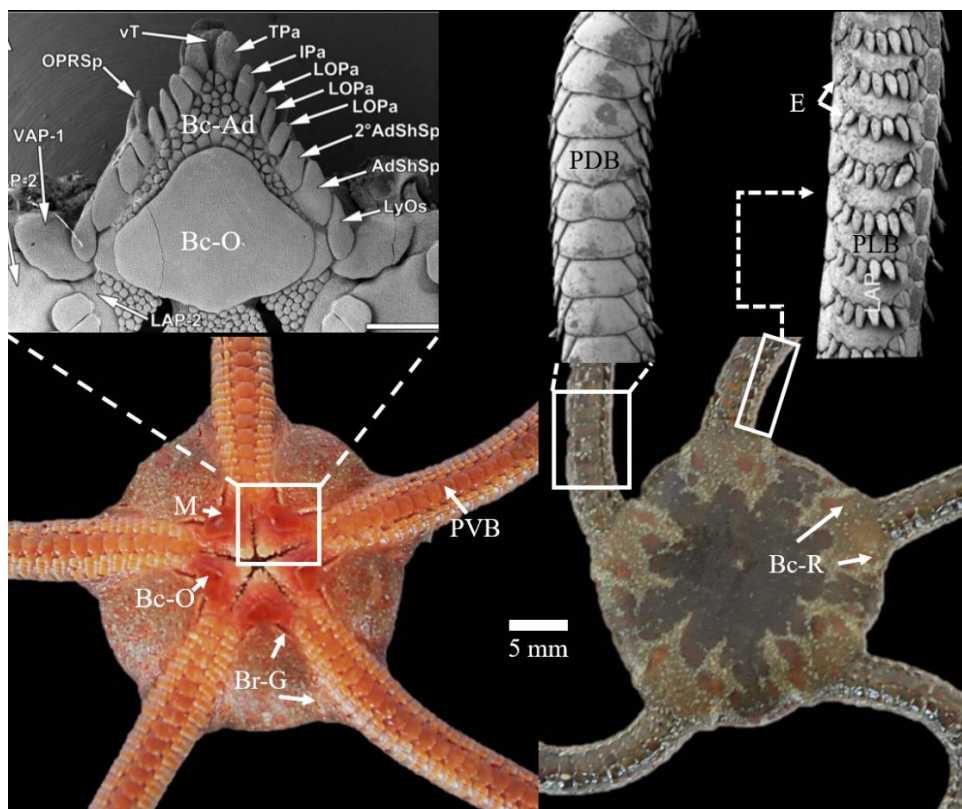


Figure 27 : Morphologie d'*Ophioderma* (Hendler 2018 ; Stöhr et al. 2009 modifiées). M : madréporite ; Bc-O : bouclier orale ; PVB : plaques ventrales de bras ; Br-G : bourses génitales ; Bc-R : bouclier radial ; E : épines ; PDB : plaques latérales de bras ; LyOs : l'ossicule de Lyman ; AdShSp : épines du bouclier adoral ; LOPa : papilles orales latérales ; IPa : papilles infra-dentales ; TPa : papilles dentales ; vT : dent ventrale ; OPRSp : papille plate orale ; VAP : plaque ventrale de bras ; LAP : plaque latérale de bras.

IV. *O. longicaudum*

Tableau 6 : Caractères clés qui distinguent les espèces d'*Ophioderma* Müller & Troschel, 1840 (le complexe d'espèces d'*O. longicauda*) de la mer Méditerranée, de l'océan Atlantique Nord-Est et Tropical (Stöhr et al. 2020). PDB : plaques dorsales des bras.

	<i>O. longicaudum</i>	<i>O. gueneense</i>	<i>O. africanum</i>	<i>O. hybridum</i>	<i>O. zibrowii</i>
PDB	Multiples	Généralement unique	Généralement unique / 2 pièces	Généralement \geq 2 pièces, parfois unique	Unique
L'épaisseur des PDB	Bombées	Plates	Plates	Plates / peu bombées	Plates
Epines	[7-10]	[8-13]	8	[7-10]	7
Bouclier radiale	Couvert de granules	Couvert	Couvert	Généralement couvert	Généralement nue
Couleur dorsale	Rouge noirâtre à brun	Grisâtre foncé/ brun verdâtre, taches blanches / sombres, des anneaux noirs sur le disque, limite distale du PDB taché de blanc et de noir.	Brun foncé, parfois disque tacheté, taches noires le long de la limite distale des PDB	Brun / olive, schémas blancs sur le disque, taches blanches le long de la limite distale des PDB	Brun verdâtre / olive, taches blanches le long de la limite distale des PDB
Couleur ventrale	Comme le dorsal	Vert pâle ou crème	Comme le dorsal	Comme le dorsal	Comme le dorsal
Papilles orales	8	9	8	[7-10]	8
Période de reproduction	Juillet –Août	?	Août	?	Mai-Juin
Mode de reproduction	Pondeuse à larve planctonique	Probablement Pondeuse à larve planctonique	Pondeuse à larve planctonique	Probablement couvante	Couvante

IV.1.2.5.4 Caractérisation morphométrique d'*Ophioderma*

L'analyse canonique a été décrite la première fois par Harrold Hotelling (1936), c'est une procédure qui permet de caractériser les combinaisons linéaires entre des variables aléatoire et de lier les formalismes de plusieurs techniques de la statistique multivariée (Croux et Dehon 2002). Dans cette étude, l'analyse canonique des variantes a été utilisée pour définir les relations linéaires entre les variables morphométriques de 67 individus d'*Ophioderma* et leurs stations

IV. *O. longicaudum*

d'échantillonnage (Salamandre, Stidia Est et Stidia Ouest), autrement dite pour vérifier l'effet stations sur la morphologie d'*Ophioderma*.

Les variables considérées pour l'étude morphométriques sont illustrées dans la **Figure 28**, ils sont mesurés des deux faces dorsale et ventrale. Les 11 variables représentent la moyenne des cinq mesures prises dans le sens d'aiguilles de montre à partir de la madréporite.

Les variables de la face dorsale (**Figure 28A**) ont été prises à l'aide d'un pied à coulisse ($\pm 0,01$ mm) et un ruban gradué, elles renferment : le diamètre de disque qui représente la moyenne des distances entre les boucliers radiaux et l'interradius [$dd = (d1 + d2)/2$] ; la longueur des bras intacts et non régénérés ; la largeur proximale des bras et la largeur d'interradius.

Les variables de la face ventrale (**Figure 28B**) ont été mesurés à partir des photos par le logiciel ImageJ (± 0.001 mm). Ces variables sont : la longueur et la largeur de la madréporite, le ratio largeur / longueur de la madréporite, la longueur et la largeur du bouclier oral, la longueur du bouclier adoral et une seule variable qualitative a été considérée, à savoir la présence ou l'absence de taches blanches sur les plaques du bras ventral.

Pour éliminer l'effet de taille, toutes les mesures ont été standardisées par rapport aux diamètres du disque.

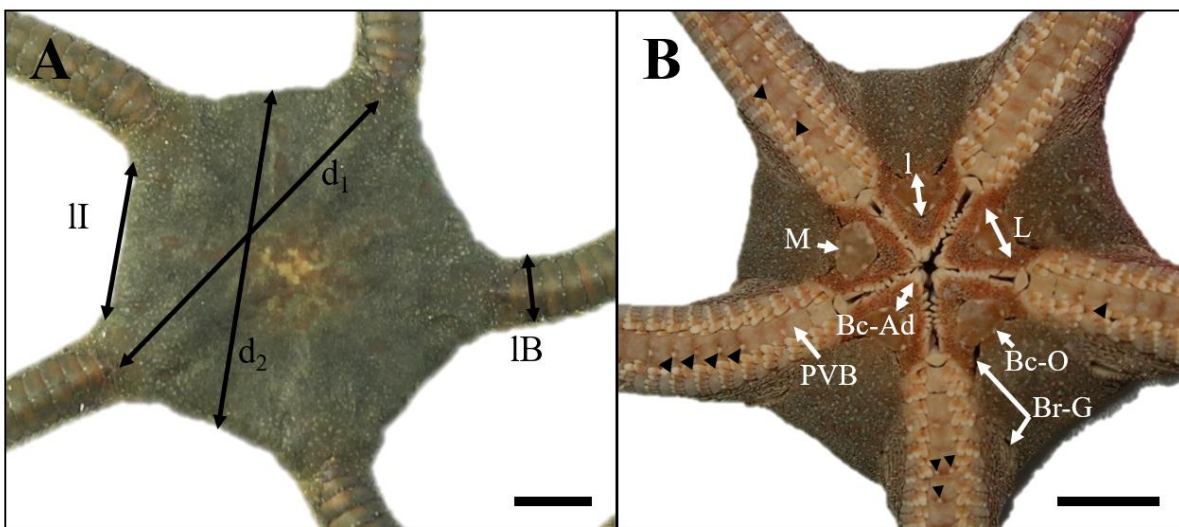


Figure 28: Les mesures prise de la face dorsale (A) et ventral (B) d'*Ophioderma*. II : largeur d'interradius ; IB : largeur du bras ; d1 et d2 : petit et grand diamètre du disque ; M : madréporite ; L et l : longueur et largeur de la madréporite et le bouclier oral ; Bc-O : Bouclier oral ; Bc-Ad : bouclier adoral ; Br-G : Bourses génitales ; PVB : plaque ventrale du bras. Les flèches noires représentent les taches blanches sur les PVB. La barre d'échelle = 5mm.

La représentation graphique de l'ACV sous forme de nuage de points est effectuée à l'aide du logiciel Past v 1.93. Un test de λ -Wilk par une approximation du χ^2 est réalisé pour estimer le degré de discrimination de chaque axe.

IV.1.3 Résultats

IV.1.3.1 Caractérisation génétique

Sur 67 échantillons, 66 séquences sont obtenues pour le COI de 630 paires de bases, et 65 séquences du EF1 de 230 paires de bases appartenant au cluster 3 (*O. longicaudum*) de l'ancien complexe d'espèce d'*O. longicauda*.

IV.1.3.2 Caractérisation morphologique d'*Ophioderma longicaudum*

Les individus analysés montrent une variété morphologique importante, les plaques dorsales des bras sont de trois types : uniques, multiples ou deux (02) pièces par articulation, parfois bombées, peu bombées ou bien plates, leurs limites distales sont principalement tachetées de blancs et noir (**Figure 29** ; **Figure S4** ; **Tableau 7**).

La plupart des individus ont une couleur olive et brune sur les deux faces dorsale et ventrale néanmoins, plusieurs variations sont observées comme des disques noirâtres et rougeâtres sur la face dorsale et crème à orange sur la face ventrale (**Tableau 8**; **Figure 31-Figure 32**, **Figure S1—S3**). Le bouclier radial, trois types sont observés : couvert de granules, nu et mixte (**Figure 30**), ce dernier veut dire que pour le même individu une partie du bouclier est couverte et l'autre est nue. Le nombre des papilles oraux est entre 6 et 13. Le nombre des épines de bras est entre 7 et 13 épines. Les individus qui ont des disques inférieurs à 16 mm ont entre 7 et 10 épines, ceux qui ont des disques entre 16 et 27 mm ont entre 7 et 13 épines, et ceux avec un disque qui dépasse 22 mm ont entre 12 et 13 épines (**Figure S4**).

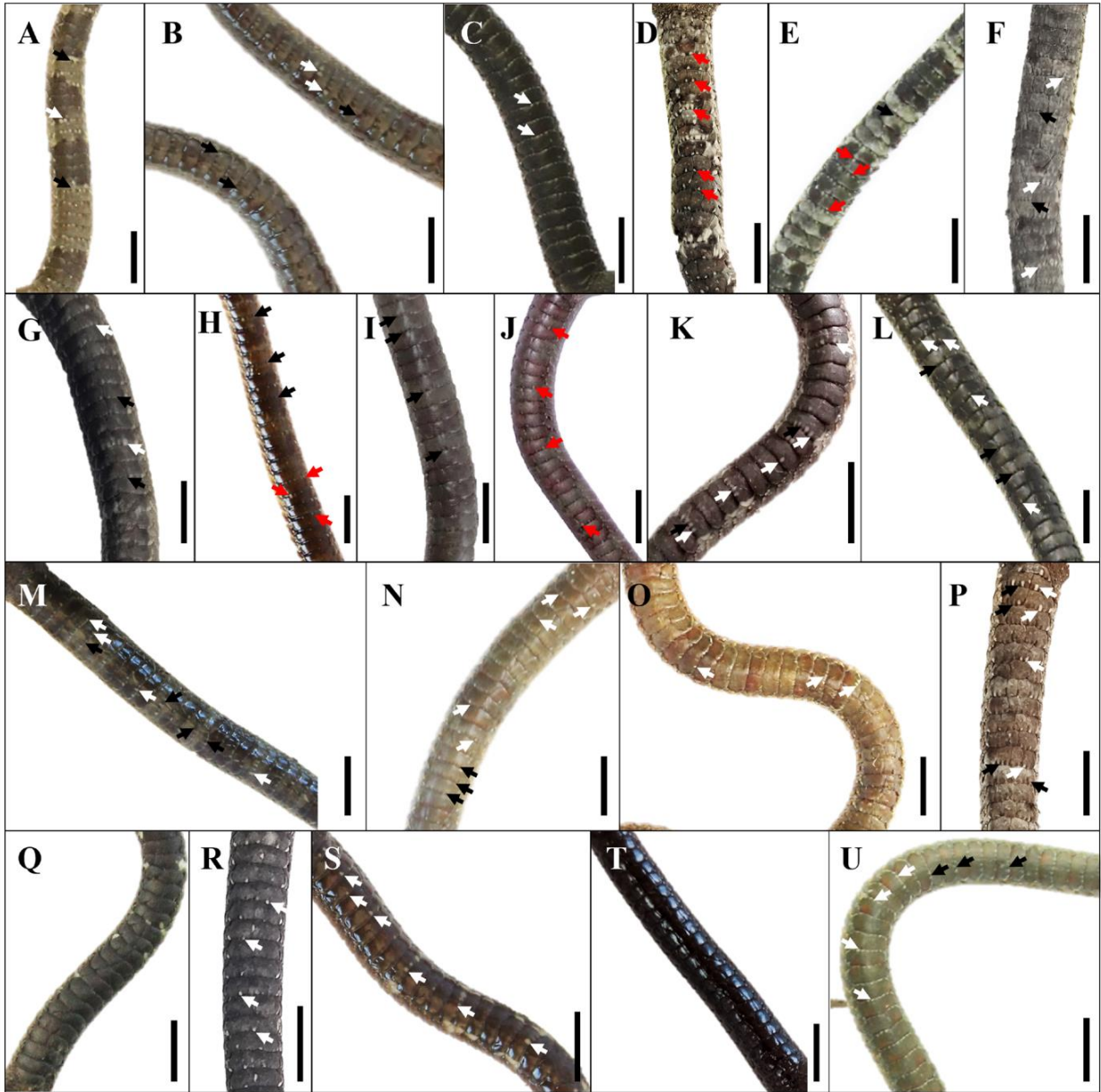


Figure 29 : Variation morphologique de la limite distale des plaques dorsales des individus d'*Ophioderma*. Les lettres réfèrent à la description dans le **Tableau 8**. Les flèches noires montrent les taches noires, les flèches blanches montrent les taches blanches et les flèches rouges montrent les taches blanches entourées par le noir. Barre d'échelle = 0,5 cm.

Tableau 7 : Description de la limite dorsale des individus d'*Ophioderma*. Les lettres dans la colonne « Code » réfèrent les images dans la **Figure 29**.

Limite distale des plaques dorsales de bras (PDB)	Code
Droite, irrégulière, distalement concave, tranchante, grosses taches blanches / de petites taches noires sur les bandes grises, sur certaines PDB alternance des taches noir et blanches	A
Droite, émoussée, taches noires, quelques taches blanches sur les PDB proximaux	B
Droite/ concave, émoussée, petites taches blanches	C
Concave/ droite, tranchante, grosses taches blanches entourées par le noir / taches noires	D
Droite/ concave, peu émoussée, de très petites taches blanches entourées par le noir	E
Droite, irrégulière, tranchante, grosses taches blanches entrecoupées par le noir, parfois alternance des taches noir et blanches	F
Concave/ droite, straight, peu émoussée, petites taches noires/ grosses taches blanches sur certains PDB	G
Droite, émoussée, petites taches noires et peu de taches blanches entourées par le noir	H
Concave, irrégulière, peu émoussée, nuance de petites taches noires sur quelques PDB	I
Concave/ droite, émoussée, taches blanches entourées par le noir sur quelques PDB	J
Droite/ concave, émoussée, grosses taches blanches / petites taches noires et parfois alternances des deux	K
Droite/ concave, émoussée, quelques taches blanches/ noires sur quelques PDB	L
Droite, irrégulière, distalement concave, tranchante, grosses taches blanches / de petites taches noires sur certaines PDB alternance des taches noir et blanches	M
Droite, irrégulière, émoussée, peu de taches blanches et nuances de taches noires sur quelques PDB	N
Concave/ droite, irrégulière, émoussée, rares taches blanches sur quelques PDB	O
Droite, irrégulière, distalement concave, émoussée, grosses taches blanches / petites taches noirs, sur certains PDB alternance des deux	P
Concave, irrégulière, tranchante, non tachetée	Q
Droite/ concave, émoussée, peu de taches blanches	R
Droite/ concave, irrégulière, tranchante, grosses taches blanches sur quelques PDB	S
Droite, irrégulière, émoussée, non tachetée	T
Droite, concave, tranchante, alternance de très petites taches blanches et noires	U

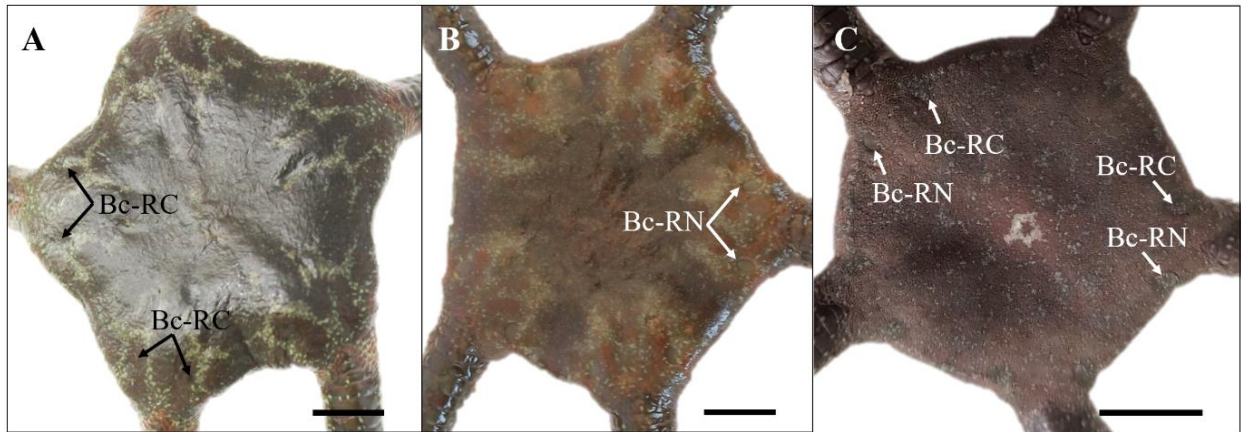


Figure 30 : A : Bouclier radial couvert ; B : nu ; C : mixte. Bc-RC : bouclier radial couvert ; Bc-RN : bouclier radial nu.

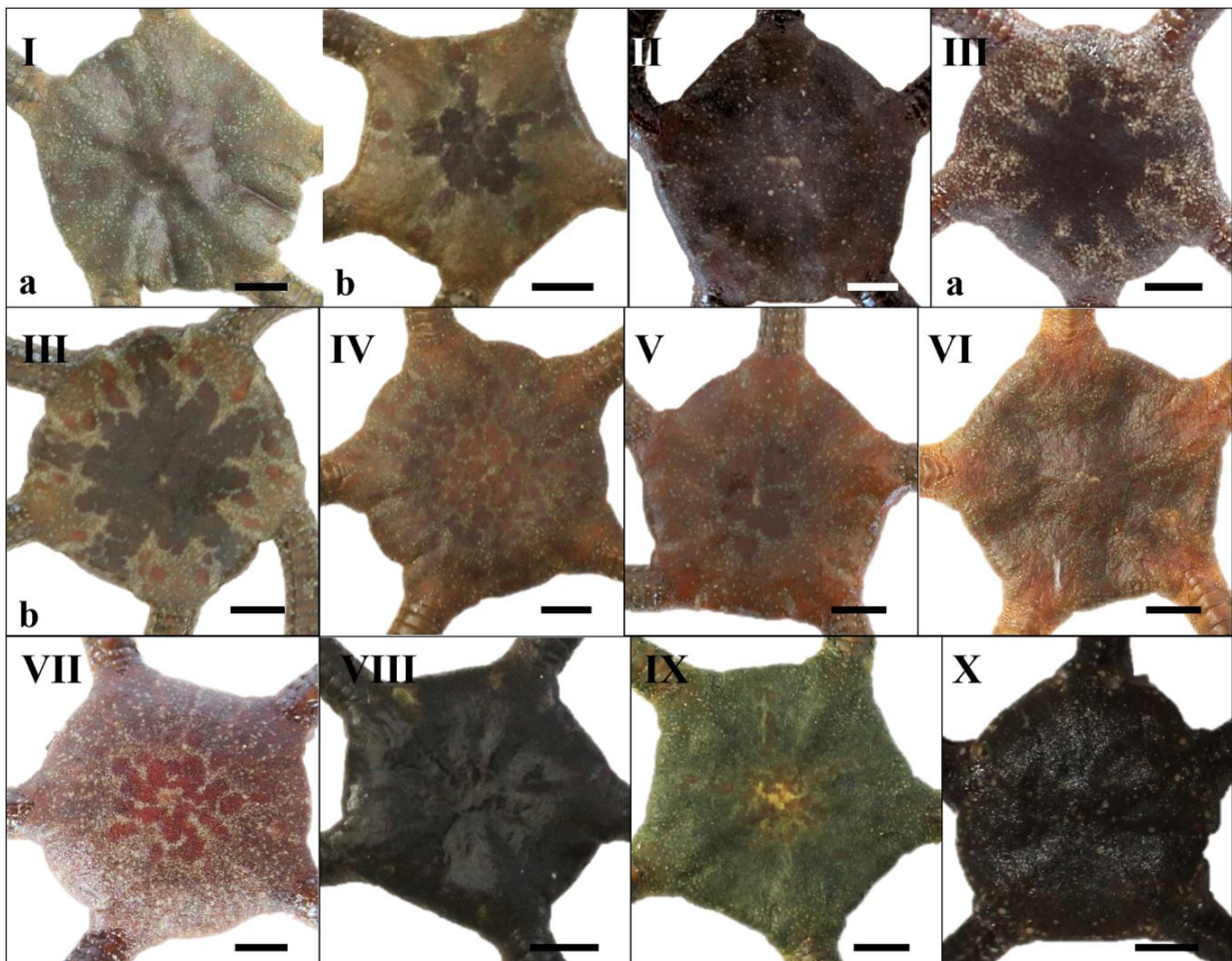


Figure 31 : Couleur dorsal du disque. Les chiffres romains réfèrent à la description dans le **Tableau 8**. I : l'aspect général d'aspect olive (a) et brun (b). III : nuance de brun (a) et vert olive (b). Barre d'échelle = 0,5 cm.

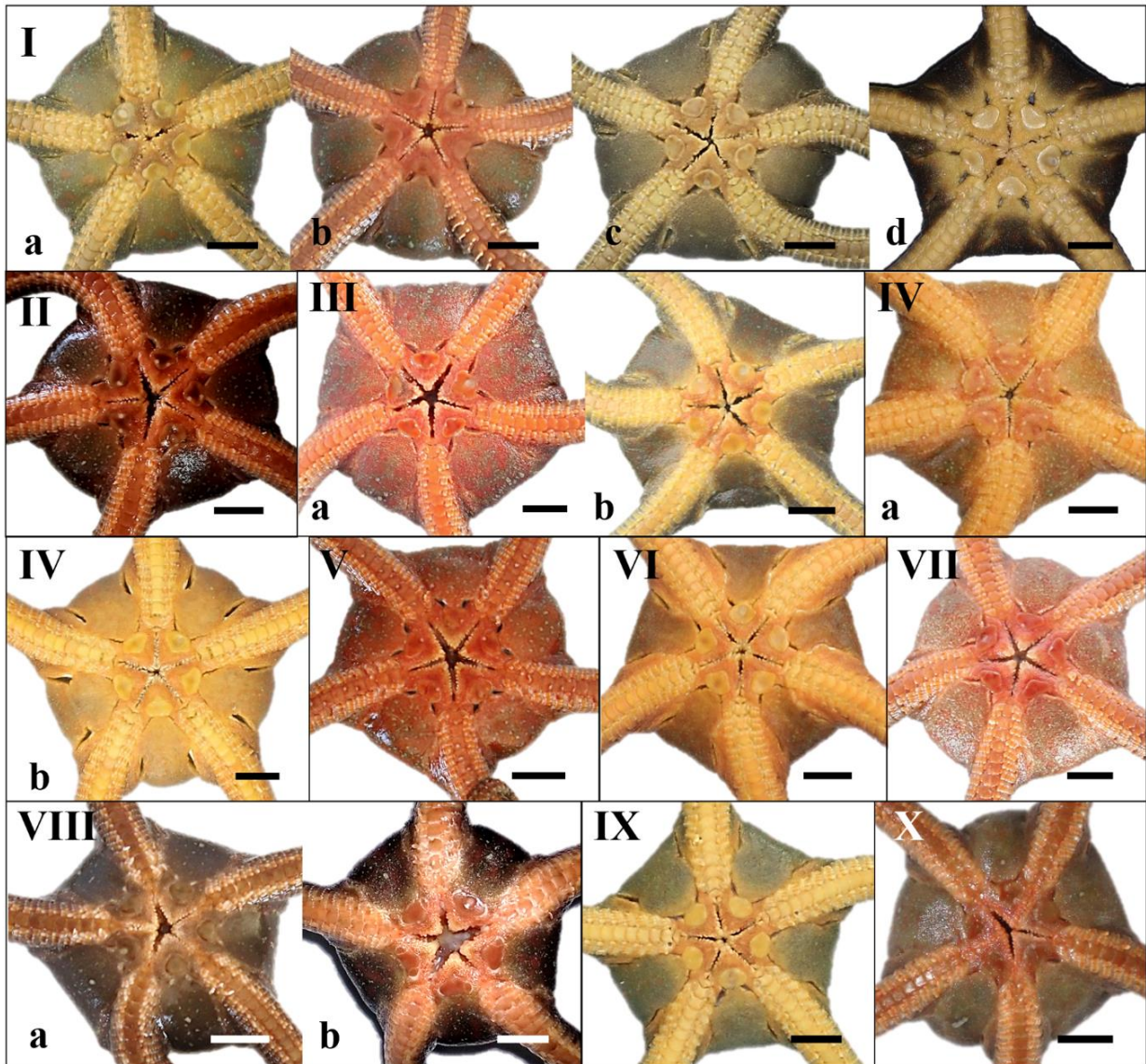


Figure 32 : Couleur ventral du disque. Les chiffres romains réfèrent à la description dans le **Tableau 8**. I : disque olive (a), brun (b), olive avec des taches blanches (c) et dégradation du brun foncé à crème (d) ; III : description générale du type III (a), comme le dorsal qui vire au crème (b) ; IV : Description générale du type IV (a), disque jaune crème à orange (b) ; VIII : La description générale du type VIII (a), disque avec schéma orange (b). Barre d'échelle = 0,5 cm.

Tableau 8 : Description de la couleur dorsale du disque d'*Ophioderma*. Les chiffres romains réfèrent aux images dans la **Figure 31**.

Couleur dorsale	Code
Vert olive (a)/ brun (b), taches noires au milieu du disque, parfois sont collées et s'étalent dans la zone interradiale en deux rangés, taches blanches dispersées sur tout le disque parfois plus grand au centre	I
Nuance de brun, grosses taches blanches	II
Nuance de brun (a) et vert olive (b), couleurs vives, panachés de blanches, noires, rouges et oranges taches	III
Panaché de vert, brun et blanc, taches brunes et orange entourées de noir ou blanc	IV
Vert rougeâtre, taches brunes et oranges, de petites taches blanches, certains granulés sont détachés des disques par frottement.	V
Brun rougeâtre, tâches blanches	VI
Vert à brun clair, taches brunes rougeâtres, taches blanches	VII
Brun noirâtre, certains (non représentés sur Figure 31) présentaient des taches blanches et des taches brunes au milieu du disque.	VIII
Vert, petites taches noires et blanches	IX
Nuance de brun, taches blanches entourées de noir, série de taches blanches sur le contour du disque formant un ruban.	X

La description morphologique détaillée des 67 individus collectés des trois stations selon les critères établis par Stöhr et al. 2020 sont regroupés dans **Tableau 3-Tableau 9** et les **Figure 29—Figure 32**. Le nombre des papilles oraux est indiqué comme un intervalle, le nombre le plus fréquent est indiqué juste après l'intervalle suivi par sa fréquence d'apparition entre parenthèse par exemple l'individu LPVCMRMS2021.652 possède entre 7 et 11 papilles et le nombre 8 est apparus 5 fois.

En se basant uniquement sur les critères morphologiques (Stöhr et al. 2020), rend l'identification exacte des individus collectés difficile. Chaque individu étudié présente des caractères qui se chevauchent et interfèrent avec celles qui caractérisent plusieurs espèces D'*Ophioderma*, raison pour laquelle, dans la dernière colonne du **Tableau 9**, nous avons noté le nombre de critères qui ressemblent à telle ou telle espèce par exemple dans le cas du premier individu, nous avons trouvé 5 critères qui ressemble à *O. hybridum* et 4 à *O. longicaudum*. Vue la grande variabilité morphologique de notre échantillon, nous avons séparé en deux colonnes la couleur de la face dorsale du disque de celle de la limite distale de plaques dorsales du bras.

IV. *O. longicaudum*

Tableau 9 : Morphologie individuelle d'*Ophioderma* de la côte ouest algérienne. dd : diamètre de disque ; PDB : plaque dorsales des bras ; BR : bouclier radiale ; EB : Epines des bras ; PO : Papilles orales. Les lettres (A—U) dans la colonne limite distal des PDB se réfèrent à la description dans le **Tableau 7** et la **Figure 29**. Les chiffres romains (I—X) dans la colonne des couleurs dorsales renvoient aux descriptions du **Tableau 8** et la **Figure 31**. La couleur ventrale se réfère à la **Figure 32**. Le nombre de papilles orales est donné sous forme d'intervalle, le nombre le plus fréquent est indiqué juste après l'intervalle suivi de sa fréquence d'apparition entre parenthèses (par exemple, l'individu LPVCMRMS2021.652 avait entre 7 et 11 papilles et le nombre 8 est apparu cinq fois). Les cellules vides indiquent la même observation que la précédente.

Individu	dd (mm)	Limite distal des PDB	Couleur dorsale	Couleur ventrale	Type de PDB	Epaisseur de PDB	BR	Nombre d'EB	Nombre de PO	Critères communs avec les espèces d' <i>Ophioderma</i>
Salamandre										
LPVCMRMS2020.601	23,41	U	IX	Vert clair et crème	Multiples / 2 pièces	Plate	Nu	[7–10]	8	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 5 d' <i>O. zibrowii</i>
LPVCMRMS2020.602	23,67	B	III	Comme le dorsal vire vers le crème	Multiples	Bombée	Mixte	[9–10]	[7–9] 8	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. zibrowii</i> et <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2020.603	25,39	N	IV	Jaune crème à orange		Nu	[8–9]	[7–8] 8	7 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. zibrowii</i> et 2 pour le reste	
LPVCMRMS2020.604	25,61	A	I	Comme le dorsal		Plate	Mixte	[8–12]	[8–9] 9	6 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. zibrowii</i> et 4 d' <i>O. guineense</i>
LPVCMRMS2020.605	24,60	B	I				[7–9]	[7–8]	7 critères d' <i>O. hybridum</i> , 3 d' <i>O. guineense</i> et 2 pour le reste	
LPVCMRMS2020.606	22,07	F	I	Dégradation du brun foncé à crème		Couvert	[8–7]	8	7 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. guineense</i> et 3 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2020.607	23,91	C	III	Comme le dorsal	Unique	Bombée		[7–8]	[8–9]	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 2 d' <i>O. zibrowii</i> et <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2020.608	24,71	O	VI	Comme le dorsal et plus claire	Multiples	Peu bombée	Nu	[7–11]	[7–8]	5 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2020.609	21,68	E	I	Comme le dorsal	Unique	Plate	Couvert	[7–9]	[8–9] 8	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 2 d' <i>O. zibrowii</i> et <i>O. guineense</i>

IV. *O. longicaudum*

LPVCMRMS2020.610	22,51	C	I	Olive taches blanches				[8–11] 9	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. guineense</i>	
LPVCMRMS2020.611	25,16	B	I	Comme le dorsal	Multiples	Bombée	Mixte	[8–10] 8	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. zibrowii</i>	
LPVCMRMS2020.612	24,98	L	III	Comme le dorsal vire vers le crème		Plate	Nu	[7–11] [7–9] 8	6 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. zibrowii</i> et 3 d' <i>O. guineense</i>	
LPVCMRMS2020.613	22,77	B	I	Comme le dorsal		Bombée		[7–10] [7–10] 9	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 5 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2020.614	20,33	B	I	Brun taches blanches	2 pièces	Plate	Couvert	[8–10] [8–9]	9 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. africanum</i> et 3 d' <i>O. guineense</i>	
LPVCMRMS2020.615	19,05	A	I	Comme le dorsal	Multiples			[7–10] [7–10]	9 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. longicaudum</i> et <i>O. guineense</i>	
LPVCMRMS2020.616	20,12	H	I	Comme le dorsal		Plate	Nu	[8–11] [7–10]	8 critères d' <i>O. hybridum</i> et 5 d' <i>O. zibrowii</i>	
Stidia-Ouest										
LPVCMRMS2020.617	19,21	A	I	Comme le dorsal	Multiples	Bombée	Couvert	[7–8] [7–9]	5 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2020.618	18,38	Q	VIII			2 pièces	Peu bombée	Nu	[7–10] 8	4 critères d' <i>O. hybridum</i> et 5 d' <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2020.619	19,00	A	I	Brun taches blanches	Multiples	Bombée	Mixte	[7–10] [7–10]	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2020.620	19,81	B	I	Comme le dorsal					8	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2020.621	18,17	A	II						[8–10] [7–10] 8	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2020.622	23,45	N	IV			Plate	Nu	[7–12] [7–9] 8	5 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. zibrowii</i>	
Stidia-Est										
LPVCMRMS2021.623	22,05	G	I			Plate	Nu	[8–12] [7–9] 8 (6)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> , 5 d' <i>O. guineense</i> et 4 d' <i>O. zibrowii</i>	
LPVCMRMS2021.624	19,51	D	II	Comme le dorsal	Multiples	Peu bombée	Couvert	[7–11] [7–10]	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. guineense</i>	
LPVCMRMS2021.625	22,62	D	I			Peu bombée			[7–10] [7–9]	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. guineense</i>
LPVCMRMS2021.626	22,95	D	I			2 pièces	Plate	Mixte	[8–10] [7–8] 8	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. zibrowii</i> et <i>O. guineense</i>

IV. *O. longicaudum*

LPVCMRMS2021.627	17,83	A	I	Unique		[8–11]	[7–8]	8 critères d' <i>O. hybridum</i> , 5 d' <i>O. zibrowii</i> et 4 d' <i>O. guineense</i>	
LPVCMRMS2021.628	24,94	D	III	Multiples	Bombée	[8–10]	[7–8]	8 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. zibrowii</i>	
LPVCMRMS2021.629	22,53	B	III			Nu	[7–9]	[8–10] 8	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 5 d' <i>O. zibrowii</i> et <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2021.630	22,00	N	V				[7–10]	[8–10] 9 (7)	8 critères d' <i>O. hybridum</i> et 5 d' <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2021.631	24,49	A	I	2 pièces			[7–10] 8 (6)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2021.632	20,84	M	VIII	Multiples	Plate	Couvert	[5–9] 8 (7)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 pour le reste	
LPVCMRMS2021.633	20,77	B	I			Mixte	[7–9] 8 (5)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 2 pour le reste	
LPVCMRMS2021.634	19,15	S	VIII	Unique	Bombée	Nu	[7–12]	[7–9] 8 (5)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. zibrowii</i>
LPVCMRMS2021.635	14,58	Q	VIII			Couvert	[7–9]	[7–8] 8 (9)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. guineense</i> et <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2021.636	21,27	U	X	Multiples	Plate	Nu	[7–10]	[7–9] 8 (6)	8 critères d' <i>O. hybridum</i> , 3 d' <i>O. guineense</i> et 2 pour le reste
LPVCMRMS2021.637	23,12	A	I	2 pièces	Peu bombée	Mixte	[8–10]	[7–9]	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. zibrowii</i>
LPVCMRMS2021.638	23,35	A	II		Bombée		[8–11]	8	5 critères d' <i>O. longicaudum</i> et 5 d' <i>O. hybridum</i>
LPVCMRMS2021.639	24,22	P	VII	Multiples	Peu bombée	Couvert	[8–11]	[7–9] 8 (7)	5 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2021.640	26,66	B	III		Bombée	Nu	[8–11]	[7–10] 8 (4)	5 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. zibrowii</i> et <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2021.641	21,74	B	III	2 pièces	Plate	Couvert	[8–12]	[8–9]	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. guineense</i> et <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2021.642	20,36	B	I			Nu	[7–10]	[8–10] 8 (7)	8 critères d' <i>O. hybridum</i> et 7 d' <i>O. zibrowii</i>
LPVCMRMS2021.643	17,73	A	I			Couvert	[7–11]	[8–10] 9 (6)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> , 5 d' <i>O. guineense</i> et 4 d' <i>O. zibrowii</i>
LPVCMRMS2021.644	19,85	M	III			Mixte	[8–10]	[7–9] 8 (6)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 5 d' <i>O. zibrowii</i>
LPVCMRMS2021.645	23,22	A	I	Multiples	Peu bombée	Couvert	[7–10]	[8–10] 9 (6)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. guineense</i>
LPVCMRMS2021.646	19,79	A	I		Mixte	[7–11]	[7–9] 8 (5)	5 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. zibrowii</i>	

IV. *O. longicaudum*

LPVCMRMS2021.647	14,41	M	VIII		Plate	Couvert	[7-9]	[7-10] 8 (5)	8 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. guineense</i>	
LPVCMRMS2021.648	24,41	I	I			Mixte	[7-10]	[8-11] 8 (6)	5 critères d' <i>O. hybridum</i> , 2 d' <i>O. africanum</i> et 3 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2021.649	23,41	J	I	2 pièces	Peu bombée		[8-12]	[6-9] 8 (5)	5 critères d' <i>O. hybridum</i> , 3 d' <i>O. zibrowii</i> et 1 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2021.650	25,43	A	I			Couvert	[8-13]	[8-10] 8 (5)	5 critères d' <i>O. hybridum</i> et 2 d' <i>O. guineense</i> et <i>O. africanum</i>	
LPVCMRMS2021.651	23,66	A	I				[8-11]	[7-9] 8 (5)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. zibrowii</i>	
LPVCMRMS2021.652	25,20	A	I		Bombée			[7-11] 8 (5)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. zibrowii</i> et 1 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2021.653	21,26	B	I	Multiples	Peu bombée		[8-10]	[7-9] 7 (5)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. zibrowii</i>	
LPVCMRMS2021.654	22,62	B	I	2 pièces	Plate	Mixte	[7-10]	[7-9] 8 (5)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> , 5 d' <i>O. zibrowii</i> et 1 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2021.655	18,93	A	I			Multiples		[8-10]	[7-10] 8 (5)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 <i>O. zibrowii</i>
LPVCMRMS2021.656	17,01	K	I	Unique	Bombée		[7-10]	[7-8] 7 (7)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. zibrowii</i> et 1 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2021.657	15,27	K	I		Plate	Couvert	[7-8]	[7-8] 8 (8)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 4 d' <i>O. zibrowii</i> et <i>O. guineense</i>	
LPVCMRMS2021.658	21,03	A	I	2 pièces		Mixte	[9-11]	[7-10] 8 (8)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. zibrowii</i> et 4 d' <i>O. guineense</i>	
LPVCMRMS2021.659	14,17	A	I	Multiples	Peu bombée	Couvert	[7-9]	[7-9] 8 (5)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 2 pour le reste	
LPVCMRMS2021.660	24,91	B	I			Mixte	[8-11]	[13-9] 9(4)/10(4)	4 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. zibrowii</i>	
LPVCMRMS2021.661	25,95	B	II	2 pièces	Bombée	Nu	[8-11]	[7-8]	4 critères d' <i>O. hybridum</i> , 3 d' <i>O. zibrowii</i> et 2 d' <i>O. longicaudum</i>	
LPVCMRMS2021.662	23,49	B	III	Multiples		Couvert	[7-10]	[7-10] 8 (4)	7 critères d' <i>O. longicaudum</i> et 6 d' <i>O. hybridum</i>	

IV. *O. longicaudum*

LPVCMRMS2021.663	22,58	A	II			Peu bombée	Mixte	[7–11]	[8–9] 9 (8)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 2 d' <i>O. longicaudum</i>
LPVCMRMS2021.664	21,91	R	VIII				Nu		[7–9] 9 (5)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 2 d' <i>O. zibrowii</i> et <i>O. africanum</i>
LPVCMRMS2021.665	19,14	S	VIII	Comme le dorsal, des schémas oranges	2 pièces	Plate	Mixte	[7–10]	[7–9] 8 (5)	6 critères d' <i>O. hybridum</i> et 3 d' <i>O. africanum</i>
LPVCMRMS2021.666	16,75	A	II	Comme le dorsal		Peu bombée	Couvert		[7–9] 8/9 (4)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> , 4 d' <i>O. africanum</i> et 3 d' <i>O. guineense</i>
LPVCMRMS2021.667	21,29	T	VIII	Comme le dorsal, des schémas oranges	Multiples	Plate	Couvert	[8–10]	[7–10] 8(5)	7 critères d' <i>O. hybridum</i> et 5 d' <i>O. longicaudum</i>

IV.1.3.3 Caractérisation morphométriques

L'analyse canonique des variantes montrent une discrimination significative entre les 3 stations (λ -Wilk = 0,2402, $p = 6,955 \text{ E-}10$; **Figure 33A** ; **Tableau 10**). En effet, il y a un effet station définie par plusieurs variables penchées sur le premier axe (61,39 %), à savoir, la longueur et la largeur des bras, la longueur et la largeur de la madréporite et leur ratio, la longueur et la largeur du bouclier oral, la présence ou l'absence de taches blanches sur les plaques ventrales du bras et la largeur de l'interradius. Sur le deuxième axe (38,61 % ; **Figure 33B**), la longueur du bouclier oral et la longueur du bouclier adoral sont projetées. Les variables montrent un gradient de taille qui diminue en allant vers l'ouest de la côte de Mostaganem. Les individus collectés à Salamandre sont les plus grands, ceux de Stidia-Est ont une taille intermédiaire et ceux de Stidia-Ouest sont les plus petits.

Les individus de Salamandre ont des bras longs et fins séparés par une petite distance (largeur d'interradius) avec un bouclier oral, madréporite et bouclier adoral importants. En revanche, les individus de Stidia-Est avaient des bras courts et épais, séparés par une grande distance (largeur d'interradius), le madréporite, le bouclier oral et le bouclier adoral sont de petite taille. Les individus de Stidia-Ouest sont au milieu, mais certains partagent les mêmes caractéristiques avec ceux de Stidia-Est et d'autres avec ceux de Salamandre. Les plaques ventrales des bras de 20 individus récoltés à Stidia-Est et de 6 individus de Salamandre ont tendance à être tachetées contrairement à celles de Stidia-Ouest.

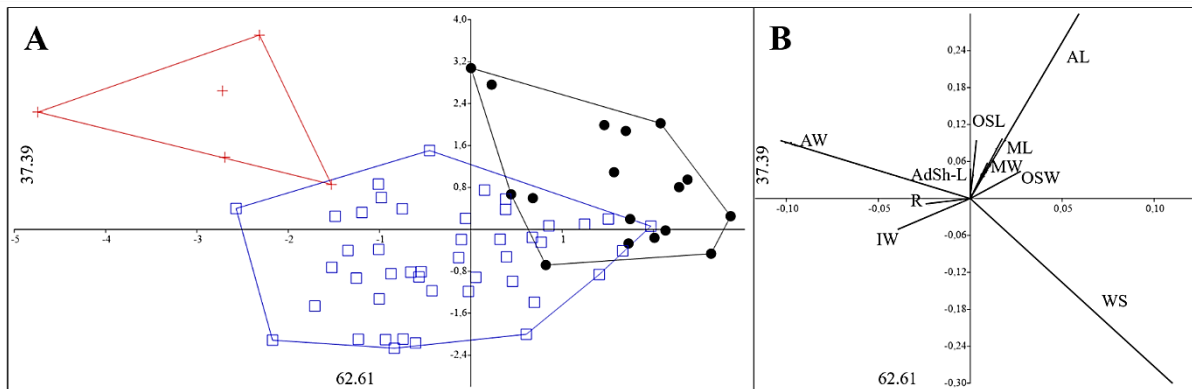


Figure 33 : Diagramme de dispersion de l'analyse canonique des variantes (A) et paramètres utilisés (B) dans l'étude morphométrique des individus d'*Ophioderma* collectés à Salamandre (●), Stidia-Est (□) et Stidia-Ouest (+). AL : Longueur du bras ; AW : Largeur du bras ; ML : Longueur du madréporite ; MW : Largeur du madréporite ; R : Ratio du madréporite ; OSL : Longueur du bouclier oral ; OSW : Largeur du bouclier oral ; WS : présence ou absence de taches blanches sur les plaques ventrales du bras IW : Largeur de l'interradius ; AdSh-L : Longueur du bouclier adoral.

IV. *O. longicaudum*

Tableau 10 : Résultat de l'ACV Post hoc (valeurs p) sur les différences morphométriques des individus d'*Ophioderma* issues des 3 différentes populations.

	Salamandre	Stidia-Ouest	Stidia-Est
Salamandre		0,01	9,96 E-06
Stidia-Ouest	0,01		0,00086
Stidia-Est	9,96 E-06	0,0001	

IV.1.4 Discussion

Les individus étudiés montrent une immense variabilité morphologique. La majorité des individus [05 de Stidia-Ouest, 13 de Salamandre et 43 de Stidia-Est] regroupent entre 5 à 8 critères en commun avec *O. hybridum*. Certains présentent en commun des ressemblances à : 1) *O. longicaudum* principalement par la pigmentation rouge, les multiplication et l'épaisseur de plaques dorsales des bras ; 2) *O. zibrowii* par le bouclier radial nu ; 3) *O. africanum* par les taches noires sur les limite distale des plaques dorsales des bras, l'épaisseur et le nombre de ces derniers et 4) *O. guineense* par la couleur crème du disque ventrale et la couleur et la multiplication des plaques dorsales des bras.

Les critères morphologiques se chevauchent principalement entre *O. hybridum* et *O. zibrowii* chez la population de Salamandre, *O. hybridum* et *O. longicaudum*, chez les individus de Stidia-Ouest et entre les trois espèces précitées chez la population de Stidia-Est et rarement avec *O. gueneense* et *O. africanum* (**Tableau 9**). Cette ressemblance peut être expliquée par plusieurs facteurs notamment la distance géographique entre les aires de distribution, la profondeur et la nature d'habitat. Où les trois premières espèces (*O. hybridum*, *O. longicaudum* et *O. zibrowii*) sont recensées en mer méditerranée : France, Tunisie, Chypre, Liban et Grèce dans les eaux peu profondes, alors que les deux autres (*O. gueneense* et *O. africanum*) sont rencontrés en Afrique Ouest : îles Sao Tomé et Príncipe, Golfe de Guinée, Guinée Equatoriale et le Sénégal, dans les eaux profondes (Stöhr et al. 2009 ; Boissin et al. 2011 ; Weber et al. 2013 ; Weber et al. 2014 ; Weber et al. 2019 ; Stöhr et al. 2020). Les espèces du complexe d'*O. longicaudum* (Boissin et al. 2011 ; Stöhr et al. 2009 ; 2020) ainsi que nos échantillons présentent tous une préférence aux habitats rocheux (sous ou / et entre les roches, falaises). Cette préférence peut être due à leur phototropisme négatif (Hendler et al. 1995).

Les individus ont montré de nouvelles caractéristiques morphologiques, qui ne figuraient pas dans les études précédentes, comme le nombre élevé de papilles orales et d'épines de bras rapporté chez les grands individus. Selon Stöhr et al. (2020), cette grande variabilité était très visible chez *O. hybridum* et la taille importante est une caractéristique d'*O. longicaudum*. Les

IV. *O. longicaudum*

auteurs ont suggéré qu'*O. hybridum* est un ancien hybride d'*O. longicaudum* et d'*O. zibrowii*, raison pour laquelle elle partage plusieurs traits avec ses deux espèces ancestrales.

Les variations dans la morphologie de nos échantillons peuvent être liées à la nature fluctuante de leur biotope. Selon Bickford et al. (2007), les espèces qui ont évolué dans un environnement très variable pourraient avoir une diversité morphologique étendue. Nos échantillons ont été prélevés dans un environnement relativement variable, à l'embouchure de l'Oued El Maqta (une rivière intermittente dont le régime hydrologique dépend fortement de précipitations irrégulières et saisonnières) et dans une zone portuaire (constamment exposée à des changements physiques et chimiques), ce qui signifie que la variation de leur morphologie peut avoir été influencée par leur environnement. Cette morphologie variable a été largement observée chez les échinides et les ophiures à différents stades de vie (Miner 2005 ; Podolsky et McAlister 2005 ; Soars et al. 2009 ; Hughes et al. 2012 ; Narvaez et al. 2020 Strathmann et al. 2020).

L'étude morphométrique de l'échantillon révèle une différence de taille entre les stations : les individus de la population de Salamandre sont de grande taille, ceux de Stidia-Est ont une taille intermédiaire, tandis que ceux de Stidia-Ouest sont de petite taille. L'aspect tacheté des plaques ventrales des bras est très remarquable chez les individus prélevés de Stidia-Est, cela peut être dû au nombre important des individus prélevés dans cette station par rapport aux deux autres.

IV.2 Sous-Chapitre IV : Phylogéographie de l'ophiure atlanto-méditerranéenne *Ophioderma longicaudum* intégrant de nouvelles données sur le cycle de reproduction de la population d'Algérie

IV.2.1 Introduction

Dans l'ancien complexe d'espèces *O. longicauda*, des études antérieures ont identifié six groupes génétiques correspondant à cinq espèces biologiques, trois pondeuses, dont *O. longicaudum*, et deux incubantes. Cette étude explore la phylogéographie de ce complexe d'espèces dans l'ensemble de son aire de répartition, y compris des populations supplémentaires occidentale : Algérie et côte atlantique française (Gouillieux et al. 2024). Les nouvelles populations sont intéressantes en raison de leur grande diversité morphologique, suggérant une hybridation potentielle avec d'autres espèces d'*Ophioderma*. Pour cela toutes les données obtenues sur ce complexe sont regroupées ici pour faire une analyse génétique et phylogéographique globale.

IV.2.2 Matériel et Méthodes

Pour l'extraction d'ADN, amplification et séquençage voir Matériel et Méthodes de la partie IV.1.

IV.2.2.1 Analyses génétique

Les séquences obtenues sont vérifiées manuellement à l'aide du logiciel Bioedit (Hall 1999), puis réunies avec les 877 séquences COI et 89 EF1 obtenues dans les études précédente (Boissin et al. 2011 ; Weber et al. 2015 ; 2019 ; Gouillieux et al. 2024) issues de différentes populations dans la méditerranée et l'Atlantiques ouest (**Figure 34, Tableau S2**). Les séquences de toutes les espèces du complexe *O. longicaudum* (cinq espèces correspondantes à six clusters) sont alignées par l'algorithme Muscle sur le logiciel MEGA 11 (Tamura et al. 2021) et les extrémités sont coupées par le logiciel Bioedit.

Les haplotypes de toutes les séquences de différents clusters sont identifiés avec le logiciel DNASP v6 (Rozas et al. 2017) et les réseaux d'haplotypes sont générés par l'algorithme TCS Network (Clement et al. 2002) à l'aide du logiciel PopArt 1.7 en suivant les paramètres par défaut.

La diversité nucléotidique et les tests de neutralité Fu and Li (Rozas et al. 2017) ont été obtenus grâce au logiciel DnaSP v6 pour chaque population d'*O. longicaudum* (cluster 3) contenant plus de 10 séquences. Afin de caractériser la structure génétique et de visualiser les similitudes

IV. *O. longicaudum*

génétiques entre les populations, des analyses de coordonnées principales (PCoA) sont effectuées sur la plateforme GenAlEx v.6.501 (Peakall et Smouse 2012), via une matrice de distances avec standardisation des données. Nous avons calculé la distance de Nei par paire (Tab. S3) avec GenAlEx et la distance F_{ST} avec DNAsp (Tab. S3) entre toutes les paires de populations. La distance de Nei est calculée à partir des fréquences des différents haplotypes dans chaque population. La F_{ST} ne prend en compte que les fréquences des haplotypes. Le test de Mantel avec 999 permutations sous GenAlEx a permis de vérifier la corrélation entre les matrices de distance génétique (Nei) et géographique (distance la plus courte via la mer). Sept analyses de variance moléculaire (AMOVA) sont ensuite réalisées à l'aide de PopArt 1.7 (French et al. 2014). Ces analyses diffèrent dans le regroupement des populations, soit en fonction de la géographie, soit en fonction de leur similarité observée à partir de la PCoA (voir la section des résultats), et avec des nombres de groupes variables pour chaque regroupement.

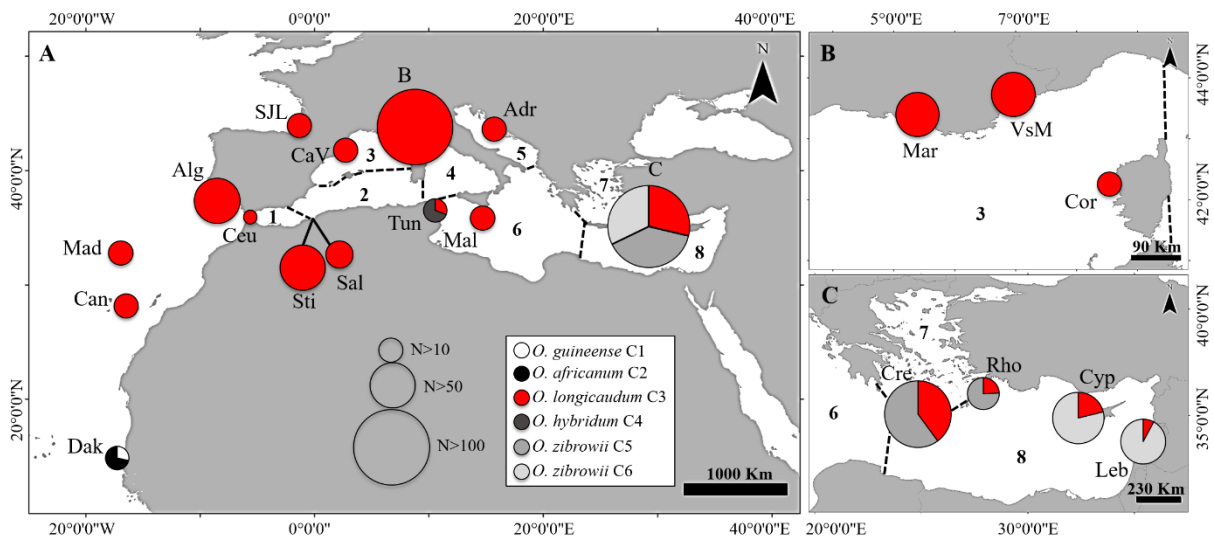


Figure 34 : Localisation des stations d'échantillonnage et abondance des différents clusters d'*Ophioderma* dans la mer Méditerranée et l'Atlantique Est. Adr, Adriatique ; Alg, Algarve (Portugal) ; C, culster ; Can, îles de Canaries (Espagne) ; CaV, Cap de Vol (Espagne); Ceu, Ceuta (Espagne); Cor, Corse (France); Cre, Crète (Grèce) ; Cyp, Chypre; Dak, Dakar (Sénégal); Leb, Liban. Mad, îles Madeires (Portugal) ; Mal, Malte ; Mar, Marseille (France) ; Rho, Rhodes (Grèce) ; Sal, Salamandre (Algérie) ; SJL, Saint-Jean-de-Luz (France) ; Sti, Stidia (Algérie) ; Tun, Tunisie ; VsM, Villefranche-Sur-Mer (France). Les numéros représentent les différents bassins méditerranéens délimités selon Ayache (2016). 1, mer d'Alboran ; 2, bassin algérien ; 3, bassins liguro-provençal ; 4, mer Tyrrhénienne ; 5, mer Adriatique ; 6, mer Ionienne ; 7, mer Egée ; 8, mer Levantine.

IV. *O. longicaudum*

IV.2.2.2 Histologie des gonades

Les gonades de chaque spécimen sont récupérées par une incision de la face dorsale, puis traitées selon le même protocole appliqué sur les gonades d'*E. sepositus* (chapitre III), mais en utilisant la totalité des gonades en raison de leur petitesse. Les stades de la maturité sexuelle sont déterminés selon Morgan et Jangoux (2002).

Afin d'explorer l'hypothèse d'une hybridation ou coexistence de deux espèces (*O. longicaudum* et *O. hybridum*), qui ont des systèmes de reproduction différents (respectivement ponte et couvaision) en Algérie, et qui pourraient expliquer la grande variabilité morphologique observée dans ces populations, nous avons attribué un statut putatif (couvaision putative, ponte putative, indéterminé) à certains spécimens en fonction de la saison au cours de laquelle des gonades matures ou partiellement pondus sont observés. Cette approche vise à évaluer si une différenciation génétique se produit en fonction de la saison de reproduction. Le statut putatif est attribué selon Fenaux (1972) et Weber et al. (2014) qui ont trouvé que les pondeuses (*O. longicaudum*) pondent en été et les gamètes sont matures en juin, et que les couveuses (*O. zibrowii*, présent en Méditerranée orientale) pondent / matures au printemps (aucune donnée sur la reproduction d'*O. hybridum* n'a été rapportée).

IV.2.3 Résultats

IV.2.3.1 Analyse génétique

Sur 67 échantillons, 66 séquences sont obtenues pour le COI de 630 paires de bases, et 65 séquences du EF1 de 230 paires de bases appartenant à *O. longicaudum*. Les nouvelles séquences sont découpées pour qu'elles soient compatibles et comparables avec les anciennes séquences plus courtes (environ 306 pb). La combinaison de ces séquences de tous les clusters ont générées 148 haplotypes COI (**Figure 35**), dont 93 spécifiques à *O. longicaudum*. Concernant l'EF1 (**Figure 36**), il renferme 17 haplotypes, dont 11 spécifiques à *O. longicaudum*.

Toutes les séquences de chaque marqueur, associées à des métadonnées précises, sont désormais disponibles pour chaque marqueur sous forme d'alignements multiples sur Genbank (pour le marqueur COI : PQ499622-PQ500556 et EF1 : PQ336221-PQ336401). Cela simplifiera également les travaux futurs avec de nouveaux échantillons de ce complexe d'espèces, puisque jusqu'à présent ces données étaient dispersées dans des bases de données distinctes.

La **Figure 35** illustre les réseaux d'haplotypes COI et EF1 où chaque séquence est colorée en fonction du cluster auquel elle appartient, selon la délimitation de Weber et al. (2015 ; 2019)

IV. *O. longicaudum*

par génotypage multilocus de séquences, sauf pour les spécimens d'*O. longicaudum* (cluster 3) où la couleur représente la population (localité). Malgré le fait que les haplotypes COI des individus de groupes distincts forment des haplogroupes monophylétiques séparés, quelques exceptions suggèrent la présence d'une hybridation ancienne et d'une rétention des haplotypes mitochondriaux. Il s'agit des spécimens qui appartiennent à un cluster donné distinct d'*O. longicaudum* (sur la base de marqueurs multiples) mais qui portent un haplotype COI typique d'*O. longicaudum*, qui est distribué très largement : il y a 3 spécimens (2 à Madère, 1 aux Canaries) qui abritent un ADN mitochondrial typique d'*O. africanum* (Cluster 2) et un génome nucléaire d'*O. longicaudum* (Cluster 3) (**Figure 35** tranche jaune pâle ou brune dans un cercle noir).

Globalement, les 3 récentes populations Stidia, Salamandre et Saint-Jean-de-Luz partagent les haplotypes COI avec les populations issues de nombreux bassins à savoir Crête, Cap de Vol, Villefranche-Sur-Mer, Marseille, Adriatique et Algarve. Néanmoins elles dévoilent de nouveaux allèles. La population de Stidia a 7 haplotypes spécifiques, tandis que Salamandre et Saint-Jean-de-Luz ont un seul haplotype spécifique pour chacune. Les deux populations algériennes seules génèrent 46 haplotypes (**Figure 37**).

Le réseau d'haplotype COI montre trois haplogroupes majeurs : le premier comprend *O. guineense* (cluster 1) et *O. africanum* (cluster 2) de provenance Est Atlantique, le deuxième : le *O. longicaudum* (cluster 3) avec toutes les populations, et le troisième regroupe *O. hybridum* (cluster 4) et *O. zibrowii* (cluster 5 et 6) de la méditerranée orientale. Le réseau d'haplotype du COI d'*O. longicaudum* se caractérise par une forme en étoile où le centre représente l'haplotype le plus fréquent et de nombreux haplotypes rares et étroitement liés aux haplotypes abondants. Le marqueur EF1 ne distingue pas tous les clusters mais seulement trois groupes principaux (haplogroupes) : 1) *O. guineense*, selon Stöhr et al. 2020 ; 2) *O. africanum*, *O. longicaudum* et 4 *O. hybridum* ; 3) représente *O. zibrowii*, avec une exception en Tunisie (un individu d'*O. longicaudum* selon son génotype multilocus a un haplotype EF1 typique d'*O. zibrowii*). En termes de nouveaux allèles la population de Stidia a 3 haplotypes spécifiques, 2 pour Salamandre et aucun pour Saint-Jean-de-Luz. Le réseau d'haplotype COI montre un polymorphisme important et une meilleure discrimination entre les clusters par rapport à celui de l'EF1. Les populations algériennes abritent 7 haplotypes EF1 distincts (**Figure 37**).

IV. *O. longicaudum*

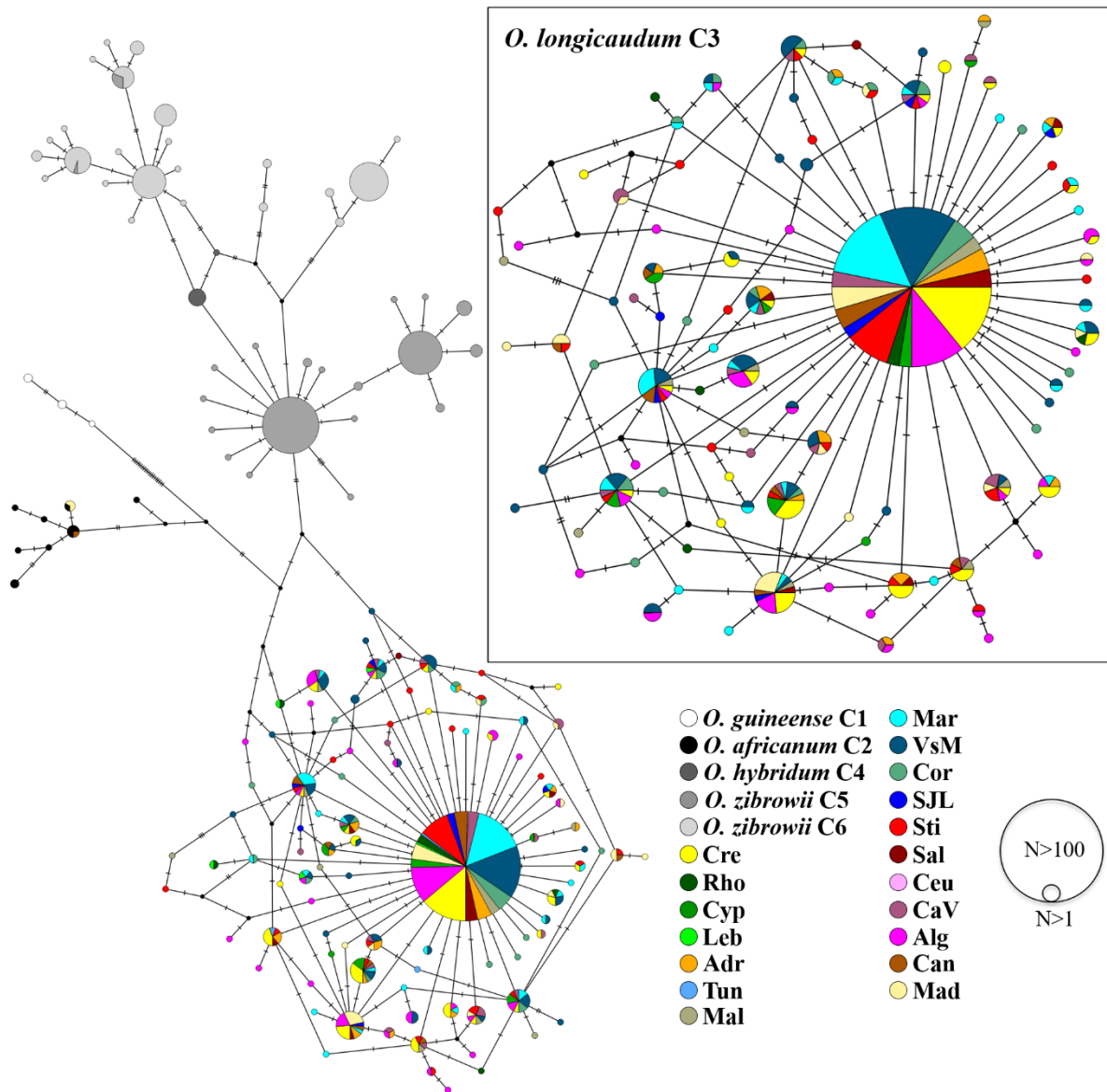


Figure 35 : Réseau d'haplotypes COI d'*Ophioderma* collecté de la méditerranée et l'est Atlantique, basé sur un alignement de 306 pb. Adr : Adriatique; Alg : Algarve; C : cluster; Can : îles Canaries; CaV : Cap de Vol; Ceu : Ceuta; Cor : Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Leb : Liban; Mad : îles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; Tun : Tunisie; VsM : Villefranche-Sur-Mer.

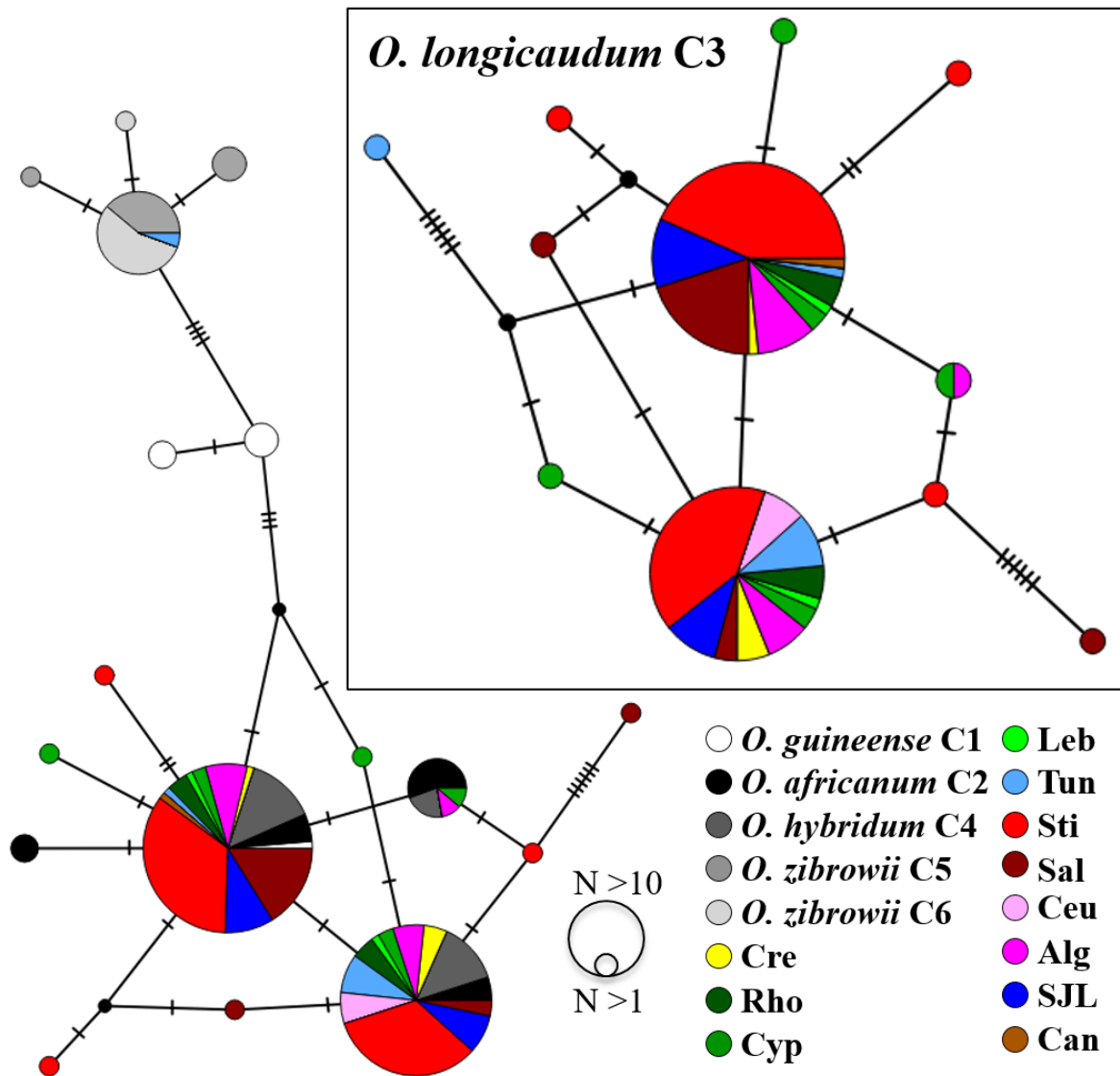


Figure 36 : Réseau d'haplotypes EF1 d'*Ophioderma* collecté de la méditerranée et l'est Atlantique basée sur un alignement de 193 pb. Alg : Algarve; C : cluster ; Can : îles Canaries; Ceu : Ceuta; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Leb : Liban; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; Tun : Tunisie.

IV. *O. longicaudum*

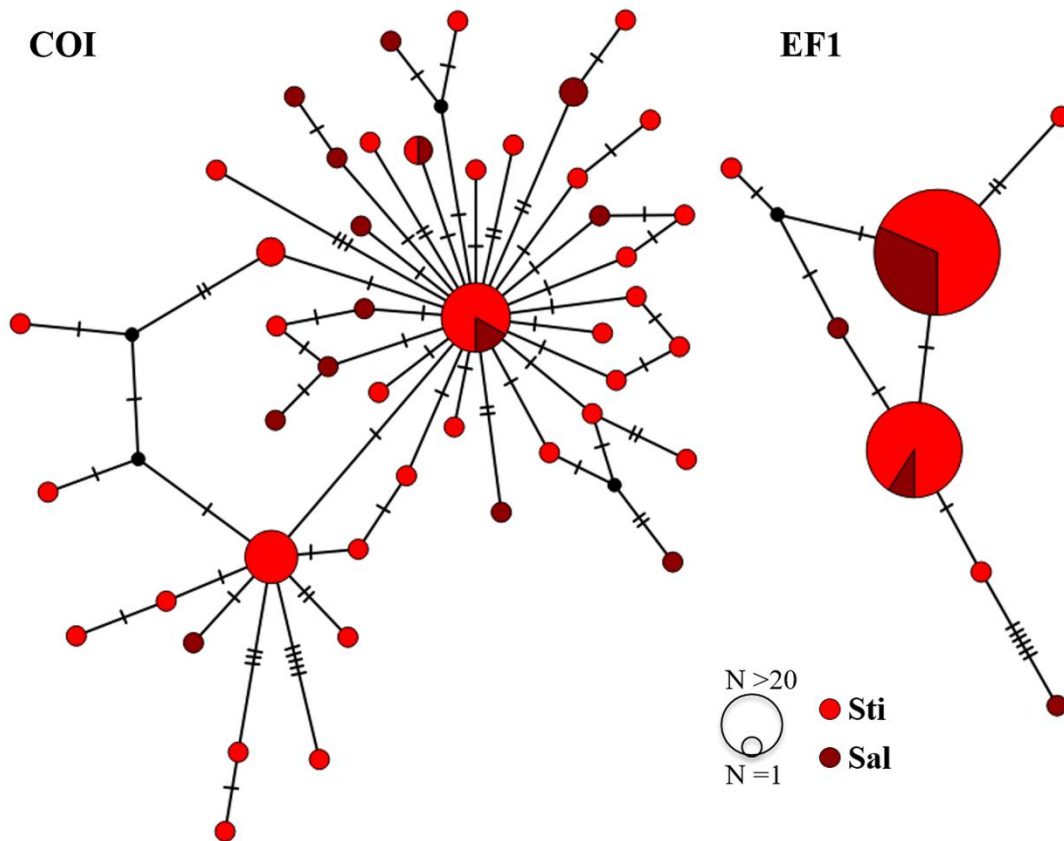


Figure 37 : Le réseau d'haplotypes (COI et EF1) des populations algériennes d'*O. longicaudum*. Sti : Stidia ; Sal : Salamandre.

Nous avons développé des analyses génétiques des populations d'*O. longicaudum*, parce qu'il s'agit d'une espèce géographiquement répandue et que tous les nouveaux échantillons en font partie.

La diversité haplotypique (pour le cluster 3) varie de 0,54 à 0,86 (**Figure 38; Tableau 11**). La population la plus diversifiée c'est Cap de Vol ensuite Chypre puis Corse. Les valeurs les plus faibles appartiennent à Salamandre, Rhodes puis Canaries. La diversité nucléotidique varie de 0,0024 à 0,0056 (**Figure 39; Tableau 11**). La valeur la plus importante est enregistrée à Malte, suivie par Cap de Vol puis Algarve, tandis que la valeur la plus faible est enregistrée chez les populations de Salamandre, Canaries et Marseille.

IV. *O. longicaudum*

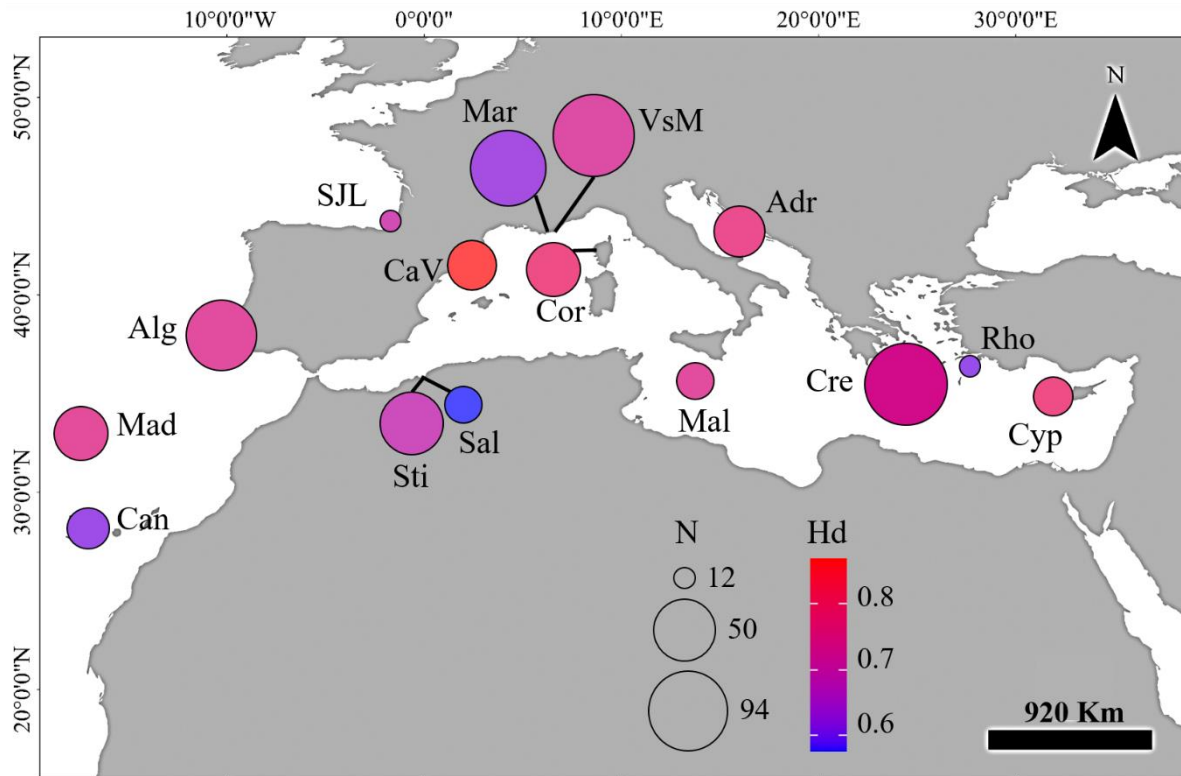


Figure 38 : La diversité haplotypique (Hd) COI de toutes les populations d'*O. longicaudum*. N : Nombre d'individus. Adr : Adriatique; Alg : Algarve; Can : îles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor : Corse; Cre : Crète; Cyp : Chypre; Mad : îles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche-sur-Mer.

IV. *O. longicaudum*

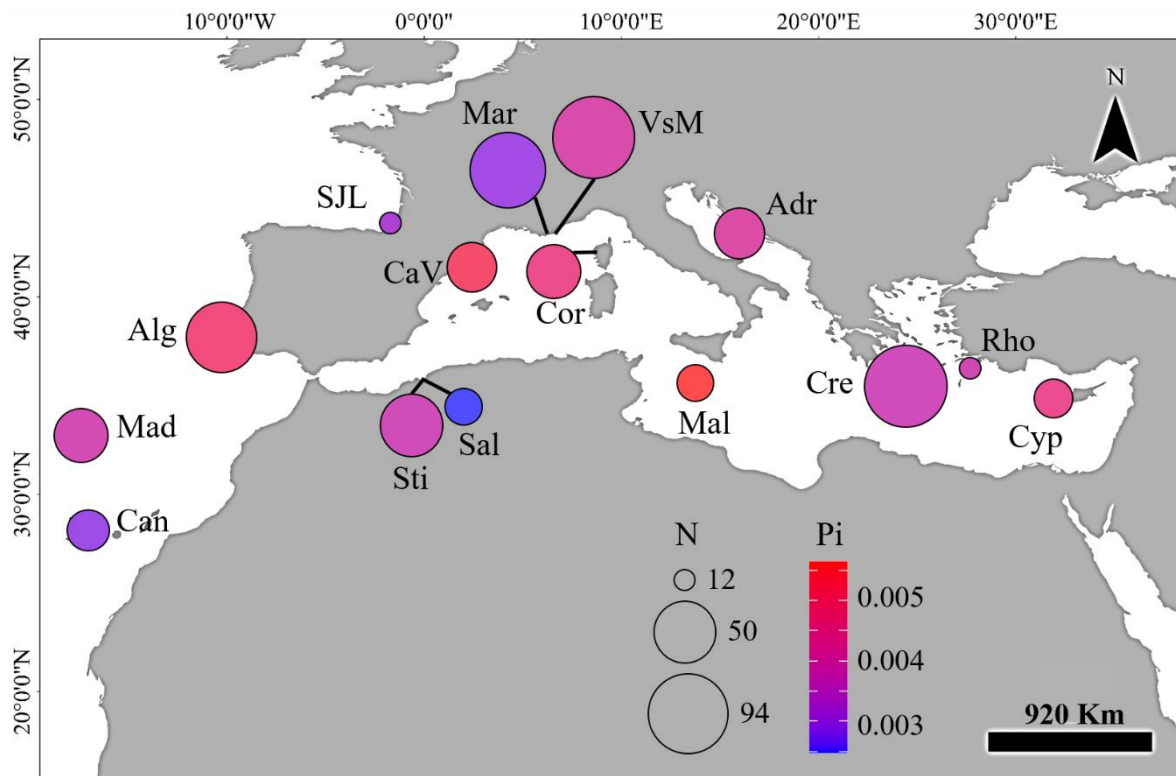


Figure 39 : La diversité nucléotidique (Pi) COI de toutes les populations d'*O. longicaudum*. N : Nombre d'individus. Adr : Adriatique; Alg : Algarve; Can : iles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor : , Corse; Cre : Crète; Cyp : Chypre; Mad : iles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche-Sur-Mer.

Le test de neutralité Fu et Li (**Tableau 11**) est significatif ($P < 0,05$) pour 9 des 15 populations. Les valeurs de D et F sont négatives pour ces populations, indiquant une surabondance d'haplotypes rares par rapport à ce qui est attendu sous un modèle neutre (c'est-à-dire pas de sélection naturelle, tailles effectives des populations constantes d'une génération à l'autre). Cela pourrait refléter une sélection négative ancienne ou un balayage sélectif récent sur un locus de l'ADN mitochondrial, ou plus probablement une expansion démographique. Pour les six autres populations, y compris Salamandre et Saint-Jean-de-Luz, ces paramètres n'étaient pas significatifs ($P > 0,05$, et dans trois cas $P < 0,1$). Le manque de puissance statistique (taille réduite des échantillons) semble être l'explication la plus probable des résultats non significatifs.

IV. *O. longicaudum*

Tableau 11 : Diversité génétiques et le test de neutralité Fu et Li's des différentes populations d'*O. longicaudum*. N : nombre d'individus ; Hd : diversité haplotypique ; π : diversité nucléotidique, h : nombre d'haplotype.

Population	N	h	Hd	π	Fu et Li's D* test	Signification statistique	Fu et Li's F* test	Signification statistique
Crête	87	23	0,72441	0,00377	-3,47999	P<0,02	-3,63366	P<0,02
Rhodes	12	5	0,57576	0,00385	-2,38877	P<0,05	-2,57986	P<0,05
Chypre	18	7	0,78431	0,00466	-0,51291	P>0,1	-0,75997	P>0,1
Malte	17	9	0,73529	0,00563	-2,4109	P<0,05	-2,63179	P<0,05
Adriatique	29	12	0,76601	0,00415	-2,24407	0,1>P>0,05	-2,51532	0,1>P>0,05
Stidia	50	21	0,66776	0,00379	-3,43266	P<0,02	-3,6773	P<0,02
Salamandre	16	6	0,54167	0,00248	-2,19620	0,1>p>0,05	-2,42298	0,1>p>0,05
Marseille	77	24	0,59433	0,00294	-5,13437	P<0,02	-4,95644	P<0,02
Villefranche sur mer	94	28	0,71402	0,00404	-3,25558	P<0,02	-3,47905	P<0,02
Corse	34	17	0,78253	0,00474	-2,49685	0,1>P>0,05	-2,82181	P<0,05
Cap de Vol	27	16	0,86610	0,00528	-2,54717	P<0,05	-2,86751	P<0,05
Saint-Jean-de-Luz	12	6	0,68182	0,00320	-1,53109	P>0,1	-1,73296	P>0,1
Algarve	68	25	0,73222	0,00498	-3,1528	P<0,05	-3,4013	P<0,02
Canaries	20	7	0,58421	0,00290	-1,82926	P>0,1	-2,11276	P>0,1
Madères	31	11	0,73978	0,00388	-2,39803	0,1>P>0,05	-2,54314	0,1>P>0,05

L'analyse de coordonnées principales (PCoA ; **Figure 40**) basé sur la comparaison entre les populations par paires selon la distance de Nei (**Tableau 12**) en utilisant le COI d'*O. longicaudum* tend à isoler une ou deux populations du reste. Chypre la population la plus orientale apparaît à l'extrémité de l'axe 1 qui représente environ 47 % de la variance, Madère, la population la plus occidentale apparaît à l'extrémité de l'axe 2 qui représente 22 % de la variance. Enfin, la population de Cap de Vol, un endroit plutôt central dans l'aire de répartition, semble être isolé sur l'axe 3, qui représente environ 14 % de la variance. Les trois populations nouvellement séquencées, Stidia, Salamandre et Saint-Jean-de-Luz, ne se distinguent pas de l'ensemble de la plupart des localités.

La PCoA basée sur la matrice F_{ST} a donné les mêmes résultats. Cependant, elle isole les populations de Canarie et de Malte (sur les axes 2 et 3 respectivement) au lieu de Cap de Vol (**Figure 41**; Tab. S3).

IV. *O. longicaudum*

Tableau 12 : Matrice de distance de Nei entre les populations contenant plus de 10 séquences COI du cluster 3. Adr : Adriatique; Alg : Algarve; Can : iles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor : Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Mad : iles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche-Sur-Mer.

	Cre	Alg	Cyp	Can	Mad	CaV	Mar	VsM	Cor	Mal	Rho	Sal	Sti	SJL
Cre	0,000													
Alg	0,031	0,000												
Cyp	0,107	0,147	0,000											
Can	0,028	0,038	0,115	0,000										
Mad	0,085	0,073	0,233	0,082	0,000									
CaV	0,084	0,092	0,147	0,106	0,159	0,000								
Mar	0,025	0,024	0,126	0,018	0,096	0,093	0,000							
VsM	0,028	0,024	0,115	0,031	0,108	0,073	0,014	0,000						
Cor	0,052	0,054	0,117	0,062	0,138	0,094	0,038	0,036	0,000					
Mal	0,058	0,053	0,183	0,048	0,136	0,099	0,044	0,048	0,088	0,000				
Rho	0,052	0,055	0,166	0,056	0,119	0,126	0,038	0,044	0,072	0,077	0,000			
Sal	0,028	0,035	0,145	0,039	0,081	0,107	0,025	0,035	0,056	0,067	0,051	0,000		
Sti	0,023	0,028	0,128	0,024	0,083	0,075	0,015	0,020	0,042	0,045	0,044	0,027	0,000	
SJL	0,067	0,066	0,185	0,053	0,145	0,130	0,039	0,053	0,072	0,080	0,079	0,056	0,052	0,000
Adr	0,040	0,060	0,131	0,060	0,088	0,109	0,054	0,058	0,079	0,095	0,086	0,031	0,052	0,094

IV. *O. longicaudum*

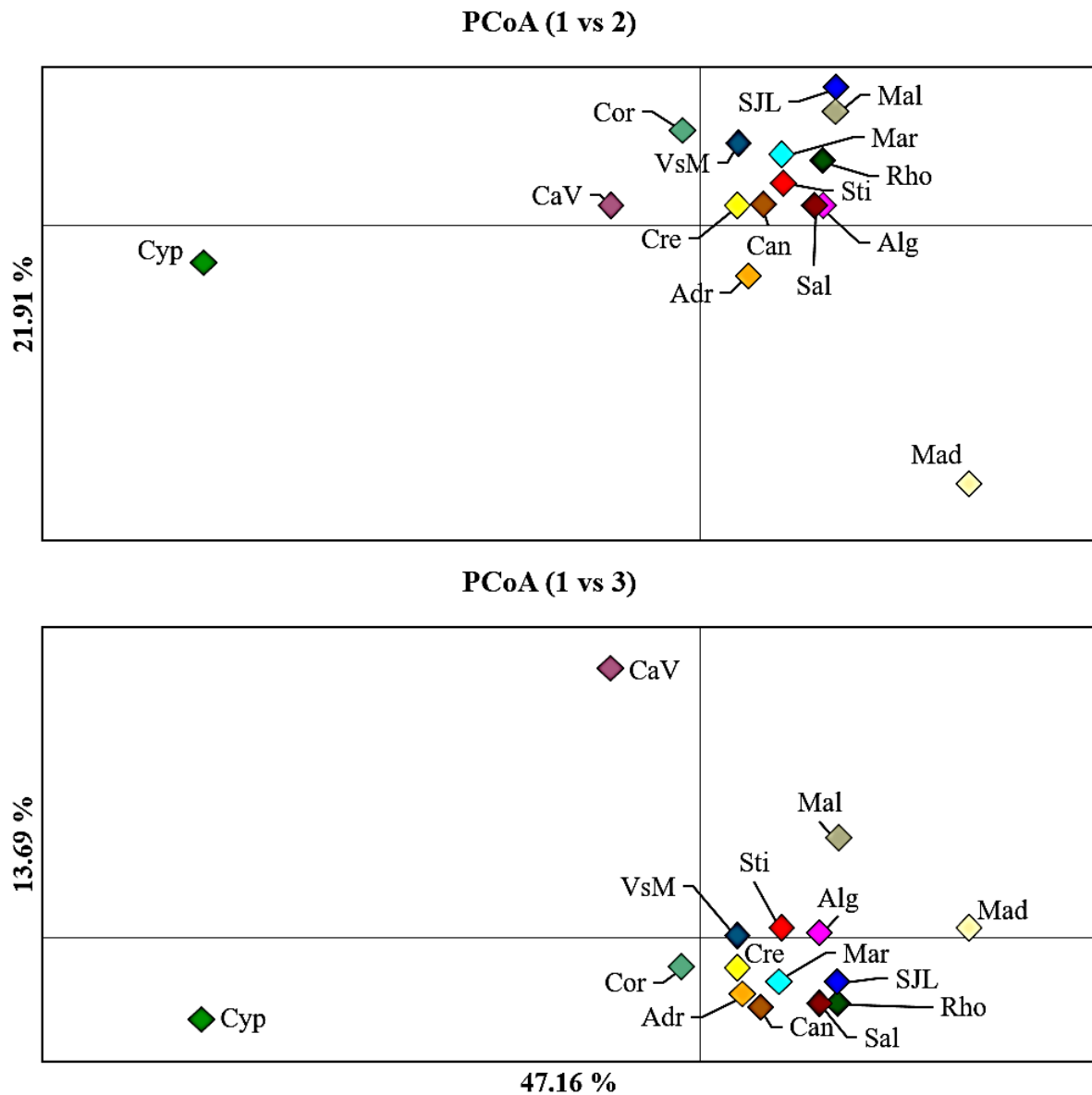


Figure 40 : Analyses de coordonnées principales (PCoA) représentant les variations entre les différentes populations d'*O. longicaudum* sur les 3 axes estimée à partir de la matrice de distance de Nei. ADR : Adriatique; Alg : Algarve; Can : îles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor : Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Mad : îles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; SJL : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche-Sur-Mer.

La PCoA appliquée sur la matrice F_{ST} donne les mêmes résultats sauf qu'elle fait distinguer Canarie et Malta (sur les axes 2 et 3 respectivement) au lieu de Cap de Vol (**Figure 41**).

IV. *O. longicaudum*

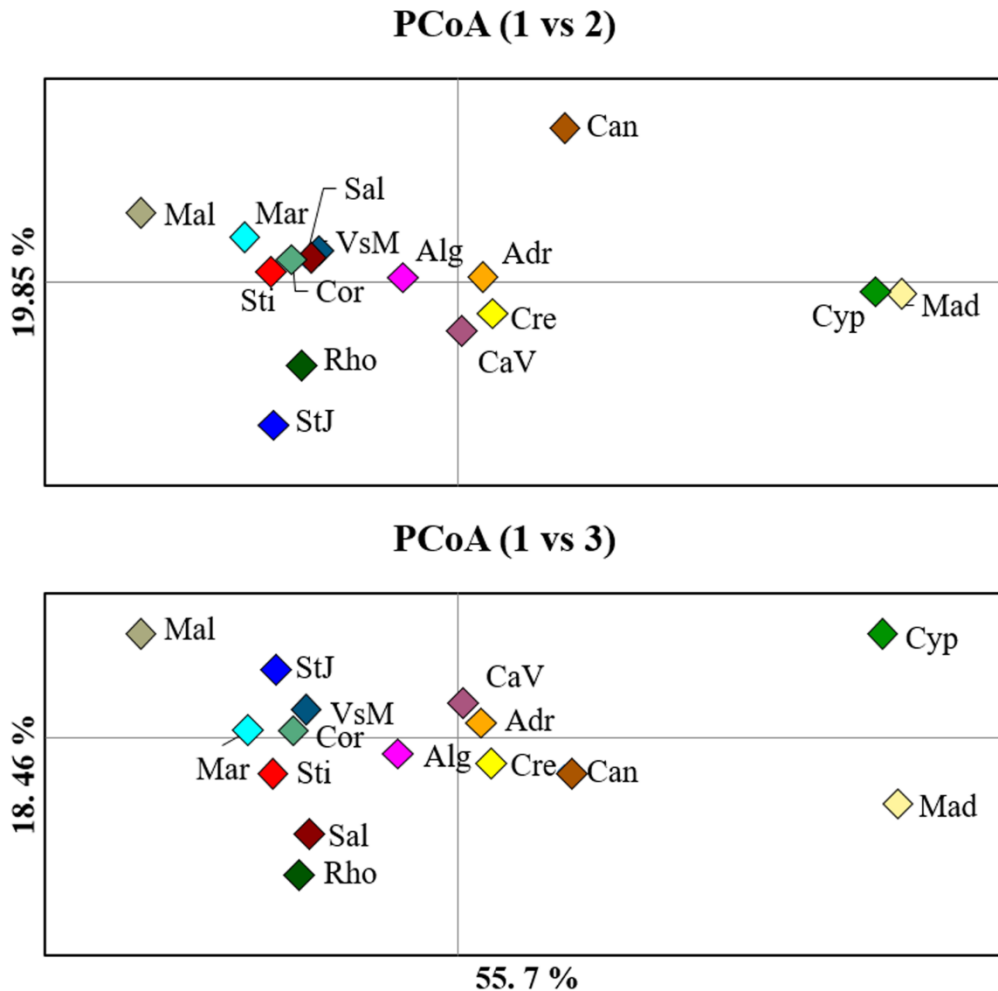


Figure 41 : Analyses de coordonnées principales (PCoA) représentant les variations entre les différentes populations d'*O. longicaudum* sur les 3 axes estimé à partir de la matrice de distance F_{ST} . Adr : Adriatique; Alg : Algarve; Can : îles Canaries; CaV : Cap de Vol; Cor : Corse; Cre : Crête; Cyp : Chypre; Mad : îles Madères; Mal : Malte; Mar : Marseille; Rho : Rhodes; Sal : Salamandre; StJ : Saint-Jean-de-Luz; Sti : Stidia; VsM : Villefranche-Sur-Mer.

Les résultats de l'analyse de la variance moléculaire (AMOVA) obtenus (**Tableau 13**, Tab. S4) selon les bassins et la PCoA (distance sur le plan défini par les axes 1 et 2) montrent des résultats similaires. Dans le premier cas 6 groupes sont définis : Atlantique (Madère, Canaries, Algarve et Saint-Jean-de-Luz), bassin algérien (Stidia et Salamandre), Liguro-provençal (Cap de Vol, Marseille, Villefranche-Sur-Mer and Corse), Ionien (Malte), Adriatique et Egée et Levantin (Crête, Rhodes et Chypre). Dans le deuxième cas 3 groupes sont définis : Chypre, Madère et le reste des populations. La variation est majoritairement au sein des populations (99,22 % ; 96,57% respectivement ; $P < 0,05$), il y a également quelques variations significatives entre les groupes (1,5 % et 3,54 % respectivement ; $P < 0,05$) et aucune entre les populations au sein des

IV. *O. longicaudum*

groupes (-0,7 % et -0,11 % respectivement). De même, les F_{ST} entre les populations globalement (c'est-à-dire pas à l'intérieur des groupes) étaient très significatifs ($P < 0,001$).

Tableau 13 : Analyse de la variance moléculaire (AMOVA) appliquée sur les séquences COI d'*O. longicaudum* entre les groupes définis selon la géographie et la PCoA. df : degré de liberté.

Source de variation	df	Somme des carrés	Composante de la variance	% de variation	Φ_{st}	p	Indice de fixation	P
Selon la géographie (bassins): Atlantique (Madères, Canaries, Algarve et Saint-Jean-de-Luz), Bassin Algérien (Stidia et Salamandre), Liguro-Provençal (Cap de Vol, Marseille, Villefranche-Sur-Mer et Corse), Ionien (Malte), Adriatique, Egéen et Levantin (Crète, Rhodes et Chypre)								
Entre groups	5	13,565	0,02	1,50094	0,00775	0,001	$F_{CT} = 0,01501$	0,014
Entre populations	9	9,002	-0,01	-0,72549			$F_{SC} = -0,00737$ $F_{ST} = 0,00775$	0,802 0,001
Au sein des populations	577	777,697	1,348	99,22455				
Total	591	800,264	1,358					
Basée sur la PCoA (1) : Chypre, Madères, reste des populations								
Entre groups	2	7,152	0,049	3,5428	0,0343	0,001	$F_{CT} = 0,03543$	0,037
Entre populations	12	15,415	-0,002	-0,11301			$F_{SC} = -0,00117$ $F_{ST} = 0,0343$	0,083 0,001
Au sein des populations	577	777,697	1,348	96,57021				
Total	591	800,264	1,369					
Basée sur la PCoA (2) : Madère, reste des populations atlantiques, Chypre, reste des populations méditerranéennes								
Entre groups	3	9,566	0,025	1,80856	0,01496	0,001	$F_{CT} = 0,01496$	0,001
Entre populations	11	13,001	-0,004	-0,31221			$F_{SC} = -0,00318$ $F_{ST} = 0,01809$	0,411 0,015
Au sein des populations	577	777,697	1,348	98,50365				
Total	591	800,264	1,368					

D'autres AMOVA avec des degrés variables et des regroupements alternatifs basés soit sur la géographie soit sur la PCoA ont fourni des résultats similaires, avec des F_{ST} significatifs, sauf dans quelques cas, des F_{CT} sont significatifs (parmi les groupes). En particulier, nous avons

IV. *O. longicaudum*

étudié des modèles où les populations algériennes sont regroupées avec les populations atlantiques, mais la composante de variance entre les groupes est plus élevée et plus significative lorsque les populations algériennes sont regroupées avec les populations méditerranéennes (valeurs données 0,44831 % de variance versus 0,0127).

L'isolation par distance (IBD) est vérifiée par le test de Mantel sur toutes les populations d'*O. longicaudum* ensemble. Les résultats obtenus montrent un l'isolement par distance significative ($P = 0,04$; 999 permutations, $R\text{-Mantel} = 0,293$) entre les distances géographiques et génétiques de Nei. Malgré la grande distance géographique entre les populations, la distance génétique de certaines populations reste très faible. Les comparaisons impliquant des paires d'échantillons provenant à la fois du bassin atlantique et du bassin méditerranéen ne montrent pas de distances génétiques plus élevées pour une distance géographique donnée que celles observées au sein d'un même bassin, ce qui confirme l'absence de barrière génétique entre les deux bassins. Les comparaisons impliquant des échantillons récents provenant de SJL, Stidia ou Salamandre, qui présentent une diversité morphologique étonnamment élevée, ne semblent pas plus différenciées génétiquement des autres échantillons pour une distance géographique donnée. (**Figure 42**; **Tableau 14**).

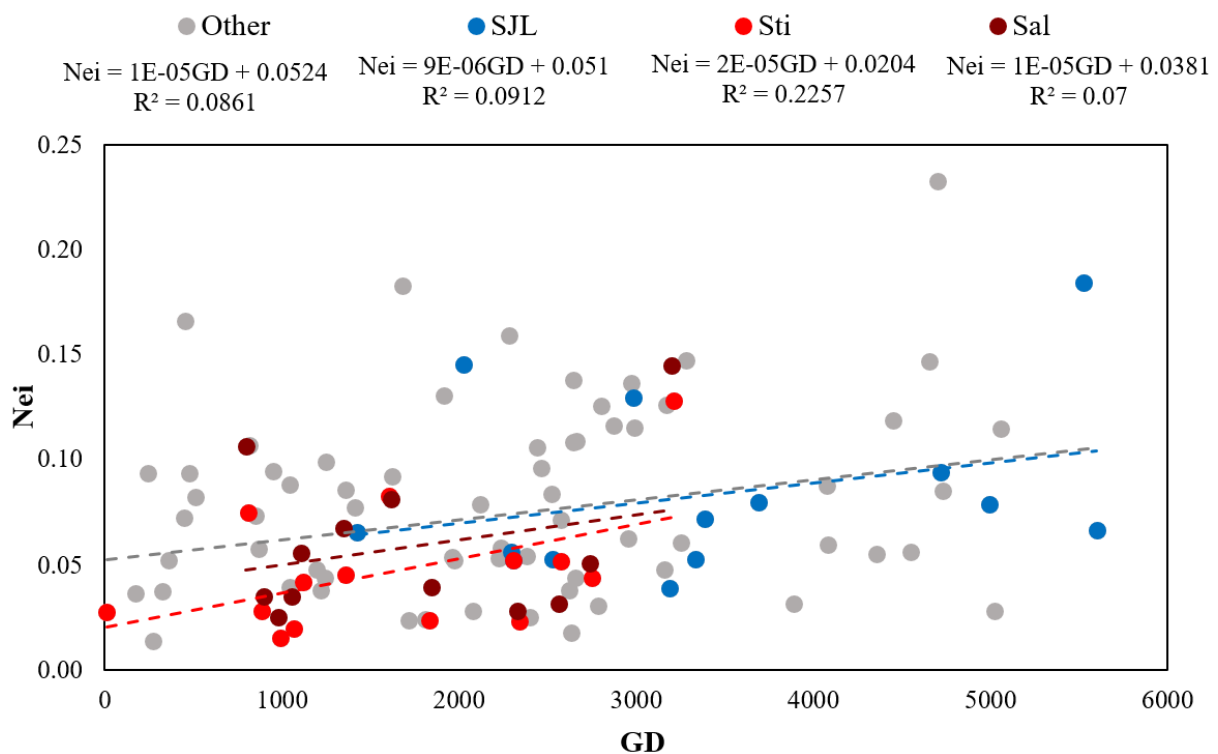


Figure 42 : Diagramme de dispersion montrant la distance génétique Nei (axe vertical) en fonction de la distance géographique (axe horizontal) entre les paires de populations d'*O. longicaudum* (cluster 3). Les points pour les paires impliquant des populations nouvellement

IV. O. longicaudum

séquencées qui correspondent à un polymorphisme morphologique élevé sont colorés : rouge (Stidia, Algérie, Méditerranée), rouge foncé (Salamandre, Algérie, Méditerranée) ou bleu (Saint-Jean-de-Luz, France, Atlantique) ainsi que les régressions linéaires et les coefficients correspondants.

Tableau 14 : Statistique de test de Mantel effectué sur les populations d'*Ophioderma* Cluster 3. SS : Somme des carrés ; GD : distance géographique ; Nei : distance génétique ; SP : produit scalaire entre les matrices de distance géographique et génétique ; R : coefficient de corrélation.

SS-GD	SS-Nei	SP GD-Nei	R GD-Nei	P
184041170,018	0,195	1756,361	0,293	0,043

Les comparaisons impliquant la population de Saint-Jean-de-Luz (points bleus et ligne pointillée) tendent à avoir des distances génétiques plus grandes pour une distance géographique donnée que celles impliquant les populations algériennes méditerranéennes, mais les lignes sont parallèles, ce qui suggère qu'il peut y avoir une plus grande restriction au flux génétique isolant la population de Saint-Jean-de-Luz (ou peut-être toutes les populations atlantiques) des autres populations qui sont pour la plupart méditerranéennes. La régression pour la population de Salamandre, c'est-à-dire la population ayant la plus faible diversité génétique, est très similaire à celle de l'autre population algérienne.

IV.2.3.2 Histologie des gonades

L'examen histologique révèle 29 femelles, 35 mâles et 3 de sexe non déterminé (**Tableau 15** : *Nombre de mâles et de femelles à chaque stade gonadique en fonction des dates de prélèvement.* « *Gastrula* » indique qu'une gastrula semble se trouver à l'intérieur de la gonade (chez une femelle adulte, il s'agirait donc d'une couveuse).. Les individus possèdent 20 bourses génitales contenant des gonades sous forme de grappe de raisin, les gonades femelles ont une couleur sombre (noire à violet) alors que les gonades mâles sont claires (beige blanchâtre).

Sur une période d'une année nous avons détecté quatre stades, I : récupération (recovering), II : développement (growing), III : mature et IV : pondu (spent).

Durant le **stade I** (récupération) l'épithélium germinal produit des ovocytes immatures (prévitelogéniques) et les ovaires sont remplis de cellules nutritives (**Figure 43I**). Les colonnettes spermatiques sont en production, elles sont accompagnées de cellules nutritives et les spermatozoïdes commencent à remplir la lumière.

IV. O. longicaudum

Le **stade II** (développement) les ovaires contiennent à la fois des ovocytes mature (vitelogéniques) et immature (prévitelogéniques) avec rétrécissement des cellules nutritives. Chez les males les colonnettes spermatiques produit encore et la lumière certains testicules se remplissent de plus en plus de spermatozoïdes (**Figure 43II**).

Le **stade III** (mature) : les gonades sont grandes, remplies, les ovocytes matures (diamètre est d'environ $182,75 \pm 20,52 \mu\text{m}$) et les colonnettes spermatiques disparaissent (**Figure 43III**).

Le **stade IV** (pondu) : les gonades sont vides, crapotés contenant quelques résidus (ovocytes/spermatozoïdes) et le tissu conjonctif apparait (**Figure 43IV**).

Nous avons observé dans l'un des échantillons de mars (23/03/2021) prélevé de la station de Salamandre des embryons au stade gastrula (**Figure 43**).

IV. *O. longicaudum*

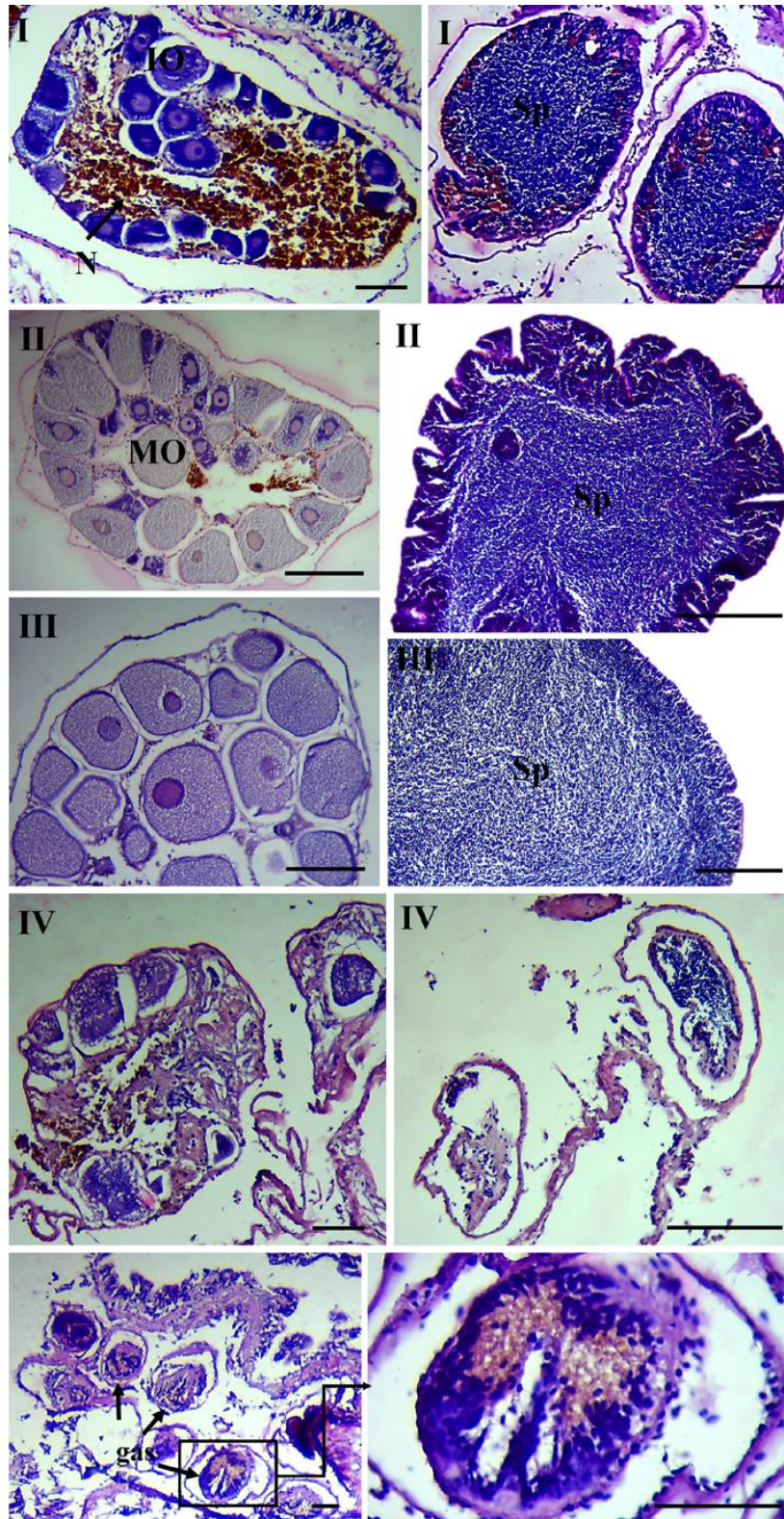


Figure 43 : Stades de maturité d'*Ophioderma* Cluster 3 de la côte ouest algérienne. I : récupération ; II : développement ; III : mature ; IV : pondu ; les deux dernières figures représente les gastrula putatives ; IO : ovocyte immature ; MO : ovocyte mature ; Lu : lumière ; N : cellules nutritives ; Sp : spermatozoïdes. La barre d'échelle = 200 μ m.

IV. *O. longicaudum*

Le **Tableau 15** récapitule les différents stades de maturité sexuelle des gonades trouvés durant une année afin de vérifier l'existence d'un modèle saisonnier. En automne, la plupart des gonades (neuf spécimens) sont au stade I (récupération) ou II (développement) (dix individus). A la fin de l'hiver (mars), la plupart des gonades mâles (six mâles) sont en développement (stade II) ou matures (stade III : quatre femelles, deux mâles). Au printemps, la grande majorité de gonades sont matures (stade III), en été une majorité d'individus présentent des gonades pondus (stade IV) ou mature (stade II) avec quelques individus en récupération (stade I).

Tableau 15 : Nombre de mâles et de femelles à chaque stade gonadique en fonction des dates de prélèvement. « Gastrula » indique qu'une gastrula semble se trouver à l'intérieur de la gonade (chez une femelle adulte, il s'agirait donc d'une couveuse).

Date	Récupération (I)	Development (II)	Mature (III)	Pondu (IV)	Gastrula	Indéterminé
14/11/2020	7F	5F				
	2M	5M				
11/03/2021		2M	1F			
13/03/2021			2F			
		3M	2M			
21/03/2021	1M		1F		1F	
30/05/2021		1M	1F			
02/06/2021			2F			
			10M			
12/08/2021			1F	4F		2
	1M		2M	1M		
19/09/2021	2F	1F		1F		
	1M			3M		

Pour explorer l'hypothèse que deux espèces avec des modes de reproduction différents (i.e. ponte et couvaison) peuvent coexister en Algérie, ce qui pourrait expliquer la grande variabilité morphologique, et, éventuellement, la différence de diversité génétique locale entre *Stidia* et *Salamandre*, nous avons attribué un statut putatif à certains spécimens dont les gonades sont observées, et nous avons cherché à savoir si ces sous-ensembles d'individus sont génétiquement différenciés. Six individus qui avaient des gonades matures en mars et un dont les gonades étaient au stade récupération pourraient être une espèce putative couveuse en se basant sur Weber et al. (2014). Douze individus pondus ou matures en août pourraient être des pondueuses

IV. *O. longicaudum*

putatives d'après Fenaux (1972) et Weber et al. (2014). Un test statistique (extension du test exact de Fisher à des tableaux de contingence plus grands que 2x2) n'a pas confirmé l'hypothèse d'une différenciation génétique ($P = 0,54$) entre ces deux groupes reproducteurs putatifs (**Fichier S1**, Annexe). La diversité génétique H_e semble légèrement plus faible chez les couveuses putatives (0,793) que chez les pondeuses putatives (0,844) (calculée à la main, en utilisant $H_e = 1 - \text{somme des fréquences alléliques au carré}$ sur la base du tableau dans le fichier S1).

IV.2.4 Discussion

IV.2.4.1 Nouvelles populations d'*Ophiderma longicaudum* d'Algérie et de l'atlantique

Les trois populations récemment analysées (d'Algérie et de l'Atlantique côte françaises) appartiennent à *O. longicaudum* en se basant sur les séquences COI et EF1 (Stöhr et al. 2020 ; Weber et al. 2019). Cependant, leur diversité morphologique est étonnamment plus élevée que dans les zones où les spécimens utilisés pour la description des espèces sont collectés (Stöhr et al. 2020 ; Lebouazda et al. 2022 ; Guillieux et al. 2024) et contient des caractères d'autres espèces, en particulier d'*O. hybridum*. Bien que nous n'ayons pas trouvé de preuves d'hybridation, nous ne pouvons pas écarter définitivement l'hypothèse d'une hybridation avec *O. hybridum*. En effet, nous n'avons pas trouvé de séquence COI typique d'*O. hybridum* (Weber et al. 2019), mais des événements d'introgression peuvent entraîner le passage de l'ADNmt d'une espèce locale à une espèce envahissante (Currat et al. 2008). Nous avons donc cartographié la diversité génétique de toutes les populations afin de vérifier un éventuel potentiel de différences, ce qui suggère qu'elles pourraient contenir des espèces distinctes. Cette démarche est justifiée par le fait que des espèces distinctes peuvent avoir des tailles de population effectives différentes, ce qui conduit à une diversité génétique différente, en particulier lorsque leurs traits d'histoire de vie sont contrastés (Weber et al. 2015). *O. hybridum* est probablement incubant, et *O. longicaudum* est une pondeuse (et produit des larves lécithotrophes), en outre, des différences très élevées dans la diversité génétique sont déjà mises en évidence entre *O. longicaudum* et son congénère incubant *O. zibrowii* (Weber et al. 2015 ; 2019). Il est intéressant de noter que nous avons trouvé des variations dans la diversité génétique (à la fois H_d et P_i) entre les localités, sans aucun modèle géographique global, mais avec un contraste marqué entre les deux localités algériennes. Ce qui pourrait suggérer que l'une de ces localités abrite une population ou même une espèce distincte. Cependant, il n'y a pas de différenciation génétique significative entre les deux populations algériennes (Tab. S3, annexes). Une explication alternative à la faible diversité de la population de Salamandre est la

IV. *O. longicaudum*

nature confinée de son environnement (environnement portuaire dans le Golfe d'Arzew), comme suggéré par le travail de Baus et al. (2005) sur *Asterina gibbosa*.

Nos résultats sur le cycle gonadique permettent de répondre à ces questions de délimitation des espèces. L'étude histologique des gonades est compatible avec l'hypothèse selon laquelle les populations de la côte ouest algérienne avaient un cycle reproductif annuel similaire à celui décrit à Villefranche-Sur-Mer pour l'espèce pondueuse *O. longicaudum* (Fenaux 1972, Weber et al. 2014) où la croissance des gonades a lieu en hiver, la maturité au printemps, la ponte en été et la récupération en automne, mais divers spécimens abritent également un stade plus tardif pour chaque saison. Le cycle des populations de Villefranche-Sur-Mer et d'Algérie est caractérisé par (au moins) une période de ponte estivale d'environ 2 mois (juillet et août). La couleur des gonades des populations algériennes est similaire à celle du nord-ouest de la Méditerranée (Fenaux 1972 ; Stöhr et al. 2009). Nous avons proposé deux hypothèses pour expliquer l'exception du mâle pondue, et la femelle mature (en plus de la femelle putative couveuse) au cours du mois de mars à Salamandre. La première est que les individus ont été exposés à un stress important lors de l'échantillonnage, ce qui a provoqué la libération des gamètes. Cependant, l'existence d'une femelle mature dans le même lot rend cette hypothèse moins plausible. La seconde est que cette population ou certains de ses spécimens avaient un autre mode de reproduction « couvaison / l'incubation » et est soutenue par le fait que l'espèce couveuse de ce complexe d'espèces, *O. zibrowii*, se reproduit au printemps (Weber et al. 2014). Les données génétiques de cette population ont montré la plus faible diversité haplotypique et nucléotidique de toutes les populations d'*O. longicaudum* et une morphologie très variable (Lebouazda et al. 2022 ; Gouillieux et al. 2024), ce qui semble être une caractéristique majeure des populations couveuses (Weber et al. 2015 ; Stöhr et al. 2020). Ceci renforce la seconde hypothèse et suggère l'existence de deux modes de reproduction (incubation et ponte) dans les nouvelles populations (Stidia, Salamandre et Saint-Jean-de-Luz) et une possible hybridation entre *O. longicaudum* et *O. hybridum*. Cependant, nous n'avons pas trouvé de différenciation génétique entre les couveuses putatives et les pondueuses putatives.

IV.2.4.2 Phylogéographie d'*O. longicaudum* dans toute son aire de répartition

IV.2.4.2.1 Forte structure génétique des populations pour les espèces à larve lécithotrophes

Pour *O. longicaudum*, les analyses de variance moléculaire montrent toutes qu'il existe une structure génétique significative (bien qu'elle n'est pas saillante) entre les groupes de populations basées sur la géographie. La structure génétique entre les populations est donc globalement significative. La différenciation génétique entre les populations au sein des

IV. *O. longicaudum*

groupes de populations (F_{SC} dans l'AMOVA) n'est pas significative, ce qui suggère que la structure génétique n'est pas significative à des échelles spatiales courtes, en particulier lorsque les barrières environnementales ou physiques sont absentes. La plupart des haplotypes abondants sont partagés par de nombreuses populations, même les plus éloignées géographiquement comme Saint-Jean-de-Luz (France) et Chypre (> 6000 km) ou les plus éloignées génétiquement (sur la base de PCoA) comme Madère et Chypre. Ce phénomène est courant chez des espèces d'échinodermes comme *Ophiura sarsii* (Genelt-Yanovskiy et al. 2021), *Ophidiaster ophidianus* (Micael et al. 2014) et *Asterias rubens* (Wares et Cunningham 2001). Le réseau d'haplotypes d'*O. longicaudum* ne présente aucune barrière génétique entre les populations de l'Atlantique et de la Méditerranée. Ceci peut être dû au flux de gènes via la migration passive des larves par les courants marins. L'absence de structure génétique au sein des groupes de population dans l'AMOVA semble surprenante vu de la courte durée de la phase larvaire pélagique de 5 à 8 jours, mais les comparaisons entre les espèces couveuses, lécithotrophes et planctotrophes aux mêmes endroits ont déjà montré que la plus grande différence se situait entre les couveuses et les pondeuses, et non entre les larves lécithotrophes et planctotrophes (Cahill et al. 2017). Il a été démontré aussi que l'isolement génétique des populations n'est pas toujours en corrélation avec la durée de la phase larvaire pélagique (Selkoe et Toonen 2011).

IV.2.4.2.2 Différentiation entre l'Atlantique et la Méditerranée

La composition biologique actuelle de la mer Méditerranée est largement influencée par la colonisation depuis l'océan Atlantique (Almada et al. 2001 ; Patarnello et al. 2007 ; Coll et al. 2010). Cependant, certaines espèces présentes dans les deux bassins (Méditerranée et Atlantique) ont tendance à marquer une forte différenciation génétique entre les deux bassins. La localisation précise des barrières génétiques entre les groupes génétiques typiquement méditerranéens et typiquement atlantiques dépend probablement de l'espèce (comportement larvaire, saisonnalité, niche écologique) et des conditions environnementales (barrières physiques, courants marins, température et salinité). (Baus et al. 2005 ; Patarnello et al. 2007 ; Teske et al. 2014 ; Gagnaire et al. 2015 ; Stanley et al. 2018 ; El Ayari 2019). Pour *Prionace glauca* (Leone et al. 2024), *Chimaera monstrosa* (Catarino et al. 2017), *Patella ulyssiponensis* et *Patella rustica* (Sá-Pinto et al. 2012), *Asterina gibbosa* (Baus et al. 2005), le chaetognathe *Sagitta setosa* et certaines populations de poissons (loup, loup tacheté et espadon) (Patarnello et al. 2007), la barrière semble être au niveau de détroit de Gibraltar. Dans d'autres cas, il s'agit du front Almeria-Oran (AOF), la limite entre la mer d'Alboran et le bassin algérien qui est considéré comme un hotspot de différenciation génétique (Patarnello et al. 2007). Pour le front

IV. *O. longicaudum*

Almeria-Oran, des barrières génétiques sont rapportées pour de nombreuses espèces, comme le merlu *Merluccius merluccius*, la moule bleue *Mytilus galloprovincialis*, la seiche *Sepia officinalis* et la gorgone *Paramuricea clavata* (Patarnello et al. 2007 ; Simon et al. 2020 ; Coelho et al. 2022 ; Wenne et al. 2022). Certains auteurs suggèrent l'existence d'une autre barrière dans le golfe de Béjaïa pour *Mytilus galloprovincialis*, basée sur la présence d'une zone hybride où deux lignées coexistent (El Ayari et al. 2019). Pour d'autres espèces, il n'y a pas de structure génétique entre les deux bassins, comme les deux Sparidae *Pagrus pagrus* et *Pagellus bogaraveo* (Patarnello et al. 2007) et le calmar *Loligo forbesii* (Göpel et al. 2022). Nous avons confirmé que les populations algériennes sont plus semblables aux autres populations méditerranéennes qu'aux populations atlantiques, via l'AMOVA, et que les bassins méditerranéens et atlantiques sont significativement différenciés. Ce résultat est attendu étant donné que ces populations se situent à l'est du front Almeria-Oran. Toutefois, en raison de leur proximité avec ce front et de la transition génétique entre les régions atlantiques et méditerranéennes, il était important de le vérifier formellement. D'autres échantillons de la mer d'Alboran devraient être étudiés à l'avenir afin de mieux établir lequel du détroit de Gibraltar ou de l'AOF limite le plus le flux génétique chez cette espèce.

IV.2.4.3 Expansion récente de la population d'*O. longicaudum*

Le réseau d'haplotypes sous forme d'étoile et le test de neutralité pour la plupart des populations méditerranéennes (et une population atlantique : Algarve) peuvent être expliqués de la manière la plus parcimonieuse comme des signatures d'une expansion historique, ou d'une reprise de la croissance démographique après un goulot d'étranglement démographique. Comme la séparation des espèces d'*Ophioderma* a été estimée à plus de 7 millions d'années avant la crise messénienne (Lessios et Hendler 2022), l'expansion démographique d'*O. longicaudum* pourrait avoir eu lieu au cours du Miocène (durant les oscillations climatiques des glaciations du Pléistocène). Des événements similaires ont été enregistrés chez *Marthasterias glacialis* (Pérez-Portela et al. 2010), *Ophidiaster ophidianus* (Micael et al. 2014), l'espèce A1 du complexe d'*Amphipholis squamata* (Boissin et al. 2015), et *Ophiura sarsii* (Genelt-Yanovskiy et al. 2021).

CHAPITRE V : LA STRUCTURE ULTRAFINE DU TÉGUMENT D'*HOLOTHURIA SANCTORI*



Ce chapitre a fait l'objet de deux publications :

- 1) **Lebouazda Z.** & Mezali K. (2025). Histological characterisation of *Holothuria (Platyperona) sanctori* body wall from Mostaganem coast (Algeria). *S.P.C. Bêche-de-mer Information Bulletin*. **45**: 109-114.
- 2) **Zineb Lebouazda**, Karim Mezali, Jérôme Delroisse, Dina Lila Soualili and Patrick Flammang, = (2025). Fine structure of the integument, tentacles, podia, and papillae of *Holothuria (Platyperona) sanctori* (Holothuroidea, Echinodermata) from the west Algerian coast. *144(3):15, Zoomorphology*. DOI: 10.1007/s00435-025-00735-1

V.1 Introduction

L'objectif principal de ce chapitre est de mettre en évidence la présence et la distribution d'éventuelles cellules sensorielles qui peuvent être spécifiques à la photoréception dans le tégument et les appendices d'*H. sanctori*. L'étude vise à caractériser ces structures à travers une approche morphologique permettant de mieux comprendre leur organisation et leur localisation dans le tégument de l'holothurie.

V.2 Matériel et Méthodes

V.2.1 Modèle expérimental : *Holothuria sanctori*

Holothuria sanctori appelée communément l'holothurie cracheuse, l'holothurie noir ou/et tacheté, est une espèce commune en méditerranée et l'Est Atlantique son aire de distribution s'étale depuis le Golfe de Gascogne et le Portugal jusqu'à Sainte-Hélène, les Açores et les îles Canaries (Pérez-Ruzafa 1984 ; Rahman 2014 ; Wen et al. 2016 ; Göçer et al. 2018), elle est associée aux substrats rocheux, demeurant les crevasses et les recoins sombres (Caballero Solares 2007). *H. sanctori* est rencontrée dès la zone intertidale jusqu'au 70 m de profondeur (Navarro 2014 ; Magdy et al. 2021). Cette holothurie est caractérisée par des podia et des papilles très importantes, une coloration très variable, allant du brun très foncé au brun clair, sans ou avec des anneaux blanchâtres ou brunes autour des papilles dorsales et en cas de danger ou de nuisance elle utilise les tubes de Cuvier comme arme défensive (Navarro 2012 ; Grossmann 2014).

V.2.2 Systématique

Règne : Animalia

Phylum : Echinodermata Klein, 1778

Classe : Holothuroidea de Blainville, 1834

Ordre : Holothuriida Miller, Kerr, Paulay, Reich, Wilson, Carvajal & Rouse, 2017

Famille : Holothuriidae Burmeister, 1837

Genre : *Holothuria* Linnaeus, 1767

Espèce : *Holothuria (Platyperona) sanctori* Delle Chiaje, 1823

V.2.3 Le choix d'*H. sanctori*

Holothuria sanctori est connue par son activité nocturne et son phototactisme négatif vis-à-vis de la lumière, mais son activité et son cycle de vie sont contrôlés par la lumière comme tous les

autres échinodermes (Lopez et Levinton 1987 in Grossmann 2014) sans posséder des structures oculaires proprement dites. Sur nos côtes il existe trois morphotypes d'*H. sanctori* établis en fonction de degrés des taches (anneaux blancs autour des papilles) sur la face dorsale : tacheté (**Figure 44A**), peu tacheté (**Figure 44B**) et non tacheté (**Figure 44C**). Les individus ayant de différents morphotypes ont une distribution verticale différente soit les plus tachetés habitent les endroits les plus profondes.

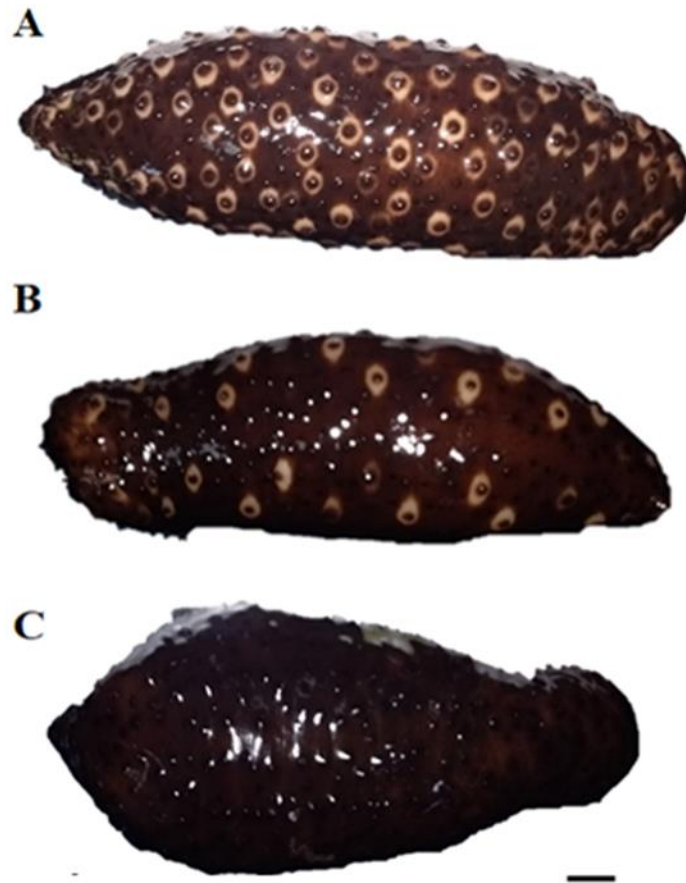


Figure 44 : Aspect des trois morphotypes d'*H. sanctori*. A : tacheté ; B : peu tacheté ; C : non tacheté. La barre d'échelle = 1cm.

A la base l'objectif de cette étude était de mettre en évidence le système photorécepteur d'*H. sanctori* et expliquer les mécanismes de détection et de transfert de la lumière, en identifiant l'ultrastructure cellulaire des photorécepteurs et examiner la relation entre la photoréception et le morphotype à savoir l'intensité des taches blanches sur la face dorsale, mais à cause du manque des moyens et du temps nous n'avons pas pu mettre en évidence les cellules photoréceptrices dans toutes les parties sensoriales (voir chapitre résultats).

V.2.4 Echantillonnage

Un lot composé de 16 individus d'*H. sanctori* collectés de Stidia, Wilaya de Mostaganem (**Figure 16**) entre Novembre 2022 et décembre 2023 par plongée en apnée entre 1 à 5 m de profondeur. Après la collecte, les individus sont transportés immédiatement au laboratoire dans un bac contenant de l'eau de mer, en noir et maintenus en vie jusqu'au traitement.

V.2.5 Travaux au laboratoire

V.2.5.1 Prélèvement

Nous avons ciblé dans cette étude les parties sensorielles dans le derme du concombre de mer *H. sanctori* à savoir les podia, les tentacules buccaux, les papilles ainsi que le tégument qui l'entourent blanc et brun.

Les tissus prélevés sont étudiés par trois méthodes de microscopies :

V.2.5.2 Microscopie photonique

La technique de préparation des échantillons est la même utilisée dans l'histologie des gonades (Voir Chapitre III section III.2.5.2), sauf que les tissus sont fixés dans le formol à 4% et l'agent clarifiant est le toluène. Les colorations appliquées sont les suivantes :

- a) **La coloration de trichrome de Masson** : Les échantillons sont immergés dans de l'hématoxyline de Groat, un colorant qui se fixe préférentiellement aux structures basophiles telles que les noyaux cellulaires. Après un rinçage à l'eau du robinet pour éliminer l'excès de colorant, les échantillons sont ensuite colorés avec du Fushine de Ponceau, qui colore les structures acides telles que les cytoplasmes. Un nouveau rinçage, cette fois-ci avec de l'acide acétique dilué, est effectué pour éliminer l'excès de colorant. Les échantillons sont ensuite exposés à une solution d'orangé G molybdique, qui met en évidence les structures mucopolysaccharidiques, suivie d'un autre rinçage à l'acide acétique. Enfin, les échantillons sont colorés par le vert lumière acétique pour accentuer les structures telles que le collagène. Après un dernier rinçage à l'acide acétique ;
- b) **La coloration de l'Azocarmin-Bleu d'anéline-Orangé G** : les tissus sont d'abord trempés dans l'azocarmin pendant une heure à 60°C. Ensuite, rincés à l'eau déminéralisée pour éliminer tout excès de colorant. Par la suite, ils sont immergés dans un mélange d'aniline et d'alcool, suivi d'un rinçage à l'acide acétique à 1% dans l'alcool à 95% pour stabiliser la coloration. Une étape supplémentaire de coloration à l'acide phosphotungstique est souvent réalisée pour accentuer les contrastes cellulaires. Les

tissus sont ensuite à nouveau rincés à l'eau déminéralisée avant d'être traités avec le Bleu d'aniline-Orangé G pour intensifier la coloration.

Après chaque coloration les échantillons sont déshydratés, plongés dans deux bains de toluène pour éliminer tout résidu de colorant, puis montés pour l'observation microscopique.

V.2.5.3 Microscopie électronique à transmission (MET)

La préparation des échantillons pour observation sous microscope à transmission consiste à ce qui suit :

V.2.5.3.1 Fixation

Les échantillons destinés à la microscopie électronique sont fixés et conservés dans une solution du Glutaraldéhyde à 3 % jusqu'au traitement au laboratoire de Biologie des Organismes Marins et Biomimétisme. Dans ce dernier ils sont refixés dans un mélange de Glutaraldéhyde à 3 %, Cacodylate de Sodium 0,1 M et Chlorure de Sodium 6,2 % pendant 1h (**Figure 45A**).

V.2.5.3.2 Décalcification

Cette partie ne concerne pas les échantillons destinés à la microscopie électronique à balayage. Il est préférable de prolonger la fixation (environ une heure de plus) pour augmenter la résistance du tissu.

La décalcification des tissus est réalisée après fixation par un mélange d'acide ascorbique à 2% et de NaCl 0,3 M (1V : 1V), entre 12 et 24 heures en rotation continue (3 rpm) ou sous agitation mécanique, rincer (lavage) sur plusieurs reprises dans l'eau distillé. Le pH initial de la solution de décalcification est de 2,6. Il est nécessaire de préparer cette solution à chaque fois (ne doit pas être conservée) à cause de l'oxydation de l'acide ascorbique en solution aqueuse, cette oxydation est plus accentuée en présence de la lumière (photooxydation). Il est important d'utiliser un grand volume de solution décalcifiante (environ 50 ml de 20 mg de calcite) en raison de sa faible acidité (Dietrich et Fontaine 1975).

V.2.5.3.3 Rinçage

Pour éliminer l'excès du mélange de fixation les échantillons sont rincés par une solution de cacodylate de sodium de 0,2 M et de chlorure de sodium à 1,84 %.

V.2.5.3.4 Post-fixation

Les tissus sont fixés une deuxième fois par une solution de Tetroxyde d'Osmium à 1 %, cacodylate de sodium 0,1 M et chlorure de sodium à 2,3 % pendant 1 h à température ambiante.

V.2.5.3.5 Rinçage

L'excès de la solution de Tetroxyde d'Osmium est éliminé par la solution de cacodylate de sodium.

V.2.5.3.6 Déshydratation

Les échantillons sont déshydratés dans une série ascendante de bain d'éthanol (25%, 50%, 70%, 90% et 100% dans chaque bain 10 mn, puis sont immerger deux fois dans l'oxyde de propylène à l'abris de la lumière pendant 10 min.

V.2.5.3.7 Enrobage

Les tissus sont inclus dans la résine de Spurr [10 g de résine ERL 4206, 6 g de résine DER 736, 26 g d'anhydride nonényl succinique, 0,4 g de diméthylaminoéthanol] pendant une nuit en agitation continue et à température ambiante. Puis coulé dans des moules étiquetés (**Figure 45B**). Pour déclencher la polymérisation la solution de résine est chauffée à 70 °C pendant 24h. Les blocs sont taillés et limés sous une soupe par une lame et une lime (**Figure 45C**).

V.2.5.3.8 Découpage et contrastage

Les tissus sont découpés en premier temps en coupe semi-fines de 1 µm et colorées par un mélange de bleu de méthylène et de bleu d'azure (v/v) pour cerner la zone qui nous intéresse puis en coupes ultrafine dont l'épaisseur est de 95 nm en utilisant un ultra-microtome (Leica Ultracut UCT—Leica Microsystems ; **Figure 45D**). Les coupes sont ensuite porté sur des grilles en cuivre (**Figure 45E**) et contrastées par l'acétate d'uranyle [solution d'acétate d'uranyle 0,18 M : éthanol (2:1)] pendant 45 min et ensuite dans du citrate de plomb [nitrate de plomb 0,08 M, citrate de sodium 0,12 M, hydroxyde de sodium 0,16 M (dans un bac contenant des pastilles d'hydroxyde de sodium)] pendant 4 min (**Figure 45F**) et finalement laisser sécher pour passer à l'observation sous microscope électronique à transmission (**Figure 45I**). Après chaque agent contrastant les coupes sont rincées sur plusieurs gouttes d'eau pendant 15 min.

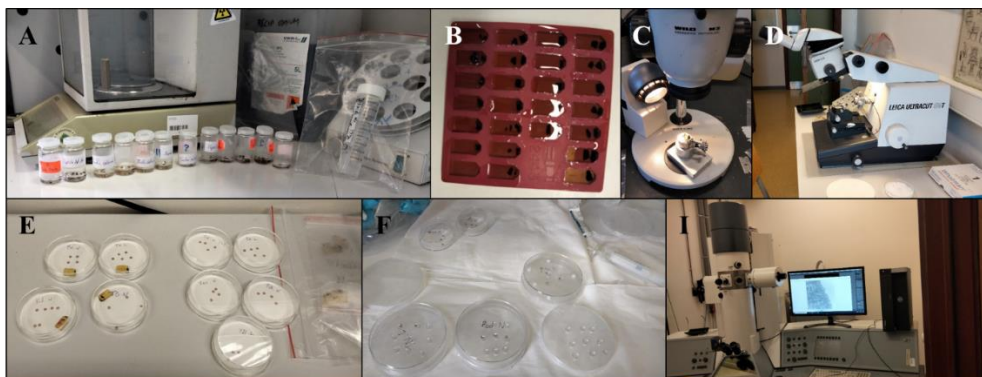


Figure 45 : Matériels utilisés pour l'étude de l'ultrastructure du derme d'*H. sanctori*. A : fixation et déshydratation des tissus ; B : inclusion des tissus dans la résine ; C : taille et limage des blocs ; D : découpage par un ultramicrotome ; E : des coupes sur les grilles en cuivre ; F : contrastage ; I : observation sous microscope à transmission.

V.2.5.3.9 Observation sous MET

Le principe de la microscopie électronique à transmission est similaire à celui de la microscopie optique mais c'est l'électron qui joue le rôle du photon. Un faisceau d'électrons, généré à partir d'une source d'électrons sous vide (canon à électrons), est accéléré vers l'échantillon ultra-mince, puis le faisceau d'électrons interagit avec l'échantillon et est capté et converti par des lentilles et des ouvertures électromagnétiques en un faisceau monochromatique (Fiawoo 2009 ; Jiang et al. 2019).

V.2.5.4 Microscopie électronique à balayage (MEB)

Les tissus destinés à la microscopie à balayage sont fixés dans le formol à 4%, ensuite déshydratés dans une série de bains d'éthanol, puis laissés 1h dans l'éthanol à 100%, ensuite passés au séchage au point critique.

V.2.5.4.1 Séchage supercritique du CO₂

Dans leur état naturel les échantillons biologiques contiennent de l'eau, dans le vide du microscope et due à la tension superficielle, l'eau s'évapore violemment en déformant l'échantillon, néanmoins le séchage par contournement du point critique (**Figure 46A**) permet d'éviter tout collage ou déformations de structures lors de la libération de structures mécaniques mobiles telles que l'eau. Pour que cette dernière atteigne son point critique il doit y avoir une pression de 217,7 atm et une température de 374°C, raison pour laquelle l'eau est remplacé par un liquide de transition de CO₂ dont le point critique est à environ 31°C.

Le séchage s'effectue en 3 à 6 cycles de remplacement de l'éthanol par le CO₂ dans une bombe de séchage (**Figure 46B**), durant le dernier cycle on augmente la température à 31°C (pression environ 74 atm) pour éliminer le CO₂ par sublimation.

V.2.5.4.2 Métallisation

Une fois séchés, les échantillons sont montés sur un support, puis pulvérisés par une mince couche d'Or (arraché d'un morceau de métal par l'argon ionisé) et de Palladium dans une enceinte à vide partielle (**Figure 46C**), pour améliorer la conductivité et réduire les charges électriques.

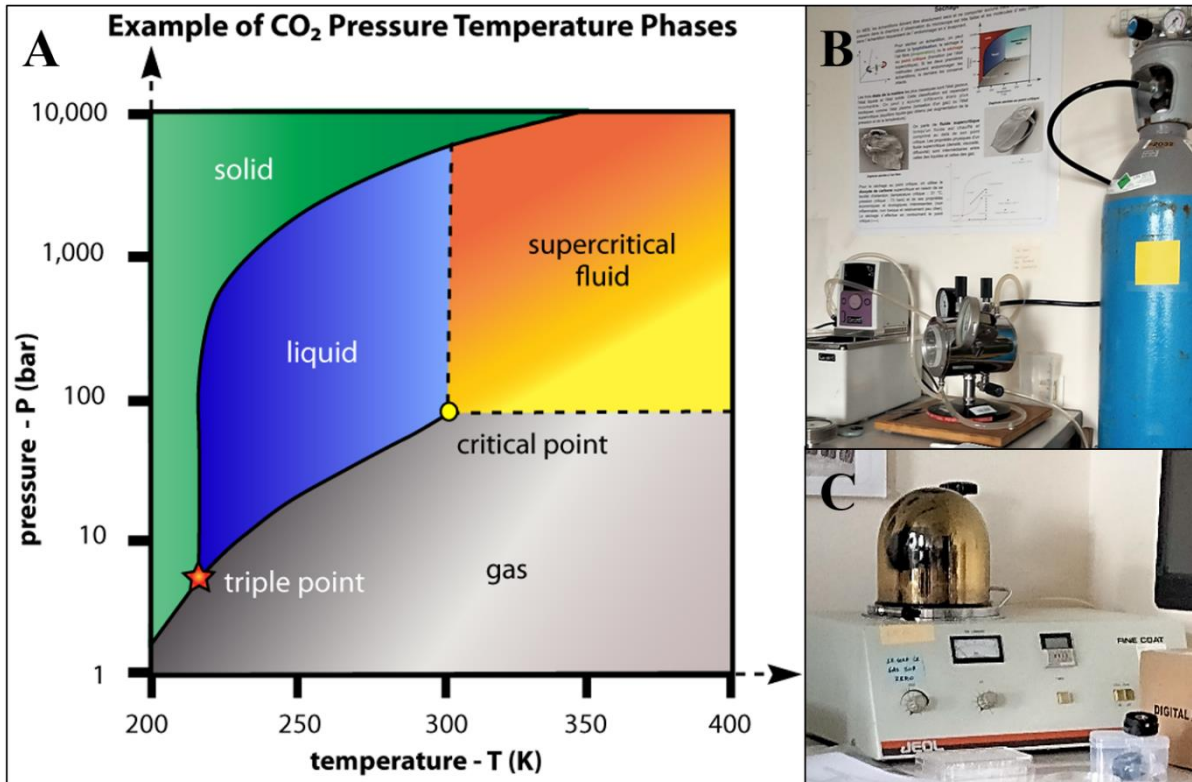


Figure 46 : A : Diagramme de phase du Dioxyde de carbone supercritique ; B : la bombe à point critique ; C : l'enceinte pulvérisant sous vide partiel.

V.2.5.4.3 Observation sous MEB

Les échantillons sont observés sous un MEB JEOL JSM 7200F qui utilise un faisceau d'électrons focalisé pour balayer systématiquement la surface de l'échantillon, produisant un grand nombre de signaux (des électrons secondaires, des rétrodiffusions d'électrons, et même des rayons X), Ces signaux sont ensuite captés par des détecteurs spécifiques qui seront examinés en détail ultérieurement. Ces signaux électroniques sont finalement convertis en un signal visuel affiché sur un tube cathodique. Les images obtenues, permettent une observation détaillée à l'échelle nanométrique de la topographie des échantillons (Zhou et al. 2006).

V.3 Résultats

V.3.1 Morphologie externe

L'aspect externe du tégument d'*H. sanctori* est de nature rigoureuse (**Figure 47**) caractérisé par des tubercules couvrant toute sa surface (**Figure 47a**) et ces tubercules mesure environ 25 μm , elles sont soutenues par des sclérites qui souvent percent la surface du tégument (**Figure 47b** et c). Aucune différence n'est observée entre le tégument brun et blanc en ce qui concerne la morphologie externe.

Les tentacules se composent de stem basal et une couronne terminale qui se divise en branches et les branches en bourgeons sous forme de chou-fleur. Les podia avaient un stem cylindrique et un disque plat avec une dépression central. Dans les podia contractés, le disque reste plat, ne change pas de diamètre et s'enfonce légèrement dans le stem. Les papilles se constituent d'un stem conique et un bourgeon terminal hémisphériques (**Figure 47f**). Les stems du podia et des papilles avaient la même apparence que le tégument, cependant celui des tentacules est lisse. Les bourgeons des tentacules (**Figure 47d**), des papilles (**Figure 47f**) et le disque des podia (**Figure 47e**) avaient une surface lisse.

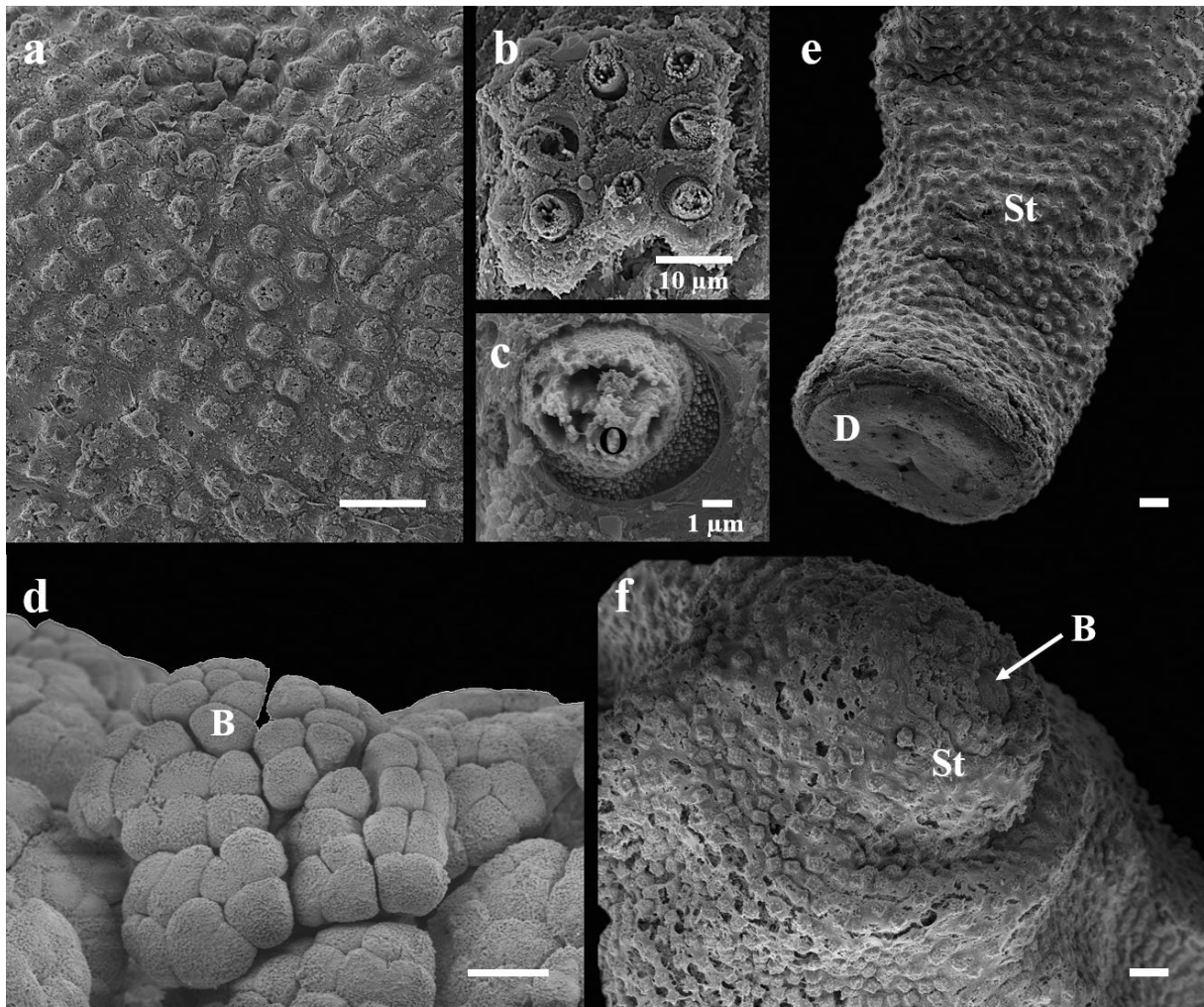


Figure 47 : Aspect général de la surface externe de différents organes d'*H. sanctori* par microscopie électronique à balayage ; a-c Aspect externe du tégument ; d tentacule ; e podia ; f papilles ; B : bourgeon ; D : disque ; O : sclérites ; St : Stem. Barre d'échelle = 100 µm.

V.3.2 Morphologie interne

Au niveau microscopique, le tégument d'*H. sanctori* est constitué de quatre couches de l'intérieur vers l'extérieur : 1) la cuticule ; 2) l'épiderme ; 3) une couche de tissu conjonctif

composée de fibres de collagène lâches entourant les sclérites, et enfin 4) une couche de collagène dense et épaisse (**Figure 48a-e**). Les appendices (tentacules, podia et papilles) sont constitués d'une cuticule semblable à celle de tégument et de deux épithéliums : l'épiderme sur la partie externe et le mésothélium entourant la lumière ambulacraire à l'intérieur. Les deux couches sont séparées par un épais tissu conjonctif dans lequel des plexus nerveux sont observés (**Figure 49a-b**, **Figure 50a** et **Figure 51a-b**).

V.3.2.1 Epiderme

La cuticule est sous forme de couches fines acellulaires translucides séparées de l'épiderme par un espace subcuticulaire traversé par des microvillosités (**Figure 48g-h**, **Figure 49e** et **Figure 50f**). L'épiderme du tégument blanc ou brun est constitué de différents types de cellules en forme de flasque et ne sont reliées que par de minces processus apicaux.

Les cellules de soutien (**Figure 48g** et **i**) forment une couche cellulaire continue dans laquelle les autres types de cellules sont insérés (Fig. 48g et **i**). Elles sont pavimenteuses, contenant des granules denses et un noyau ovale et dense situé sur la partie basale du corps cellulaire. Les processus apicaux des corps cellulaires sont couronnés de microvillosités. Ces processus renferment également des tonofilaments reliant le tissu conjonctif sous-jacent à la cuticule par des hémidesmosomes. Les sclérites possèdent des projections qui s'étendent entre les cellules épidermiques jusqu'à la cuticule dans les deux types de téguments (**Figure 48h-i**).

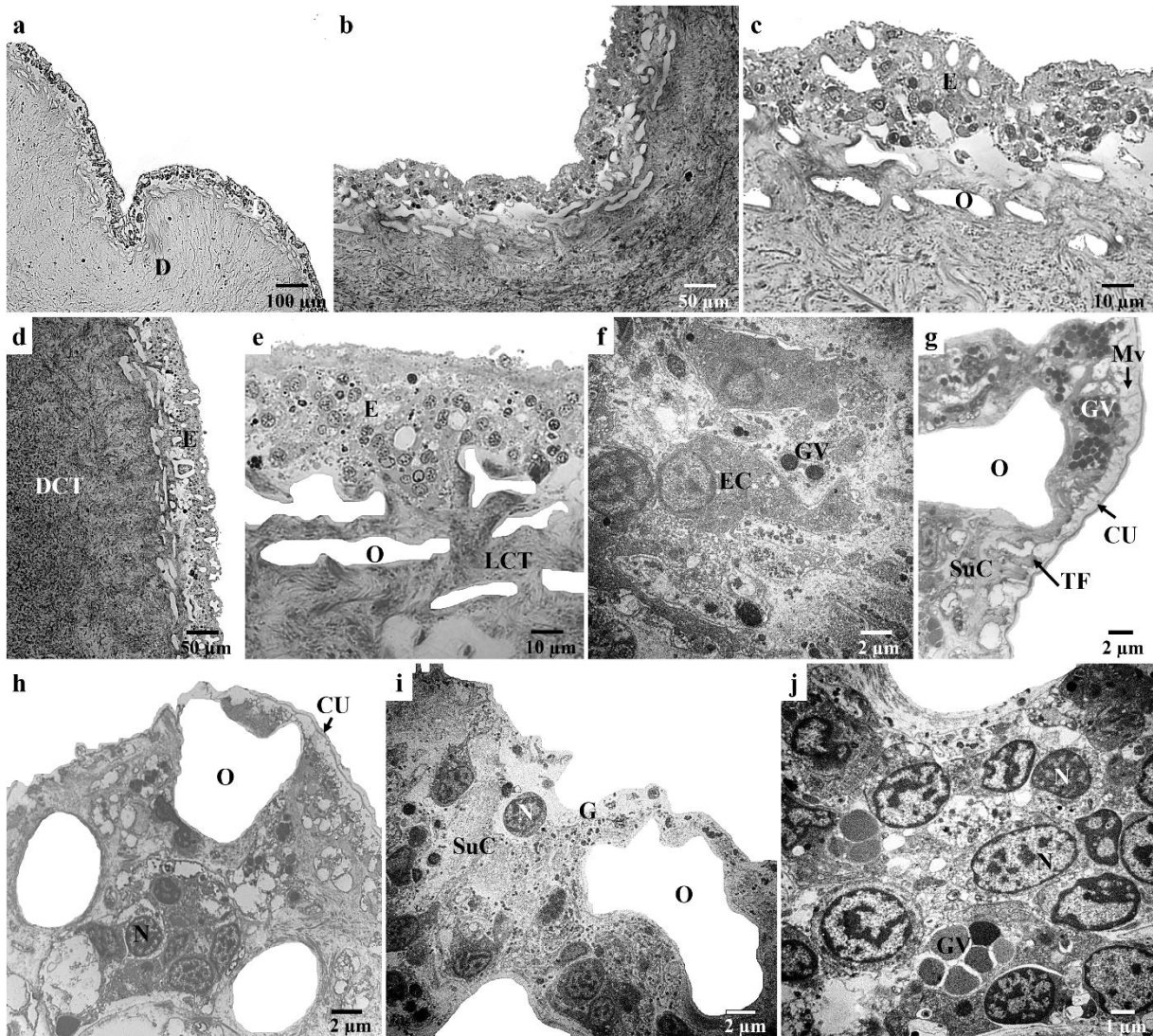


Figure 48 : Coupe transversale du tégument d'*H. sanctori*. a Aspect interne du tégument par microscopie photonique ; b-c Coupes semi-fines du tégument blanc ; d-e Coupes semi-fines du tégument brun ; f-g Micrographie TEM des cellules de l'épiderme ; f Cellules épidermiques g Cellules de soutien ; h-i Sclérites dans le tégument blanc et brun j Granules et noyau de cellule épidermique. CU : cuticule ; D : derme ; DCT : tissu conjonctif dense ; E : épiderme ; EC : cellule épidermique ; GV : vésicule granuleuse ; LCT : tissu conjonctif lâche ; Mv : microvillosités ; N : noyau ; O : Sclérites ; SuC : cellule de soutien ; TF : tonofilaments.

L'épiderme des bourgeons tentaculaires est composé de cellules cylindriques allongées avec des noyaux denses et de forme ovoïdes (**Figure 49c**). Cinq types de cellules sont observés : mucocytes (**Figure 49d** et h), cellules adhésives, cellules sensorielles, cellules pigmentaires (**Figure 49d**), et cellules de soutien (**Figure 49e**). Ces dernières ont les mêmes caractéristiques que celles observées dans le tégument.

Les mucocytes se présentent sous deux types (Selon la classification de Delroisse et al. 2020) : le premier a une forme arrondie, un grand perikaryon contenant des sphérules muqueuses de différentes taille et généralement vides (**Figure 49d**). Le second type a une forme allongée contenant des sphérules muqueuses de différentes tailles, contenant un matériel flocculant (**Figure 49h**).

Les cellules adhésives ont une forme d'ampoule, très fréquentes, formant avec les cellules sensoriales un processus senso-adhésive continue sur l'épiderme du bourgeon. Ses noyaux ont une forme ovale et se localisait sur la partie basale du corps cellulaire (**Figure 49e**).

Les cellules adhésives, qui sont très fréquentes, ont une forme flasque. Avec les cellules sensorielles, elles forment une zone senso-sécrétoire continue. Leurs noyaux, de forme ovale, sont situés sur la partie basale du corps cellulaire. Les cellules adhésives sont remplies de vésicules sphériques dont le centre est dense, le périphérique est translucide et la membrane est distincte (**Figure 49f**). Les vésicules sont arrangées en ligne les uns à côtés des autres, elles traversent l'espace subcuticulaire et la cuticule dans des microvillosités sous forme d'un processus sécrétoire vers l'extérieur (**Figure 49e et h**). Ces cellules sont appelées par McKenzie (1987) touffes apicales.

Les cellules sensoriales ont une forme longue, étroite et plus ou moins cylindrique. Elles ont un cytoplasme dense et un noyau allongé, au centre ou sur la partie basale du corps cellulaire. Elles sont caractérisées par un processus apical cilié composé d'une cille importante entourée par 9 microvillosités similaires. En coupe transversale ce processus est sous forme de rose (**Figure 49e**).

Les cellules pigmentaires sont très volumineuses contenant un noyau rond avec une masse hétéro-chromatique dense, caractérisées par des granules pigmentaires de différentes tailles, parfois très denses (**Figure 49d**).

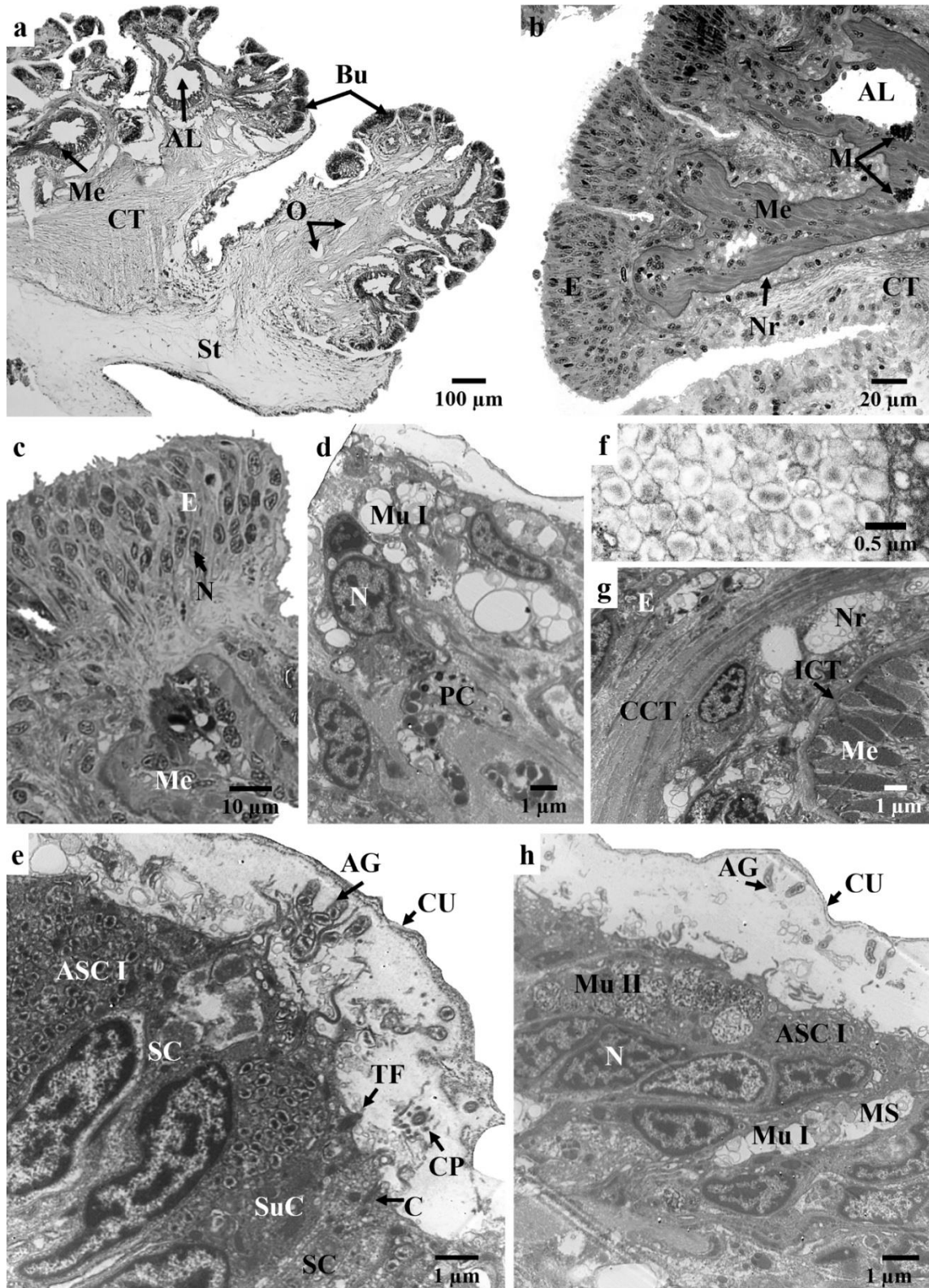


Figure 49 : Coupe histologique du tentacule d'*H. sanctori*. a : Coupe transversale par microscopie photonique ; b-c : Coupes semi-fines des bourgeons tentaculaires ; d-e et h Micrographie TEM des cellules épidermiques ; f : Granules adhésifs ; G : Structure du plexus nerveux et du mésothélium. AG : granule adhésif ; AL : lumière ambulacraire ; ASC : cellule

sécrétoire adhésive ; Bu : bourgeon ; C : cilium ; CCT : tissu conjonctif central ; CP : processus cilié ; CT : tissu conjonctif ; CU : cuticule ; E : épiderme ; ICT : tissu conjonctif interne ; M : morula ; Me : Mésothélium ; MS : sphérules muqueuses ; Mu : cellule muqueuse (type I et type II) ; N : noyau ; Nr : nerf plexus ; O : Sclérites ; PC : cellule pigmentaire ; SC : cellule sensorielle ; St : Stem ; SuC : cellule de soutien ; TF : tonofilaments.

Les cellules observées dans l'épiderme du disque de podia sont principalement adhésives, deux types (**Figure 50f** et **i**), dé-adhésives (**Figure 50j**), sensorielles (**Figure 50h**), morula (**Figure 50g**) et de soutien. Elles ont une forme allongée, le noyau se trouvant sur la partie basale du corps cellulaire (**Figure 50c**).

Deux types de cellules adhésives sont associés dans l'épiderme du disque (**Figure 50f**). Les premières ont le même aspect que celles des tentacules (la touffe apicale) et les secondes sont reliées à l'extérieur par un pore visible (**Figure 50f**), remplies de sphérules larges, dont la moitié est dense et en forme d'ellipsoïde (**Figure 50i**), et les cellules dé-adhésives sont situées à côté des cellules adhésives ; elles contiennent de petits granules très denses (**Figure 50j**). Les Morula, correspondant à des coelomocytes circulants potentiels, sont également observées dans l'épiderme (Fig. 50g). Les cellules sensorielles, de soutien et morula présentent les mêmes caractéristiques que celles des autres tissus.

L'extrémité distale du podia est soutenue par un grand ossicule (sclérite) supportant le disque sous l'épiderme (**Figure 50b**) et de petits sclérites allongés insérés dans le tissu conjonctif sur la partie distale du stem (**Figure 50d**).

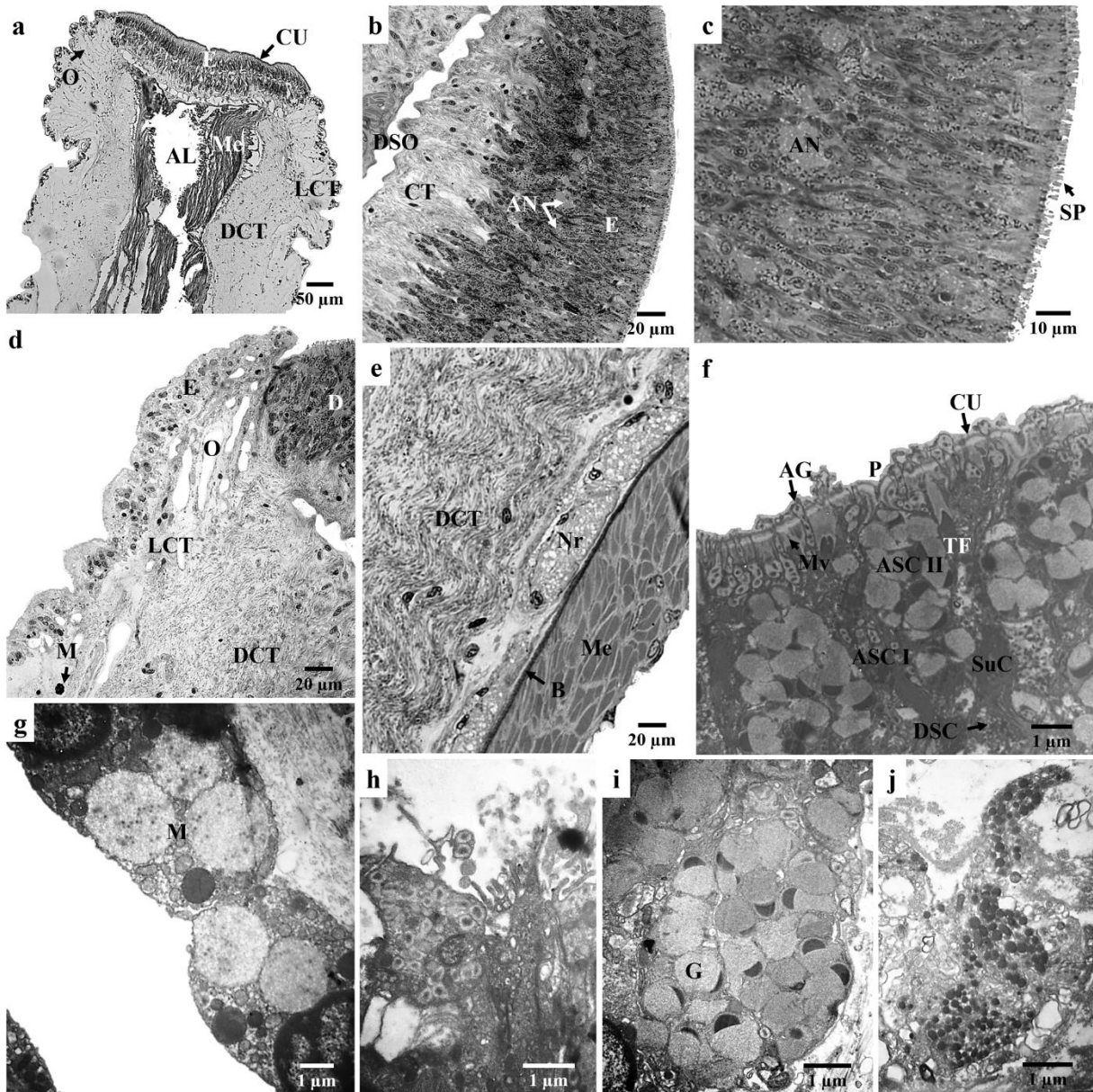


Figure 50 : Coupes histologiques des podia d'*H. sanctori*. a : Coupe longitudinale du podia par microscopie photonique. b-e : Coupes semi-fines ; b : Disque. C : Epiderme du disque. d : Stem. e : Structure du nerf et du mésothélium. f-j : Micrographie TEM des cellules épidermiques observées. f : Cellules adhésives. g : Morula. h : Cellule sensorielle. i : Granules adhésives. j : Cellule dé-adhésive. AL : lumière ambulacraire ; AN : nerf apical ; ASC-I : cellule sécrétoire adhésive type-I ; ASC-II : cellule sécrétoire adhésive type-II ; B : lame basale ; CT : tissu conjonctif ; CU : cuticule ; D : disque ; DCT : tissu conjonctif dense ; DSC, cellule sécrétoire de-adhésive ; DSO, sclérite supportant le disque ; E : épiderme ; G : granules adhésifs ; LCT : tissu conjonctif lâche ; Me : mésothélium ; Mv : microvillosités ; Nr : nerf longitudinal ; O : sclérites ; P : pore ; SP : processus sécrétoire ; SuC : cellule de soutien ; TF : tonofilaments.

Les papilles ont une structure similaire à celle des podia (**Figure 51a et b**). Cependant, le disque est réduit à un simple bourgeon sous forme d'une terminaison nerveuse (**Figure 51c et d**), son épiderme est composé principalement de cellules sensorielles (**Figure 51i**), de quelques cellules remplies de granules denses (**Figure 51j**) et de cellules de soutien (**Figure 51h**). Comme dans les podia la partie distale du stem referme des sclérites (**Figure 51b**).

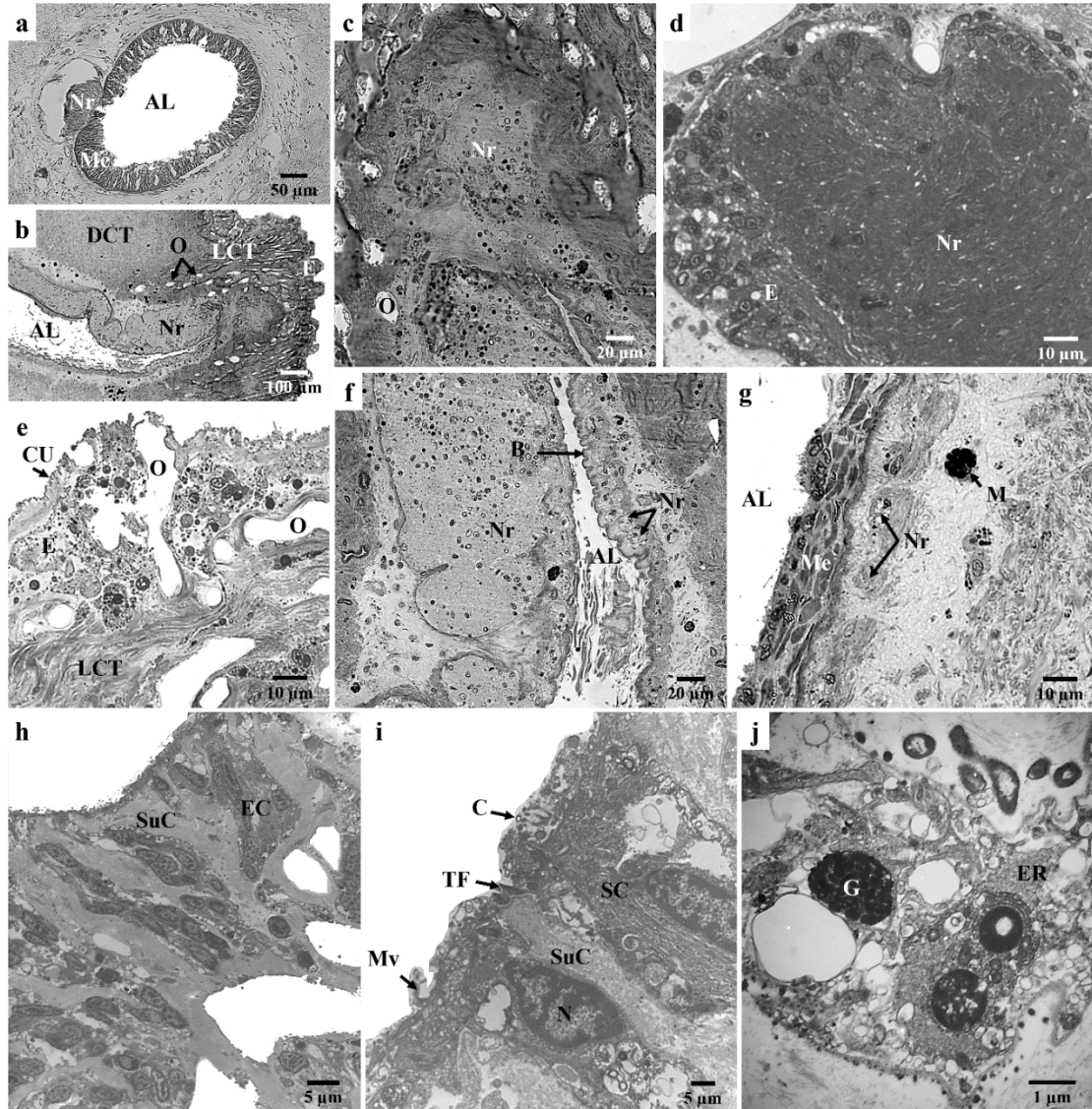


Figure 51 : Coupes histologiques des papilles d'*H. sanctori*. a : Coupe transversale par microscopie photonique ; b-g : Coupe semi-fine ; b : Coupe longitudinale de la papille ; c ; Coupe longitudinale du bourgeon ; d : Coupe transversale du bourgeon ; e ; stem de la papille ; f : Nerf longitudinal ; g : Structure du mésothélium ; h-j : Micrographie TEM de l'épiderme du bourgeon. AL : lumière ambulacraire ; B : lame basale ; C : cilium ; CU : cuticule ; DTC : tissu conjonctif dense ; E : épiderme ; EC : cellule épidermique ; ER : réticulum endoplasmique ; G : granules, LCT : tissu conjonctif lâche ; M : Morula ; Me : mésothélium ; N : noyau ; Nr : nerf longitudinal ; O : sclérites ; SC : cellule sensorielle ; SuC : cellule de soutien ; TF : tonofilament.

V.3.2.2 Tissu conjonctif

Le tissu conjonctif dense (**Figure 52a**) est composé de fibres de collagène denses, compactes et disposées dans différentes orientations (**Figure 52d**). Il est séparé de l'épiderme par une jonction dermo-épidermique qui s'appelle le tissu conjonctif lâche. Ce dernier abrite l'endosquelette (les sclérites) d'*H. sanctori* (**Figure 52b**). Les deux couches de tissu conjonctif composent le derme. Les cellules observées dans le derme sont les morulas et les cellules juxtaligamentaires.

De nombreuses morulas sont observés dans toutes les couches tissulaires, mais plus fréquentes dans le tissu conjonctif. Ces cellules sont caractérisées par de grandes vacuoles de densité variable : claires à la périphérie et denses au centre, serrées les unes contre les autres (**Figure 50g ; Figure 51g et Figure 52c**).

Les cellules juxtaligamentaires observées sont de deux types selon la classification de Wilkie and Carnevali (2023), elles se différencient dans la taille, la forme et la densité de granules. Le premier type a une forme ovale à arrondie contenant des granules denses et de nombreuses inclusions sphériques d'opacité électronique variable, Ces inclusions ressemblent à des gouttelettes lipidiques (**Figure 52d**). Le deuxième type a une forme allongée de petite taille et remplis de granules dense (**Figure 52e**).

V.3.2.3 Mésothélium

Le mésothélium, enveloppé par une lame basale, est une interface entre la lumière ambulacraire et le derme de l'holothurie (**Figure 52g**). Il se constitue principalement de deux sous couches (**Figure 52g**) renfermant 3 types de cellules. Le premier type de cellules observées généralement sur la sous couche basale sont les cellules myoépithéliales constituées de myofilaments denses condensés (**Figure 52i**) et un noyau arrondi. Ces cellules myoépithéliales fournissent une masse musculaire importante qui permet aux appendices de se rétracter ou de se contracter rapidement et facilement (**Figure 52i**). Le deuxième type est les granulocytes, observés entre les cellules myoépithéliales et connus pour leurs petits granules denses (**Figure 52i**). La sous-couche apicale est constituée de cellules péritonéales (**Figure 52h**) portant des microvillosités et des flagelles. Le noyau est situé sur la partie apicale de la cellule.

V.3.2.4 Plexus nerveux

Le tissu nerveux a été observé dans les appendices (tentacules, podia et papilles) au niveau du tissu conjonctif près de la lame basale qui entoure le mésothélium (**Figure 52j**). Dans les tentacules (**Figure 49b, c et g**), le plexus nerveux entoure la structure entière. Dans les podia un nerf symétrique dans les deux cotés est observé (**Figure 50e**). Il enveloppe la structure et

envoie des branches vers le disque formant le nerf apical (**Figure 50c**). Dans les papilles le nerf avait la même structure que le podia cependant le nerf longitudinal est observé (**Figure 51b** et **Figure 51 f**), il avait une taille importante et une forme asymétrique. Dans le bourgeon, il forme une plaque de tissu nerveux étroitement associée à la partie basale des cellules épidermiques (**Figure 51c** et d). Le plexus nerveux est constitué de neurones, de réseaux axoniques et de cellules de soutien (**Figure 52k**). Le réseau axonique est caractérisé par deux types de vésicules: denses avec des noyaux visibles et claires avec un aspect maillé (**Figure 52l**).

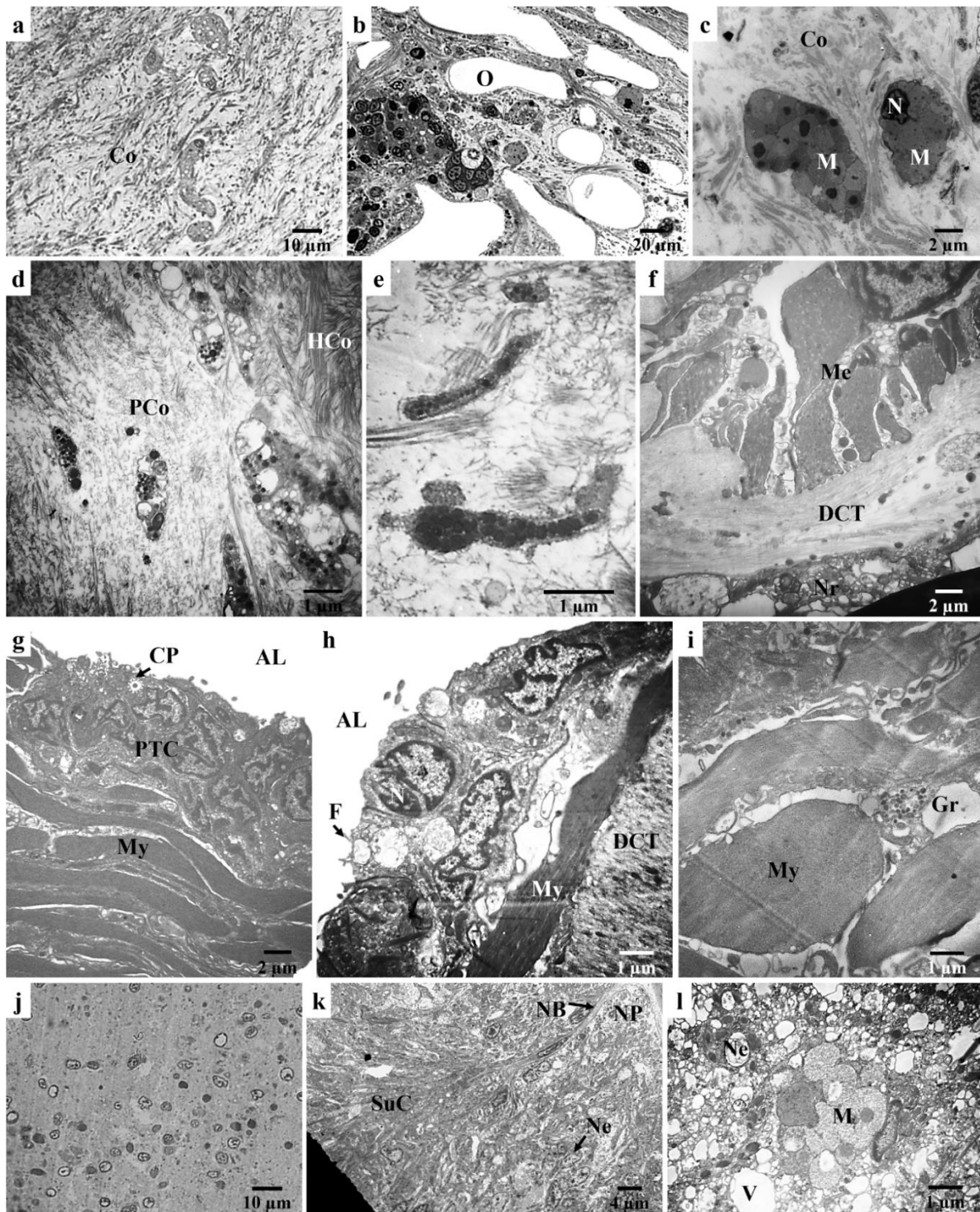


Figure 52 : Coupes histologiques des tissus internes d'*H. sanctori*. a : Coupe transversale semi-fine du tissu conjonctif dense (derme) ; b : Coupe transversale semi-fine du tissu conjonctif lâche (derme) par microscopie photonique ; c-e : Micrographie TEM du tissu conjonctif ; f-i : Micrographie TEM du mésothélium ; J : Coupe semi-fine du nerf ; k-l : Micrographie TEM du nerf transversal. Les tissus ont été prélevés de tégument (a et c), des papilles (B, f-i) et des podia (d et e). AL : lumière ambulacraire ; Co : fibres de collagène ; CP : processus cilié ; DCT : tissu conjonctif lâche ; F : flagelle ; Gr : cellule granulocytaire ; HCo : fibres de collagène

horizontales ; M : Morula ; Me : mésothélium ; My : cellule myoépithéliale ; N : noyau ; NB : bande neurale ; Ne : neurone ; NP : processus nerveux ; O : Sclérite ; PCo : fibres de collagène perpendiculaires ; PTC : cellule péritonéale ; SuC : cellule de soutien ; V : Vacuole.

V.4 Discussion

Le tégument d'*H. sanctori* avait une texture spécifique qui diffère de tous les autres holothuriid (Flammang et Jangoux 1992 ; Vanden Spiegel et al 1995 ; Gao et Yang 2015). Elle présentait des tubercules qui couvrent toute la surface corporelle (excepte les tentacules), ces tubercules semblent renfermer des sclérites. Les études menées sur l'endosquelette d'*H. sanctori* ont montré que le tégument renferme trois principaux types de sclérites : les tables, les boutons et les bâtonnets (Koehler 1921 ; Moussa et Wirawati 2018). En associant nos observations aux résultats de la morphologie interne du tégument et des types de sclérites, on peut constater que les tubercules sont remplis de tables et les « pieds » des tables pénètrent dans l'épiderme. Les boutons, en revanche, restent dans le tissu conjonctif sous l'épiderme. Ceux-ci sont disposés de façon inclinée et parallèle les uns aux autres pour renforcer la structure (Flammang et Jangoux 1992). Selon Cameron et Fankboner (1984), l'orientation parallèle permettait aux appendices d'effectuer de grandes contractions et de disperser la force générée par les ondes vers l'extrémité du stem sans réduire leur capacité à fournir un soutien adéquat au squelette. Cameron and Fankboner (1984) aussi confirme que les tentacules renferment un seul type de sclérites, les bâtonnets d'où vient leur aspect lisse.

La composition cellulaire ultrafine du tégument d'*H. sanctori* est similaire à celle décrite chez d'autres holothuries tels que *Apostichopus japonicus* (Gao et Yang 2015), *Isostichopus badiotus* (Guerrero Guerrero et Rodríguez Forero 2018), *Holothuria scabra* (Delroisse et al. 2020) et *Thyone briareus* (Menton et Eisen 1970).

L'ensemble du tégument d'*H. sanctori* y compris les tentacules, les podia et les papilles est recouvert d'une cuticule. Nous avons observé que la cuticule se constitue de deux couches acellulaires séparées par un espace. Ce qui concorde avec les études de McKenzie (1987 ; 1988) qui ont montré que la cuticule est composée de trois couches : la cuticule inférieure de nature fibreuse, la cuticule médiane granuleuse et le fuzzy coat, constitué de fins filaments. Les auteurs suggèrent que la cuticule des échinodermes représente l'interface entre l'organisme et son environnement en contrôlant la diffusion des molécules, en protégeant les organes contre les abrasions mécaniques et en maintenant l'intégrité de l'épiderme.

Les cellules épidermiques chez les concombres de mer sont imbriquées dans la partie apicale du derme. Les cellules les plus fréquentes dans le tégument sont les cellules de soutiens, qui ont

une forme de T, due à la position du péricaryon sur la partie basale de l'épiderme et qui envoient des prolongements cellulaires vers la partie apicale (Delroisse et al. 2020). Ces cellules sont couronnées par des tonofilaments reliant la cuticule au tissu conjonctif. Selon McKenzie (1987, 1988) la fréquence élevée de ces zones d'attachements (les cellules de soutien) aide à mieux renforcer et maintenir la structure et pourrait être une adaptation aux charges élevées sur sa surface lors de la contraction, et à toutes sortes de mouvements qui nécessitent un renforcement considérable.

Les mucocytes observées pourraient avoir un rôle défensif en libérant leurs sécrétions en cas de déchirure ou d'abrasion (McKenzie 1987), et les morulas peuvent être impliquées dans la cicatrisation des blessures (Menton et Eisen 1973).

La structure ultrafine du tégument blanc et brun ne révèle aucune différence considérable que ce soit à l'extérieur ou à l'intérieur, malgré la différence de couleur (brun et blanc). La différence de coloration dans les téguments d'holothuries est principalement liée au développement des mélanocytes et au taux de synthèse de la mélanine (Xing et al. 2023). L'absence de différences visibles dans notre étude peut être due à la miscibilité des pigments dans l'un des produits chimiques utilisés dans la préparation des tissus pour la microscopie, en particulier l'alcool.

La forme des appendices (tentacules, podia et papilles) d'*H. sanctori* est similaire à celles des autres holothuries (Bouland et al. 1982 ; Flammang et Jangoux 1992 ; Vanden Spiegel et al 1995 ; Gao and Yang 2015 ; Marquet et al. 2018) sauf qu'elles ont une taille plus importante.

La structure microscopique ultrafine des tentacules d'*H. sanctori* est similaire à celle des autres concombres de mer comme *Holothuria forskali* (Bouland et al. 1982), *Parastichopus californicus* (Cameroun 1984) et *Neopentadactyla mixta* (Smith, 1983). Selon McKenzie (1988), si les espèces ont la même structure, elles doivent avoir une fonction similaire. Quel que soit leur mode de nutrition suspensivore ou détritivore, les concombres de mer utilisent leurs tentacules pour détecter les zones les plus riches en nutriment dans le sédiment et pour porter les particules alimentaires dans leur pharynx (Powell 1977). Sachant que les bourgeons tentaculaires sont la première structure qui rentre en contact avec le sédiment, les auteurs affirment qu'ils sont (bourgeons ou les nœuds selon l'espèce) chimiosensoriels (détecte des zones les plus riches en nutriments) et responsables de la collecte des nutriments. Dans certaines régions des bourgeons d'*H. sanctori*, il y avait une alternance des cellules sensoriales et adhésives formant un processus senso-adhésive, ceci a déjà été décrit chez les dendrochirotes où ces cellules apparaissent sous forme de grappes discrètes tandis que chez les aspidochirotes, elles sont réparties uniformément sur toute la surface du bourgeon (Smith 1983). McKenzie (1987) suggère que les cellules sensoriales contrôlent la libération des molécules adhésives et

que les cellules sensoriales ne secrètent pas leurs substances à l'extérieur. Sachant que la partie basale des cellules sensoriales est connectés avec le nerf plexus, on peut donc constater que la coexistence des cellules sensoriales et adhésives montre un rôle complémentaire où les premières sélectionnent les zones de sédiment les plus riches en matière organique puis envoient un stimulus à travers le plexus nerveux (sur la partie basale) qui stimule par la suite les cellules adhésives à sécréter les substances qui agglutinent la matière organique. Selon Laverack (1974) les microvillosités des cellules sensoriales sont des récepteurs gustatifs alors que les cils sont des récepteurs olfactifs. Ce qui ainsi caractérise les bourgeons est l'absence de système dé-adhésive contrairement aux autres parties adhésives tel que les podia (voir podia). McKenzie (1987) et Cameroun (1983) ont expliqué que les particules alimentaires sont aspirées / retenues dans la bouche (cavité pharyngale) qui substitue le système dé-adhésive alors que Hermans (1983) a supposé que les sécrétions acides de mucopolysaccharides dans le pharynx agissent comme agents dé-adhésifs, libérant du matériel adhérent aux bourgeons lorsqu'ils sont placés dans le pharynx.

L'épiderme du disque de podia d'*H. sanctori* est caractérisée par un système 'duo-glandulaire' : adhésif/dé-adhésif (Hermans 1983) comme d'autres échinodermes (Flammang et Jangoux 1992, Flammang 1995 ; Santos et Flammang 2006 ; Gaspar et al. 2021). Elles contrastent donc avec l'épiderme des tentacules où seules les cellules adhésives sont observées. Les cellules touffe apicale, partagées par les tentacules et les podia, ressemblent aux cellules adhésives des oursins tels que *Arbacia lixula*, *Sphaerechinus granularis*, et *Paracentrotus lividus* (Santos et Flammang 2006). Leurs vésicules adhésives contiennent deux matériaux de différente densité (Voir Flammang 1996) chez les oursins ces matériaux correspondent à des glycanes dont l'élément majeur est le N-acetylglucosamine (Simão et al. 2020) et des protéines représentées essentiellement par la Nectin (Pjeta et al. 2020).

Le second type des cellules adhésive est caractéristique des podia des holothuries (Menton et Eisen 1970 ; Flammang et Jangoux 1992 ; Aruga et Hirose 2021), Initialement, Menton et Eisen (1970) les ont reconnus comme des morulas, mais l'étude de Flammang et Jangoux (1992) les a ensuite identifiées comme des cellules adhésives supplémentaires, appelées conduits apicaux. Ce genre de cellules est absent dans les podia des oursins. En fin *H. sanctori* partage le même type de cellules dé-adhésive avec tous les échinodermes précités. Le système duo-glandulaire est souvent associé aux cellules sensoriales chez les échinodermes comme le confirme Flammang (1995).

L'épiderme des papilles d'*H. sanctori* est comparable à celui du tégument, en revanche, il renferme des cellules sensoriales. Ce qui le qualifie selon Vanden Spiegel et al. (1995) à un

organe sensorial qui, intervient dans la mécanoréception et la chémoréception. Ce rôle très complexe peut expliquer son intense et directe énervation. En effet les auteurs expliquent que la stimulation mécanique de la papille se traduit par des mouvements de contraction à l'aide de leur muscle mésothéliale, autant la stimulation simultanée de plusieurs papilles provoque l'expulsion des tubes du Cuvier. Concernant la chémoréception, elle se traduit par plusieurs réactions telles que la sécrétion des saponines (défense chimique) (Sroyraya et al. 2018) et la perception de la lumière où les cellules sensoriales stimulent des neurotransmetteurs comme les opsines (Lui et al. 2020).

Le tissu conjonctif ou le derme constitue la partie principale de la paroi corporelle des holothuries, sa partie inférieure forme le tissu conjonctif dense et la partie supérieure forme une couche externe de tissus conjonctif lâche (Gao et Yang 2015 ; Delroisse et al. 2020). Les deux parties sont constituées de fibres de collagène dont la densité et la disposition diffèrent d'une couche à une autre. Le collagène du premier est plus compact pour maintenir l'intégrité structurelle du derme (Menton et Eisen 1970 ; Guerrero Guerrero et Rodríguez Forero 2018). Celui du dernier est lâche pour offrir plus de flexibilité aux sclérites. Le derme en générale peut être considéré comme un tissu conjonctif mutable en raison de la présence des cellules juxtaligamentaires qui sont selon Wilkie (2005) et Wilkie et Carnevali (2023) caractéristiques du tissu collagénique mutables des échinodermes. Selon les mêmes auteurs, ces cellules contrôlent les propriétés mécaniques (la rigidité ou la souplesse) du collagène d'une manière réversible et rapide en sécrétant des protéines de rigidification ou de ramollissement en fonction de leurs types. Ils supposent aussi qu'au moment de l'autotomie, la cohésion des fibres est inhibée par un facteur chimique libéré par les cellules juxtaligamentaires.

Dans presque toutes les structures de collagènes mutables explorées, il existe deux ou plusieurs types de cellules juxtaligamentaires qui se distinguent par la taille, la forme et la densité électronique de leurs granules (Candia Carnevali et al. 2024). Bonneel et al. (2022) ont observé trois types de cellules juxtaligamentaires dans le derme d'*H. forskali* (en fonction de la taille et de la densité des granules). Type 1 contenant de petits granules sphériques (< 180 nm) de densité électronique moyenne. Le type 2 contient des granules allongés de taille moyenne (150-300 x 300-650 nm) de densité électronique moyenne, et le type 3 contient de gros granules sphériques très denses aux électrons (> 600 nm). Dans le présent travail, deux types de cellules juxtaligamentaires sont observés, contenant un ou plusieurs types de granules ne dépassant pas 450 nm.

Le mésothélium d'*H. sanctori* avait une structure stratifié la sous couche basale se constitue de cellules myoépithéliales et les cellules granulaire et sous couche apicale de cellules

V. H. sanctori

péritonéales. Ce genre de stratification selon Liu et Chen (2023) est caractéristique des holothuries et des ophiures.

Le système nerveux dans les appendices est similaire à celle d'*H. forskali* (Flammang and Jangoux 1992 ; Vanden Spiegel et al. 1995) sauf qu'on n'a pas pu observer le nerf épineural et les deux branches qui le relie avec le nerf hyponeural au niveau des tentacules comme a été décrit par Bouland et al. (1982) et le nerf longitudinal dans les podia.

Conclusion et perspectives

Le présent travail de recherche s'articule sur l'approfondissement des connaissances des espèces appartenant respectivement à trois classes d'échinodermes : les astérides, les ophiurides et les holothurides, en déterminant respectivement les objectifs qui suivent : 1) la mise en évidence du schéma de la reproduction d'*E. sepositus* et les interventions des facteurs environnementaux dans ce cycle ; 2) caractérisation globale de la morphologie, la morphométrie, la reproduction, la génétique, et la phylogéographie de la population d'*O. longicaudum* ; 3) l'identification d'éventuelle cellules sensorielles impliquées dans la photoréception en explorant l'ultrastructure de plusieurs parties du tégument d'*H. sanctori* (les tentacules, les podia, les papilles, le tégument brun et blanc).

La population d'*E. sepositus* de la station de Salamandre est caractérisée par une dominance des mâles par rapport aux femelles, une corrélation plus ou moins importante entre la longueur des bras et le poids humide du corps. Cette espèce présente une croissance allométrique négative, ainsi la longueur des bras qui augmente rapidement par rapport à son poids. La gamétogenèse chez *E. sepositus* est un processus continu, les ovaires et les testicules présentant différents stades de maturation sexuelle au cours de l'année (six stades détectés chez les femelles vs cinq stades chez les mâles). La détermination de la gamétogenèse par l'observation et le suivi de la longueur des colonnettes spermatogéniques et le diamètre des ovocytes offrent un outil de soutien pour la détection de la période de ponte. La reproduction chez *E. sepositus* illustre un schéma saisonnier chez les deux sexes, caractérisé par une seule ponte qui commence en juillet-août et se termine en novembre. La maturité des gonades est corrélée avec la température élevée et l'étendue de la photopériode. Les résultats obtenus dans cette partie optimisent la gestion durable et l'exploitation du stock naturel des étoiles de mer.

L'étude génétique affine la population algérienne au cluster 3 (*O. longicaudum*). L'analyse morphologique d'*O. longicaudum* a montré que cette population présente une grande variabilité morphologique et qui se chevauche avec les autres espèces à savoir : *O. hybridum*, *O. zibrowii*, *O. gueneense* et *O. africanum*. La morphométrie révèle un effet station, marquée par un gradient de taille croissant de l'est vers l'ouest.

L'étude phylogéographique fournit un aperçu global de toutes les populations d'*O. longicaudum* et les autres espèces de son complexe, dans l'ensemble de son aire de répartition. La diversité morphologique étonnamment élevée a été mise en évidence dans les trois nouvelles populations d'*O. longicaudum* (de France et d'Algérie) analysées dans le présent travail ici (Lebouazda et al. 2022 ; Gouillieux et al. 2024) n'a pas trouvé d'explication simple et claire malgré nos

nouvelles séquences génétiques ou notre étude gonadique. Les études futures devraient porter sur un plus grand nombre de marqueurs nucléaires, par exemple en utilisant le séquençage RAD ou le séquençage du génome entier, afin de tester formellement l'hypothèse de l'hybridation et d'élucider davantage l'histoire évolutive de ce complexe d'espèces. En outre, pour déterminer si le détroit de Gibraltar ou le front d'Almería-Oran (AOF) constitue une barrière génétique entre les bassins atlantique et méditerranéen, les études futures devraient se concentrer sur la population de la mer d'Alboran, à l'ouest du front Almeria-Oran. Notre étude fournit toutes les données génétiques (séquences des deux marqueurs COI et EF1) et les métadonnées correspondantes sur la base de données NCBI, ce qui simplifiera l'intégration de nouveaux spécimens du complexe d'espèces *O. longicaudum*, rationalisant ainsi les futures recherches sur ce taxon, dont les données étaient auparavant dispersées dans des bases de données distinctes. Malgré la faible diversité génétique observée chez la population algérienne d'*O. longicaudum* qui, sur la base de leur période de ponte, pourraient être des espèces couveuses au lieu de pondueuses, il n'y a pas de preuve suffisamment forte pour soutenir qu'ils pourraient former des populations génétiquement distinctes ou isolées. Finalement, seule l'observation directe de spécimens couvant des juvéniles fournirait une preuve définitive de cette hypothèse. Les futurs travaux de recherches devraient se concentrer sur les schémas de reproduction d'un plus grand échantillon d'*O. longicaudum* (population algérienne), couvrant une période plus étalée, afin de confirmer ou d'affirmer l'hypothèse.

Concernant l'ultrastructure du tégument d'*H. sanctori*, cette étude a mis en évidence la composition cellulaire des différents tissus dans les différentes parties du tégument. Le tégument (brun ou blanc) est caractérisé par une robustesse assurée par les cellules de soutien. Les tentacules sont distingués par leurs cellules adhésives, tandis que les podia ont un système duo-glandulaire d'adhésion/désadhésion. Les papilles constituent un mécanisme complexe, élucidé par la présence de cellules sensorielles et d'une intense énérvation ce qui le qualifie à un organe sensorial et pourquoi pas de photorécepteur ! Cependant, des études d'immunohistochimie avec des anticorps d'opsines appropriés sont nécessaires pour confirmer ou affirmer cette hypothèse.

Malgré les résultats significatifs obtenus, certaines contraintes doivent être prises en compte. Par exemple, l'échantillonnage n'a pas été très concis et a dû être limité sur terrain vu la conjoncture de la pandémie de CORONAVIRUS 2019, qui nous a contraints à arrêter l'échantillonnage pendant plus de huit mois. Ces limites soulignent l'importance de poursuivre

l'échantillonnage notamment pour *E. sepositus* pour confirmer les données de son cycle biologique par une étude pluriannuelle afin d'affiner et valider les résultats obtenus.

Références bibliographiques

«A»

- Abdel Razek, FA., Abdel Rahman, SH., El Shimy, NA. & Omar, HA. (2005). Reproductive biology of the tropical sea cucumber *Holothuria atra* (Echinodermata: Holothuroidea) in the Red Sea coast of Egypt. *Egypt J Aquat Res*, 31(2), 383–402.
- Ahmed, Mi. (2009). Seacucumber Species along the Red Sea Coast of Egypt and Gulf of Aqaba: With the Investigation of the Possibility of Using DNA Barcoding Technique as a Standard Method for Seacucumber ID. University of Hull. <http://ethos.bl.uk/OrderDetails.do?uin=uk.bl.ethos.519212>.
- Aizenberg, J., Alexei, T., Steve, W., Lia, A. & Gordon, H. (2001). Calcitic Microlenses as Part of the Photoreceptor System in Brittlestars. *Letters to Nature*, 412 (23), 819–22.
- Alitto, R.A.S., Bueno, M.L., Guilherme, P.D.B., Domenico, M.D.I., Beardsley, A.C & Borges, M. (2018). Shallow-Water Brittle Stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from Araçá Bay (Southeastern Brazil), with Spatial Distribution Considerations. *Zootaxa*, 4405 (1), 001–066. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4405.1.1>
- Almada, VC., Oliveira, RF. & Gonçalves, EJ. (2001). Patterns of diversity of the north-eastern Atlantic blennid fish fauna (Pisces: Blenniidae). *Global Ecology and Biogeography*, 10, 411–422.
- ANAT. (2005). Bornage du domaine littoral de la wilaya de Mostaganem. Commune de Mostaganem et Benabdelmalek Ramadane.
- Anderson, S. C., Flemming, J. M., Watson, R., & Lotze, H. K. (2010). Serial exploitation of global sea cucumber fisheries. *Fish and Fisheries*, 12(3), 317–339. doi:10.1111/j.1467-2979.2010.00397.x
- Arendt, D. (2003). Evolution of eyes and photoreceptor cell types. *International Journal of Developmental Biology*, 47(7/8), 563-572.
- Arendt, D., Tessmar-Raible, K., Snyman, H., Dorresteyn, A. W., & Wittbrodt, J. (2004). Ciliary photoreceptors with a vertebrate-type opsin in an invertebrate brain. *Science*, 306(5697), 869- 871. <https://doi.org/10.1126/science.1099955>
- Arendt, D. (2008). The evolution of cell types in animals: emerging principles from molecular studies. *Nature Reviews Genetics*, 9(11), 868-882.
- Aruga, N. & Euichi, H. (2021). How to wear a sandy coat: secretory cells in the dorsal epidermis in the sea cucumber *Holothuria atra* (Echinodermata: Holothuroidea). *Zool Sci* 38(2), 52–58. <https://doi.org/10.2108/zs200171>

- Atwood, DG. (1973). Larval development in the asteroid *Echinaster echinophorus*. *Biol Bull Rev.* 144(1), 1–11. [doi: 10.2307/1540143](https://doi.org/10.2307/1540143)
- Avise, JC. (2000). Phylogeography: the history and formation of species, Cambridge: Harvard university press.
- Ayache, M. (2016). Modélisation d'éléments Traces (3H, He, Nd, 14C) En Mer Méditerranée Pour l'étude Des Cycles Biogéochimiques et de La Circulation Océanique. Thèse de Doctorat Mer Méditerranée Pour l'Étude Des Cycles Biogéochimiques et de La Circulation Océanique. Université de Versailles St-Quentin-En-Yvelines et Université Paris-Saclay.
- Aydin, M. (2013). Some biological characteristics of the sea cucumber *Holothuria (Platyperona) sanctori* Delle Chiaje, 1823 (Echinodermata: Holothuroidea). *Bio Divers Conser* 6, 153–159.
- Aydin, M. (2018). Biometry, density and the biomass of the commercial sea cucumber population of the Aegean Sea. *Turk J Fish Aquat Sci* 19, 463–474. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19_6_02

«B»

- Badji, R. (2014). Docteur En Sciences Structure Profonde de La Croûte et Potentiel Pétrolier Des Bassins Sédimentaires à l'Ouest de l'Algérie. Nice-Sophia Antipolis.
- Baeta, M., Galimany, E. & Ramon, M. (2016). Growth and reproductive biology of the sea star *Astropecten aranciacus* (Echinodermata, Asteroidea) on the continental shelf of the Catalan sea (Northwestern, Mediterranean). *Helgol Mar Res.* 70(1), 1–13. [doi: 10.1186/s10152-016-0453-z](https://doi.org/10.1186/s10152-016-0453-z)
- Baus, E., Darrock, D. J. & Bruford, M. W. (2005). Gene-Flow Patterns in Atlantic and Mediterranean populations of the Lusitanian Sea Star *Asterina gibbosa*. *Molecular Ecology*, 14 (11), 3373–82. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02681.x>
- Beauchard, O., Veríssimo, H., Queirós, A. M. & Herman, P. M. J. (2017). The use of multiple biological traits in marine community ecology and its potential in ecological indicator development. *Ecological Indicators*, 76, 81–96. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.01.011>

- Belbachir, N., Mezali, K. & Soualili, D. L. (2014). Selective Feeding behavior in some aspidochirotid holothurians (Echinodermata: Holothuroidea) at Stidia, Mostaganem Province, Algeria. *SPC Bêche-de-Mer Information Bulletin*, 34, 34–37.
- Belbachir, N. & Mezali, K. (2018). Food preferences of four aspidochirotid holothurians species (Holothuroidea: Echinodermata) inhabiting the *Posidonia oceanica* meadow of Mostaganem area (Algeria). *SPC Bêche-de-mer Information Bulletin*. 38, 55–59.
- Belbachir, N. (2018). Rôle des Holothuries aspidochirotés dans le fonctionnement du réseau trophique de l'écosystème à *Posidonia oceanica* (L.) Delile (1813) de la frange côtière de Mostaganem. Thèse de Doctorat, Université d'Abdelhamid Ibn Badis, Mostaganem, 160 p.
- Belbachir, N., Lepoint, G. & Mezali, K. (2019). Comparison of Isotopic Niches of Four Sea Cucumbers Species (Holothuroidea: Echinodermata) Inhabiting Two Seagrass Meadows in the Southwestern Mediterranean Sea (Mostaganem, Algeria). *Belgian Journal of Zoology*, 149 (1), 95–106. <https://doi.org/https://doi.org/10.26496/bjz.2019.32>
- Belbachir, N. & Mezali, K. (2020). Seasonal variation in food intake of *Holothuria (Roweothuria) poli* (Holothuroidea: Echinodermata) of Stidia in Mostaganem, Algeria. *SPC Bêche-de-mer Information Bulletin*, 40, 27-31.
- Ben Khadra, Y., Ferrario, C., Di Benedetto, C., Said, K., Bonasoro, F., Candia Carnevali, MD. & Sugni, M. (2015). Wound repair during arm regeneration in the red starfish *Echinaster sepositus*. *Wound Repair Regen*, 23(4), 611–622. [doi:10.1111/wrr.12333](https://doi.org/10.1111/wrr.12333)
- Ben Khadra, Y., Dimassi, N. & Martinez, P. (2018). Expression of wnt genes in *Echinaster sepositus* arm regeneration. *IJBP*, 3(1), 1–19.
- Benítez-Villalobos, F., Díaz-Martínez, JP. & Tyler, PA. (2007). Reproductive biology of the deep-sea asteroid *Henricia abyssicola* from the NE Atlantic Ocean. *Cienc Mar*, 33(1), 49–58. [doi: 10.7773/cm.v33i1.329](https://doi.org/10.7773/cm.v33i1.329)
- Benítez-Villalobos, F. & Martínez –García, M. (2012). Reproductive biology of the starfish *Pharia pyramidatus* (Echinodermata : Asteroidea) from the Mexican tropical pacific. *J Mar Biolog Assoc*, 92(6), 1409–18. [doi : 10.1017/S0025315412000070](https://doi.org/10.1017/S0025315412000070)
- Benzait, H. (2015). Contribution à l'évaluation de la biodiversité des échinodermes dans la côte de Mostaganem [desertation]. Mostaganem. Abdelhamid Ibn Badis University.
- Benzait, H. (2020). Écologie, Dynamique de La Population et Reproduction d'*Echinaster Sepositus*, *Ophioderma Longicauda* et de *Parastichopus regalis* Au Niveau de La Côte de Mostaganem. Université de Mostaganem.

- Bernay-Alfonzo, W., Hurtado-Carreño, JR. & Guerra-Castro, EJ. (2017). Spatial distribution patterns, abundance and reproductive effort of the starfish *Echinaster (Othilia) paucispinus* along an environmental gradient in a Caribbean mangrove ecosystem. *Mar Biodivers*, 49, 325–332. doi: 10.1007/s12526-017-0807-z
- Bickell, LR., Chia, FS. & Crawford, BJ. (1980). A fine structural study of the testicular wall and spermatogenesis in the crinoid, *Florometra serratissima* (Echinodermata). *J Morphol.* 166, 109–126.
- Bickford, D., Lohman, DJ., Sodhi, NS., Ng, PK., Meier, R., Winker, K., Ingram, KK. & Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 22, 148–155. doi:10.1016/j.tree.2006.11.004
- Blake, DB. (1990). Adaptive zones of the class Asteroidea (Echinodermata). *Bull Mar Sci* 46(3), 701–718. 2.
- Blanchet-Aurigny, A. (2012). Les Populations d’ophiures Épigiées *Ophiothrix Fragilis* et *Ophiocomina Nigra* à La Pointe de Bretagne : Évolution et Écologie Trophique. Université de Bretagne occidentale - Brest.
- Boissin, E. (2008). Phylogénie, phylogéographie, mode de reproduction et structure démographique dans le complexe d’espèces de l’ophiure hermaphrodite incubante *Amphipholis squamata*. *Université de la Méditerranée Spécialité*.
- Boissin, E., Féral, JP. & Chenuil, A. (2008). Defining reproductively isolated units in a cryptic and syntopic species complex using mitochondrial and nuclear markers: the brooding brittle star, *Amphipholis squamata* (Ophiuroidea). *Molecular Ecology*, 17, 1732–1744.
- Boissin, E., Stöhr, S. & Chenuil, A. (2011). Did vicariance and adaptation drive cryptic speciation and evolution of brooding in *Ophioderma longicauda* (Echinodermata: Ophiuroidea), a common Atlanto-Mediterranean ophiuroid?. *Molecular Ecology*, 22, 4737–4755.
- Boissin, E., Hoareau TB. & Berrebi, P. (2011)a. Effects of current and historic habitat fragmentation on the genetic structure of the sand goby *Pomatoschistus minutes* (Osteichthys, Gobiidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 102, 175–198.
- Boissin, E., Stöhr, S. & Chenuil, A. (2011). Did vicariance and adaptation drive cryptic speciation and evolution of brooding in *Ophioderma longicauda* (Echinodermata: Ophiuroidea), a common Atlanto-Mediterranean ophiuroid. *Molecular Ecology*, 22, 4737–4755. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05309.x>
- Boissin, E., Egea, E., Féral, J. P. & Chenuil, A. (2015). Contrasting population genetic structures in *Amphipholis squamata*, a complex of brooding, self-reproducing sister

- species sharing life history traits. *Marine Ecology Progress Series*, 539, 165–77. <https://doi.org/10.3354/meps11480>
- Boissin, E., Hoareau, T. B., Paulay, G. & Henrich Bruggemann, J. (2017). DNA Barcoding of reef brittle stars (Ophiuroidea, Echinodermata) from the Southwestern Indian Ocean evolutionary hot spot of biodiversity. *Ecology and Evolution*, 7 (24), 11197–203. <https://doi.org/10.1002/ece3.3554>
- Bondoc, K. G. V., Lee, H., Cruz, L. J., Lebrilla, C. B. & Juinio-Meñez, M. A. (2013). Chemical fingerprinting and phylogenetic mapping of saponin congeners from three tropical holothurian sea cucumbers. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*, 166, 182–193. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2013.09.002>
- Borges, M., Leonardo, Q., Yokoyama, A. & Amaral, C.Z. (2009). Gametogenic Cycle of *Ophioderma Januarii*, a Common Ophiodermatidae (Echinodermata: Ophiuroidea) in Southeastern Brazil. *Zoologia*, 26 (1), 118–26. <https://doi.org/10.1590/S198446702009-000100018>
- Borojević, R. (1967). Importance de l'étude de la répartition écologique pour la taxonomie des éponges calcaires. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 15, 116–119. <https://doi.org/10.1007/BF01618613>
- Borsa, P., Naciri, M., Bahri, L., Chikhi, L., García de León, FJ., Kotoulas, G. & Bonhomme, F. (1997). Zoogéographie infra- spécifique de la mer Méditerranée. Analyse des données génétiques populationnelles sur 16 espèces atlanto-méditerranéennes. *Vie Milieu*, 47, 295-305.
- Bos, AR., Gumanao, GS., Alipoyo, JCE. & Cardona, LT. (2008). Population dynamics, reproduction and growth of the Indo-Pacific horned sea star, *Protoreaster nodosus* (Echinodermata; Asteroidea). *Mar Biol*, 156(1), 55–63. Echinodermata; Asteroidea. [doi:10.1007/s00227-008-1064-2](https://doi.org/10.1007/s00227-008-1064-2)
- Bos, AR., Gumanao, GS., Van Katwijk, MM., Mueller, B., Saceda, MM. & Tejada, RP. (2011). Ontogenetic habitat shift, population growth, and burrowing behavior of the Indo-Pacific beach star, *Archaster typicus* (Echinodermata; Asteroidea). *Mar Biol*, 158, 639–648.
- Bouillin, J. P. (1986). Le " bassin maghrebin "; une ancienne limite entre l'Europe et l'Afrique a l'ouest des Alpes. *Bulletin de la Société géologique de France*, 2(4), 547-558.
- Bouland, C., Massin, C. & Jangoux, M. (1982). The fine structure of the buccal tentacles of *Holothuria forskali* (Echinodermata, Holothuroidea). *Zoomorphology*, 101, 133–49. <https://doi.org/10.1007/BF00312019>

- Boyden, CR. & Russell, PJC. (1972). The distribution and habitat range of brackish water cockle (*Cardium (Cerastoderma) glaucum*) in the British Isles. *J Anim Ecol*, 41, 719–734.
- Bradley, D., Thompson, J. R., Smith, N. S., Zamora, S., Rahman, I. A., Sheffield, S. L., Ausich, W. I., Kammer, T. W. & Sumrall, C. D. (2020). Evolution and Development at the Origin of a Phylum. *Current Biology*, 30 (9), 1672-1679.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.-2020.02.054>
- Bruzelius, N. (1805). Dissertatio sistens species cognitae asteriarum. *Literis Berlingianis, Lundae*, 1–37 pp. <https://gdz.sub.uni-goettingen.de/id/PPN634528459>
- Byrne, M., Morrice, MG. & Wolf, B. (1997). Introduction of the northern pacific asteroid *Asterias amurensis* to tasmania : reproduction and current distribution. *Mar Biol*, 127(4), 673–685. doi: 10.1007/s0022 70050058
- Byrne, M, Cisternas, P., Hoggett, A., O’Hara, T. & Uthicke, S. (2005). Diversity of echinoderms at Raine Island, Great Barrier Reef. In: T. Heinzeller & J.H. Nebelsick (eds), *Echinoderms: Munich. Lisse: Swets & Zeitlinger*.
- Byrne, M. (2020). The link between autotomy and CNS regeneration: echinoderms as non-model species for regenerative biology. *Bioessays*, 42(3), 1–5. doi:10.1002/bies.-201900219

«C»

- Caballero, S. A. (2007). Estudio sobre la influencia de la luz y el sustrato en la selección activa de hábitat de *Holothuria sanctori*. *Anales Universitarios de Etología*, no. 7–14.
- Calvo, M., Templado, J., Oliverio, M. & Machordom, A. (2009). Hidden Mediterranean biodiversity: molecular evidence for a cryptic species complex within the reef building vermetid gastropod *Dendropoma petraeum* (Mollusca: Caenogastropoda). *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 898–912. In Marzouk, Z., Aurelle, D., Said, K. & Chenuil, A. (2017). Cryptic Lineages and High Population Genetic Structure in the Exploited Marine Snail *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 122 (2), 411–28.
- Cameron, J. L. & Fankboner, P. V. (1983). Tentacle Structure and Feeding Processes in Life Stages of the Commercial Sea Cucumber *Parastichopus Californicus (Stimpson)*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 81 (2), 193–209. [https://doi.org/10.1016/0-022-0981\(84\)90006-6](https://doi.org/10.1016/0-022-0981(84)90006-6)

- Cameron, J.L. & Fankboner, P.V. (1984) Tentacle structure and feeding processes in life stages of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson). *J Exp Mar Biol Ecol*, 81, 193–209. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(84\)90006-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(84)90006-6)
- Cameron, J.L. & Fankboner, P.V. (1989). Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). II. Observations on the ecology of development, recruitment and the juvenile life stage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 127, 43-67.
- Carpenter, P.H. (1884). Report upon the Crinoidea collected during the voyage of HMS Challenger during the years 1873–1876. Part I: General morphology, with descriptions of the stalked crinoids. *Report Scientific Results HMS Challenger*, 11, 1–422.
- Carvalho, A.L.P.S. & Ventura, C.R.R. (2002). The reproductive cycle of *Asterina stellifera* (Möbius) (Echinodermata: Asteroidea) in the Cabo Frio region, southeastern Brazil. *Mar Biol*, 141(5), 947–954.
- Caulier, G., Mezali, K., Soualili, D. L., Decroo, C., Demeyer, M., Eeckhaut, I., Gerbaux, P., Flammang, P. (2016). Chemical characterization of saponins contained in the body wall and the Cuvierian tubules of the sea cucumber *Holothuria (Platyperona) sanctori* (Delle Chiaje, 1823). *Biochemical Systematics and Ecology*, 68, 119–127. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2016.06.005>
- Chang, Y., Shengbao, S., Chong, Z. & Zhaoheng, H. (2011). Characteristics of papillae in wild, cultivated and hybrid sea cucumbers (*Apostichopus japonicus*). *AJB*, 10(137), 80–88. <https://doi.org/10.5897/ajb11.886>
- Chenuil, A. (2016). Choosing the right molecular genetic markers for studying biodiversity: from molecular evolution to practical aspects. *Genetica*, 127(1-3):10, 1-20. [doi: 10.1007/s10709-005-2485-1](https://doi.org/10.1007/s10709-005-2485-1)
- Chenuil, A., Cahill, A.E., Délémontey, N., Du Salliant du Luc, E. & Fanton, H. (2019). Problems and questions posed by cryptic species. A framework to guide future studies. In: Casetta, E., Marques da Silva, J. & Vechhi, D. (Eds), From Assessing to Conserving Biodiversity: Conceptual and Practical Challenges. History, Philosophy and Theory of the Life Sciences volume 24. Springer International Publishing, Cham, pp. 77–106. https://doi.org/10.1007/978-3-030-10991-2_4
- Chia, F.S. & Walker, C.W. (1991). Echinodermata: Asteroidea. In Giese A.C. and Pearse J.S. (eds) Reproduction of marine invertebrates. Volume 6. Echinoderms and lophophorates. *New York: Academic Press*, 301–353 pp.

- Clarkson, A. (2013). The Eye, Ear, and Olfactory Membrane. *A Text-Book of Histology*, 460–512. <https://doi.org/10.1016/b978-1-4832-2783-2.50021-4>
- Clement, M., Snell, Q., Walker, P., Posada, D., & Crandall, K. (2002). TCS: Estimating gene genealogies. *Parallel and Distributed Processing Symposium, International Proceedings*, 2, 184.
- Coelho, M. A.G., Pearson, G. A., Boavida, J. R.H., Paulo, D., Aurelle, D., Arnaud-Haond, S. & Gómez-Gras, D. (2023). Not out of the Mediterranean: Atlantic populations of the gorgonian *Paramuricea clavata* are a separate sister species under further lineage diversification. *Ecology and Evolution*, 13 (1). <https://doi.org/10.1002/ece3.9740>
- Cognetti, G. & Delavault, R. (1960). Recherches sur la sexualité d'*Echinaster sepositus* : étude des glandes génitales chez les animaux des côtes de Livroune. *Cah Biol Mar*, 421–32.
- Cognetti, G. & Delavault R. (1962). La sexualité des astérides. *Cah Biol Mar*, 3, 157–182.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram ,F., Aguzzi, J. & Ballesteros, E. (2010). The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE*, 5 (8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>
- Conand, C. (1989). Les holothuries aspidochirotes du lagon de Nouvelle Calédonie : Biologie, écologie et exploitation [dissertation]. Brest: Université de Bretagne Occidentale; 393.
- Conand, C. (1989). The Fishery resources of Pacific island countries. Part 2, Holothurians. FAO Fisheries Technical Paper, 272.2. Rome, FAO. 143p.
- Conand, C. (1990). The fishery resources of Pacific Island countries Part 2. Holothurians. FAO. 142 p.
- Conand, C. (1991). Evolution récente des exploitations mondiales d'holothuries. 3. *European conference on Echinodermes*. Lecce (Italy).
- Conand, C. (1994). Les holothuries : ressource halieutique des lagons. *Rapports Scientifiques Techniques Biologie Marine*, (65), 1-86.
- Conand, C. (1995). Asexual reproduction by fission in *Holothuria atra*: Variability of some parameters in populations from the tropical Indo-Pacific. *Oceanologica Acta*, 19(3–4), 209–216.
- Conand, C. (2006). Sea Cucumber Biology, Taxonomy, Distribution and Conservation Status. In A. W. Bruckner (Ed.), Proceedings of the CITES workshop on the conservation of sea cucumbers in the families Holothuriidae and Stichopodidae. NOAA Technical Memorandum NMFSOPR 34 (pp. 33–50). Silver Spring.
- Cooper, J.E. (2011). Anesthesia, analgesia, and euthanasia of invertebrates. *ILAR J*, 52, 196–204. [doi:10.1093/ilar.52.2.196](https://doi.org/10.1093/ilar.52.2.196)

- Corbière-Tichane, G. (1976). Photorécepteurs Estraoculaires Chez Les Invertébrés. *Vision Research*, 17 (1971), 459–62.
- Corbière-Tichane, G. (1977). Photorécepteurs Estraoculaires Chez Les Invertébrés. *Vision Research*, 17 (1971), 459–62.
- Cossi, PF., Boy, AF., Gizmenez, CC. & Pérez, J. (2015). Reproductive biology and energy allocation of the sea star *Cosmasterias lurida* (Echinodermata: Asteroidea) from the Beagle Channel, Tierra Del Fuego, Argentina. *Polar Biol*, 38(9), 1321–1333. doi: 10.1007/s00300-015-1696-x
- Coyne, J.A., Orr, H.A., (2004). Speciation. Sinauer Associates. In Tellier 2013
- Cracraft, J. (1983). Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, 1, 159–187.
- Crespo-Pereira, R., Bueno Sudatti, D., Moreira, TSG. & Ventura, CRR. (2021). Chemical defense in developmental stages and adult of the sea star *Echinaster (Othilia) brasiliensis*. *PeerJ*, 9(6), 1–16. doi:10.7717/peerj.11503
- Cronin, T. W. (1988). Vision in Marine Invertebrates. In *Sensory Biology of Aquatic Animals*, edited by Springer-Verlag, 403–18. New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3714-3_16
- Croux, C. & Dehom, C. (2002). Statistical Inference for a Robust Measure of Multiple Correlation. In: Härdle, W., Rönz, B. (eds) *Compstat. Physica, Heidelberg*. https://doi.org/10.1007/978-3-642-57489-4_86
- Cuénot, L. (1948). Les Echinodermes. *Traité de Zoologie*, p. 363. Masson et Cie, Grasse. Cui, L. B., Dong, Z. N. & Lu, Y. H. (2000). Histological and histochemical studies on the digestive system of *Apostichopus japonicus*. *Chinese Journal of Zoology* 35,1–4.
- Currat, M., Ruedi, M., Petit, R.J., et al. (2008) The hidden side of invasions: massive introgression by local genes. *Evolution* 62, 1908–1920. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00413.x>

«D»

- D’Aniello, S., Delroisse, J., Valero-Gracia, A., Lowe, E. K., Byrne, M., Cannon, J. T. & Halanych, K. M. (2015). Opsin Evolution in the Ambulacraria. *Marine Genomics*, 24, 177–83. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2015.10.001>
- David, B., Lefebvre, R., & Mooi, R. Parsley. (2000). Are homalozoans echinoderms ? An answer from the extraxial-axial theory. *Paleobiology*, 26, 529–555.

- David, B., Rich, M., Didier, N., Thomas, S. & Loïc V. (2009). Evolution and Adaptive Radiation in Echinoids. *Comptes Rendus – Palevol*, 8 (2–3), 189–207. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.09.001>
- Debelius, H. (2003). Mediterranean and Atlantic invertebrate guide. Germany: Conchbooks, Hackenheim.
- Dietrich, HF., & Fontaine AR. (1975). A decalification method for ultrastructure of echinoderm tissues. *Stain Technol*, 50 (5), 351–4. <https://doi.org/10.3109/10520297509117086>.
- Delavault, R. (1960). La sexualité chez *Echinaster sepositus* du Golfe de Naples. *Pubbl Stn zool Napoli*, 32, 44–51.
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56, 879–886. In weber 2014
- Deschuyteneer, M. & Jangoux, M. (1978). Comportement alimentaire et structures digestives d'*Ophioderma longicauda* (Retzius) (Echinodermata, Ophiuroidea). *Annales de L'Institut Oceanographique*, 54, 127–138.
- Deline, B., Thompson, J. R., Smith, N. S., Zamora, S., Rahman, I. A., Sheffield, S. L., Ausich, W. I., Kammer, T. W. & Sumrall, C. D. (2020). Evolution and Development at the Origin of a Phylum. *Current Biology*, 30 (9), 1672-1679.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.02.054>
- Delroisse, J., Wayneberghe, KV., Flammang, P., Gillan, D., Gerbaux, P., Opina, N., Todinanahary, GGB. & Eeckhaut, I. (2020). Epidemiology of a skin ulceration disease (SKUD) in the sea cucumber *Holothuria scabra* with a review on the SKUDs in Holothuroidea (Echinodermata). *Sci Rep*, 10, 1–20. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78876-0>
- Delroisse, J. & Patrick, F. (2016). Opsin-Based Light Perception in the Velvet Lantern Shark. *BMAR*, no. July, 3–4. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2827.9289>
- Delroisse, J., Esther U-L., Olga, O-M., Dupont, S., Arnone, M. I., Mallefet, J. & Flammang, P. (2014). High Opsin Diversity in a Non-Visual Infaunal Brittle Star. *BMC Genomics*, 15 (1). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1035>
- Delroisse, J., Mallefet, J. & Flammang, P. (2016). De Novo Adult Transcriptomes of Two European Brittle Stars: Spotlight on Opsin-Based Photoreception. *PLoS ONE*, 11 (4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152988>
- Delroisse, J., Ortega-Martinez, O., Dupont, S., Mallefet, J. & Flammang, P. (2015). De Novo Transcriptome of the European Brittle Star *Amphiura filiformis* Pluteus Larvae. *Marine Genomics*, 23, 109–21. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2015.05.014>

- Deville, D., Souta, M., Kentaro, K., Escánez, A., Macali, A., Lishchenko, F. & Heather B. (2023). Cryptic Biodiversity in the Commercial Diamondback Squid *Thysanoteuthis Rhombus* Troschel 1857. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, no. 0123456789. <https://doi.org/10.1007/s11160-023-09813-3>
- Domínguez-Godino, J. A., Slater, M. J., Hannon, C., & González-Wangüermert, M. (2015). A new species for sea cucumber ranching and aquaculture: Breeding and rearing of *Holothuria arguinensis*. *Aquaculture*, 438, 122–128. [doi:10.1016/j.aquaculture.2015.01](https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.01)
- Dong, G., Xu, T., Yang, B., Lin, X., Zhou, X., Yang, X. & Liu, Y. (2011). Chemical constituents and bioactivities of starfish. *Chem Biodivers*, 8(5), 740–791. [doi:10.1002/cbdv.200900344](https://doi.org/10.1002/cbdv.200900344)
- Drolet, D., Himmelman, J. H. & Rochette, R. (2004). Effect of Light and Substratum Complexity on Microhabitat Selection and Activity of the Ophiuroid *Ophiopholis Aculeata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313 (1), 139–54. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.08.004>
- Duke-Elder, S. (1958). System of ophthalmology: The eye in evolution (Vol. 1). H. Kimpton.
- Durand, JD. & Borsa, P. (2015). Mitochondrial phylogeny of grey mullets (Acanthopterygii: Mugilidae) suggests high proportion of cryptic species. *Comptes Rendus Biologies*, 338, 266–277.

«E»

- Eakin, R. M. (1972). Structure of Invertebrate Photoreceptors. In , edited by Heidelberg, 625–84. California: Springer-Verlag. https://doi.org/10.1007/978-3-642-65066-6_16
- Egea, E. (2011). Morphologique et Écologique Comparées Dans Un Complexe d'espèces Jumelles : *Echinocardium Cordatum*. Université de la Méditerranée.
- Egea, E., David, B., Choné, T., Laurin, B., Féral, J. P. & Chenuil, A. (2016). Morphological and genetic analyses reveal a cryptic species complex in the echinoid *Echinocardium cordatum* and rule out a stabilizing selection explanation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 20, 7–20. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.07.023>
- Elakkermi, M., Mezali, K., Khodja, I., Belbachir, N. E., Benzait, H. & Soualili, D. L. (2021). Gut content analysis of *Parastichopus regalis* (Cuvier , 1817) from the west Algerian coast. *SPC Bêche-de-Mer Information Bulletin*, 41, 15–18.
- El Ayari, T., Trigui El Menif, N., Hamer, B., Cahill, A. E. & Bierne N. (2019). The hidden side of a major marine biogeographic boundary: a wide mosaic hybrid zone at the atlantic–

mediterranean divide reveals the complex interaction between natural and genetic barriers in mussels. *Heredity*, 122 (6), 770–84. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0174-y>.

«F»

- Fain, G. L., Hardie, R., & Laughlin, S. B. (2010). Phototransduction and the evolution of photoreceptors. *Current Biology*, 20(3), R114-R124.
- Fang, C., Ronghui, Z., Yusheng, Z., Fukun, H., Jingli, M., Mengyun, C. & Puqing, S. (2018). Chemosphere Microplastic Contamination in Benthic Organisms from the Arctic and Sub-Arctic Regions. *Chemosphere*, 209, 298–306. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.-2018.06.101>
- Fenaux, L. (1963). Note préliminaire sur le développement larvaire de *Ampithura chiajei* (forbes). *Vie et Milieu, Observatoire Océanologique - Laboratoire Arago*, 91-96 pp. hal-02932127
- Fenaux, L. (1972). Evolution Saisonniere Des Gonades Chez l'Ophiure *Ophioderma Longicauda* (RETZIUS), Ophiuroidea. *Int. Revue Ges. Hydrobiol*, 57 (2), 257–62.
- Ferguson, JC. (1975). Fatty acid and carbohydrate storage the annual reproductive cycle of *Echinaster*. *Comp Biochem Physiol*, 52(11), 585–90.
- Fiawoo M.F. (2009). Etude par microscopie électronique en transmission de la germination et de la croissance des nanotubes de carbone synthétisés à moyenne température. *Physique [physics]. Université Paris Sud - Paris XI*. Français.
- Fish, J. D., & Fish, S. (1989). *A Student's Guide to the Seashore*. Springer Dordrecht, 978-0-04-574044-4. 474p. [doi:10.1007/978-94-011-5888-6](https://doi.org/10.1007/978-94-011-5888-6)
- Fisher, W., (1987). Fiches F.A.O. Identification des espèces pour les besoins de la pêche (révision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. Vol I, 760 p.
- Flammang, P. & Jangoux, M. (1992). Functional morphology of the locomotory podia of *Holothuria forskli* (Echinodermata, Holothuroidea). *Zoomorphology*, 111, 167–78.
- Flammang, P. (1995). Adhesion in echinoderms. *Echinoderm Studies*, 1–60. <https://doi.org/10.1201/9781003077909-1>
- Francour, P. (1989). Repartition and abundance of holothurians (*Holothuria polii* and *Holothuria tubulosa*) from *Posidonia oceanica* bed of Port-Cros. In, BOUDOURESQUE C. F., MEINESZ A., FRESI E., GRAVEZ V., (eds), Internation. Workshop on *Posidonia oceanica* beds, GIS Posidonie publ., Marseille, France, 2: 1-16.

- French, N., Yu, S., Biggs, P., Holland, B., Fearnhead, P., Binney, B., Fox, A., Grove-White, D., Leigh, J. W., Miller, W., Muellner, P., & Carter, P. (2014). Evolution of *Campylobacter* species in New Zealand. In Sheppard, S. K. & Méric, G. (Eds.), *Campylobacter Ecology and Evolution* (pp. 221–240). Norfolk, England: Caister Academic Press.
- Funk, D.J. & Omland, K.E. (2003). Species-level paraphyly and polyphyly: Frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Ecology and Systematics*, 34, 397-423.

«G»

- Gabe, M. (1968). *Techniques histologiques*. Masson & Cie, Paris. 113 pp.
- Gagnaire, PA., Broquet, T., Aurelle, D., Viard, F., Souissi, A. & Bonhomme, F. (2015). Using neutral, selected and hitchhiker loci to assess connectivity of marine populations in the genomic era. *Evol Appl*, 8, 769–786.
- Gall, J. C. (2009). Terre et Vie : Des Histoires Imbriquées. *Comptes Rendus – Palevol*, 8 (2–3), 105–117. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.07.006>
- Gao, F. & Yang, H. (2015). Anatomy. *Dev Aquac Fish Sci*, 39, 53–76. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799953-1.00004-0>
- Garcia-Cisneros, A., Palacín, R., Ben Khadra, C. & Pérez-Portela, Y. (2016). Low genetic diversity and recent demographic expansion in the red starfish *Echinaster sepositus*. *Sci Rep*, 6 (8), 1–16. Retzius 1816. [doi:10.1038/srep33269](https://doi.org/10.1038/srep33269)
- Garm, A., et Nilsson, DE. (2014). Visual Navigation in Starfish: First Evidence for the Use of Vision and Eyes in Starfish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281 (1777). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3011>
- Garm, A. (2017). Sensory Biology of Starfish—With Emphasis on Recent Discoveries in their Visual Ecology. *Integrative and Comparative Biology*, 57(5), 1082–1092. [doi:10.1093/icb/icx086](https://doi.org/10.1093/icb/icx086)
- Gaspar, L., Flammang, P., José, R., Luis, R., Ramalhosa, P., Monteiro, J., Nogueira, N., Canning-Clode, J. & Santos, R. (2021). Interspecific analysis of sea urchin adhesive composition emphasizes variability of glycans conjugated with putative adhesive proteins. *Front Mar Sci*, 8, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.737886>
- Genelt-yanovskiy, E., Li, Y., Stratanenko, E., Zhuravleva, N., Strelkova, N., Xu, Q. & Nazarova, S. (2021). Phylogeography of the Brittle Star *Ophiura Sarsii* Lütken, 1855

- (Echinodermata: Ophiuroidea) from the Barents Sea and East Atlantic. *Diversity*, 13 (2), 1–12. <https://doi.org/10.3390/d13020040>
- Giese, A. (1959). Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Annu Rev Physiol*, 21, 547–577.
- Göçer, M., Olgunoğlu, IA. & Olgunoğlu, MP. (2018). A study on fatty acid profile and some major mineral contents of sea cucumber (*Holothuria (Platyperona) sanctori*) from Mediterranean Sea. *Food sci qual manag*, 72, 1–5.
- Goharimanesh, M., Stöhr, S., Mirshamsi, O., Ghassemzadeh, F. & Adriaens, D. (2021). Interactive identification key to all brittle star families (Echinodermata; Ophiuroidea) leads to revised morphological descriptions. *European Journal of Taxonomy*, 766, 1–63. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.766.1483>
- González W. M., Valente, S., Henriques, F., Dominguez, G. JA. & Serrao, EA. (2016). Setting preliminary biometric baselines for new target sea cucumbers species of the NE Atlantic and Mediterranean fisheries. *Fish Res*, 179(2), 57–66. [doi:10.1016/j.fishres.2016.02.008](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.02.008)
- González, W. M., Dominguez, G. JA., Canovas, F. (2017). The fast development of sea cucumber fisheries in the Mediterranean and NE Atlantic waters: From a new marine resource to its over-exploitation. *Ocean Coast Manag*, 151, 165–177. [doi:10.1016/j.ocecoaman.2017.10.002](https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2017.10.002)
- Gouillieux, B., Chenuil, A., Stöhr, S., Lebouazda, Z., Huguenin, L., Devaux, L. & Sartoretto, S. (2024). Range Extension and Morphological Variability of *Ophioderma Longicaudum* (Echinodermata : Ophiuroidea) at the South-West Atlantic Coast of France. *Cahier de Biologie Marine* 65 (April), 1, 25–32. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.14268B52>
- Gouveneaux, A. (2016). Bioluminescence of Tomopteridae Species (Annelida): Multidisciplinary Approach. *Publication Server of Université Catholique de Louvain*. <http://hdl.handle.net/2078.1/176773>
- Greeff, R. (1882). Echinodermen beobachtet auf einer Reise nach der Guinea-Insel Sao-Thomé 3. *Zoologischer Anzeiger*, 105, 114–120, 135–139, 156–159. <https://www.biodiversity-library.org/page/9734185>
- Grossmann, JL. (2014). Evaluating the potential of microplastics ingestion to harm the sea cucumber *holothuria sanctori*-results and implications of a feeding experiment conducted on madeira island submitted by. Master thesis in Marine Ecosystem and Fisheries Science. University of Hamburg
- Guerra, A. & Sánchez, JL. (1998). Fundamentos de explotación de recursos vivos marinos. Zaragoza. Spain: Editorial Acribia.

- Guerrero, G. A. & Rodríguez, A. F. (2018). Histological characterization of skin and radial bodies of two species of genus *Isostichopus* (Echinodermata: Holothuroidea). *Egypt J Aquat Res.* <https://doi.org/10.1016/j.ejar.2018.06.003>
- Gwilherm, P., Aurelle, D., Feral, J. P. & Chenuil, A. (2013). Planktonic Larvae Do Not Ensure Gene Flow in the Edible Sea Urchin *Paracentrotus Lividus*. *Marine Ecology Progress Series*, 480: 1, 55–70. <https://doi.org/10.3354/meps10194>

«H»

- Hall, T.A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.*, 41, 95-98.
- Hamel, J., Himmelman, JH. & Dufresne, L. (1993). Gametogenesis and spawning of the sea cucumber *Psolus fabricii* (Duben y Koren). *Biol Bull*, 184, 125–143.
- Hardie, RC. & Postma, M. (2008). Phototransduction in microvillar photoreceptors of *Drosophila* and other invertebrates. In *The senses - a comprehensive reference: Vision* vol. 1 (eds AI Basbaum, A Kaneko, GM Shepherd, G Westheimer), pp. 77–130. San Diego, CA: Academic Press.
- Hartati, R., Universitas D., Widianingsih, W. & Universitas D. (2021). *Sea Ranching of Sea Cucumber*, 12 (August), 70.
- Hartenstein, V., Yuan, M., Younossi-Hartenstein, A., Karandikar, A., Bernardo-Garcia, F. J., Sprecher, S. & Knust, E. (2019). Serial Electron Microscopic Reconstruction of the *Drosophila* Larval Eye: Photoreceptors with a Rudimentary Rhabdomere of Microvillar-like Processes. *Developmental Biology*, 453 (1), 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2019.05.017>
- Haye, P. A., Segovia, N. I., Muñoz-Herrera, N. C., Gálvez, F. E., Martínez, A., Meynard, A., Pardo-Gandarillas, M. C., Poulin, E. & Faugeron, S. (2014). Phylogeographic Structure in Benthic Marine Invertebrates of the Southeast Pacific Coast of Chile with Differing Dispersal Potential. *PLoS ONE*, 9, (2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088613>
- Hayward, PJ. & Ryland, JS. (1990). *The marine fauna of the British Isles and North-West Europe: 1. Introduction and protozoans to arthropods*. UK: Oxford University Press.
- Hebert, PDN., Ratnasingham, S. & Waard, JR. (2003). Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, S96–S99.

- Hendler, G. & Tyler, P. A. (1986). The Reproductive Cycle of *Ophioderma Brevispinum* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Marine Ecology*, 7 (2), 1, 15–22. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1986.tb00151.x>
- Hendler, G. (1991). Echinodermata: Ophiuroidea. Chap. 6, 355-512. In: Reproduction of marine invertebrates. Volume VI. Echinoderms and Lophophorates. Giese A.C., Pearse J.S. & V.B. Pearse (eds). The Boxwood Press, Pacific Grove, California, 808 p.
- Hendler, G., Miller, J.E., Pawson, D.L. & Kier, P.M. (1995). Sea stars, sea urchins and allies: echinoderms of Florida and the Caribbean. *Washington and London: Smithsonian Institution Press*, 390 pp.
- Hennebert, E., Santos, R. & Flammang, P. (2012). Evidence against the Involvement of Suction in Tube Foot Attachment. *Zoosymposia*, 7 (1), 25–32. <https://doi.org/10.11646/zoo-symposia.7.1.3>
- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C., & Sala, E. (2004). Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean. *Marine Biology*, 144(5), 1011–1018. doi:10.1007/s00227-003-1266-6
- Hermans, CO. (1983). The duo-glandular adhesive system. *Ocean- ogr Mar Biol Ann Rev*, 21, 281–339.
- Herrero-Pérezrul, M.D., Reyes Bonilla, H., Garcia-Dominguez, F. & Cintra-Buenostro, C.E., (1999). Reproduction and growth of *Isostichopus fuscus* (Echinodermata Holothuroidea) in the southern Gulf of California, México. *Mar. Biol*, 135, 521–532.
- Hess, H. (1999). Permian. In: Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J. (Eds.), Fossil Crinoids. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 160–163. In Rouss et al. 2013.
- Hoareau, TB. & Boissin, E. (2010). Design of phylum-specific hybrid primers for DNA barcoding: addressing the need for efficient COI amplification in the Echinodermata. *Molecular Ecology Resources*, 10, 960–967.
- Hoareau, T.B., Boissin, E., Paulay, G. & Bruggemann, J. H. (2013). The Southwestern Indian Ocean as a Potential Marine Evolutionary Hotspot: Perspectives from Comparative Phylogeography of Reef Brittle-Stars. *Journal of Biogeography*, 40 (11), 2167–79. <https://doi.org/10.1111/jbi.12155>
- Hodin, J., Heyland, A., Mercier, A., Pernet, B., L. Cohen, D., Hamel, J. F. & Allen, J. D. (2019). Culturing Echinoderm Larvae through Metamorphosis. In *Methods in Cell Biology*, Elsevier I, 150, 125–69. Georgia. <https://doi.org/10.1016/bs.mcb.2018.11.004>

- Hughes, A. D., Brunner, Cook, L., E. J., Kelly, M. S. & Wilson, B. (2012). Echinoderms Display Morphological and Behavioural Phenotypic Plasticity in Response to Their Trophic Environment. *PLoS ONE*, 7 (8). <https://doi.org/10.1371/journal-pone.0041243>
- Honji, RM., Vaz dos santos, AM. & Rossi Wongtschowski, CLDB. (2006). Identification of the stages of ovarian maturation of the argentine hake *Merluccius hubbsi marini*, 1933 (Teleostei : Merlucciidae): advantages and disadvantages of the use of the macroscopic and microscopic scales. *Neotrop Ichthyol*, 4(3), 329–37.
- Hue, T., Château, O., Lecellier, G., Marin, C., Coulombier, N., Le, L., Gossuin, H., Adjeroud, M. & Dumas, P. (2022). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Impact of Near-Future Ocean Warming and Acidification on the Larval Development of Coral-Eating Starfish *Acanthaster Cf . Solaris* after Parental Exposure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 548 (August 2021), 151685. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2021.151685>
- Hyman, L. (1955). The Invertebrates, Echinoderms. *McGraw-Hill Book Company*. 763 p.

«I»

- Isgoren, ED. & Gunay, D. (2007). The effect of sea cucumber *Holothuria tubulosa* G. 1788 on nutrient and organic matter contents of bottom sediment of oligotrophic and hypereutrophic shores, Fresen. *Environ Bull*, 16, 290–294.
- Ismail, H., Lemriss, S., Ben Aoun, Z., Mhadhebi, L., Dellai, A., Kacem, Y., Boiron, P. & Bouraoui, A. (2008). Antifungal activity of aqueous and methanolic extracts from the Mediterranean Sea cucumber, *Holothuria polii*. *J Mycol Med*, 18, 23–26. [doi:10.1016/j.mycmed.2008.01.002](https://doi.org/10.1016/j.mycmed.2008.01.002)
- Ivanchina, NV., Kicha, AA., Malyarenko, TV. & Stonik, VA. (2017). Recent studies of polar steroids from starfish: structures, biological activities and biosynthesis. Gomes R, Rocha-Santos T, Duarte A eds. New York: Advances in Natural Products Discovery.

«J»

- Jangoux, M. & Vloebergh, M. (1973). Contribution à l'étude du cycle annuel de reproduction d'une population d'*Asterias rubens* (Echinodermata, Asteroidea) du littoral belge. *Neth J Sea Res*, 6(6), 389–408.

- Jangoux, M. & Lawrence, J.M. (1982). Echinoderm nutrition. A.A. Balkema: Rotterdam. XV, 654 pp. ISBN 90-6191-080-3
- Xi, J., Higuchi, T. & Hiroshi J. (2019). *Molecular Soft-Interface Science. Molecular Soft-Interface Science. Springer Japan*. <https://doi.org/10.1007/978-4-431-56877-3>
- Johnsen, S. (1997). Identification and Localization of a Possible Rhodopsin in the Echinoderms *Asterias Forbesi* (Asteroidea) and *Ophioderma Brevispinum* (Ophiuroidea). *Biological Bulletin*, 193 (1), 97–105. <https://doi.org/10.2307/1542739>
- Jourdan, J., Bundschuh, M., Copilaș-Ciocianu, D., Fišer, C., Grabowski, M., Hupało, K. & Jemec Kokalj A. (2023). Cryptic Species in Ecotoxicology. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 42 (9), 1889–1914. <https://doi.org/10.1002/etc.5696>

«K»

- Keledjian, A. (2014). The Abundance, Habitat Selection, and Feeding Behavior of the Brittle Star, *Ophioderma Brevispinum*, in Eelgrass vs. Algae Dominated Habitats in a Nutrient Enriched Estuary The Abundance, Habitat Selection, and Feeding Behavior of the Brittle Star. *No no* (December 2007): no.
- Kicha, AA., Kalinovskiy, AI., Malyarenko, TV., Ivanchina, NV., Dmitrenok, PS., Menchinskaya, ES., Yurchenko, EA., Pisylyagin, EA., Aminin, DL. & Huong, T. (2015). Cyclic steroid glycosides from the starfish *Echinaster luzonicus*: Structures and immunomodulatory activities. *J Nat Prod*, 78 (6), 1397–1405. [doi:10.1021/acs.jnatprod.5b00332](https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.5b00332)
- Kirwan, JD., Bok, MJ. & Smolka, J. (2018). The sea urchin *Diadema africanum* uses low resolution vision to find shelter and deter enemies. *J Exp Biol*, 221, 176–271. <https://doi.org/10.1242/jeb.176271>
- Khodja, I., Mezali, K., Savarino, P., Gerbaux, P., Flammang, P., & Caulier, G., (2024). Structural characterization and profiles of saponins from two Algerian sea cucumbers. *Molecules* 29, (22):5346. <https://doi.org/10.3390/molecules29225346>
- Klanten, O. S., Gall, M., Barbosa, S. S., Hart, M. W., Keever, C. C., Puritz, J. B. & Harantio, J. (2023). Population Connectivity across East Australia’s Bioregions and Larval Duration of the Range-Extending Sea Star *Meridiastra Calcar*. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 33 (10): 10, 61–78. <https://doi.org/10.1002/aqc.3973>
- Klein, J.T. (1778). *Naturalis Dispositio Echinodermatum. Accessit Lucubratiuncula de Aculeis Echinorum Marinorum et Specilegium de Belemnitis. Edita et Descriptionibus Novisque*

- Inventis et Synonymis Auctorum Auca a Nathanaele Godofredo Leske. Officina Gleditichiana, Lipsiae (Leipzig), xx + 278 pp., 54 pl.
- Koehler, R. (1921). Faune de France. In : Lechevalier P (ed.), Echinoderms. P. Lechevalier, Paris.
- Koyanagi, M., Kubokawa, K., Tsukamoto, H., Shichida, Y., & Terakita, A. (2005). Cephalochordate melanopsin: evolutionary linkage between invertebrate visual cells and vertebrate photosensitive retinal ganglion cells. *Current biology*, *15(11)*, 1065-1069.
- Krachai, N. (2010). Impacts des rejets urbains et industriels de la côte ouest de l'Algérie (cas de la baie d'Arzew). Université des sciences et de la technologie d'oran « mohamed boudiaf ».
- Krebes, L., Blank, M., Jürss, K., Zettler, ML. & Bastrop, R. (2010). Glacial-driven vicariance in the amphipod *Gammarus duebeni*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *54*, 372–385.
- Kubarova, A., Go, HJ. & Park, NG. (2021). Isolation of a starfish myorelaxant peptide (smp) isotype from the pyloric caeca of *Patiria pectinifera*. *Fish Aquatic Sci*, *24(4)*, 163–70. [doi: 10.47853/FAS.2021.e16](https://doi.org/10.47853/FAS.2021.e16)

«L»

- Laguerre, H., Raymond, G., Plan, P., Améziane, N., Bailly, X. & Le Chevalier, P. (2020). First Description of Embryonic and Larval Development, Juvenile Growth of the Black Sea-Cucumber *Holothuria Forskali* (Echinodermata: Holothuroidea), a New Species for Aquaculture in the North-Eastern Atlantic. *Aquaculture*, *521 (January)*, 734961. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.734961>
- Lamb, T. D., Collin, S. P. & Pugh, E. N. (2007). Evolution of the Vertebrate Eye: Opsins, Photoreceptors, Retina and Eye Cup. *Nature Reviews Neuroscience*, *8 (12)*, 960–76. <https://doi.org/10.1038/nrn2283>
- Lamb, T. D. & Hunt, D. M. (2017). Evolution of the vertebrate phototransduction cascade activation steps. *Developmental Biology*, *431(1)*, 77–92. [doi:10.1016/j.ydbio.2017.03.018](https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2017.03.018)
- Langeron, M. (1942). Précis de Microscopie, 6ème éd., Masson, Paris, 1340 p.
- Lauren, S. R., Kirwan, J. D., Lowe, E. & Esther, U.L. (2020). “Extraocular Vision in a Brittle Star Is Mediated by Chromatophore Movement in Response to Ambient Light.” *Current Biology*, *30(2)*, 319-327.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.042>

- Lauren, S. R. & Ullrich-Lüter, J. (2023). *Extraocular Vision in Echinoderms*. https://doi.org/10.1007/978-3-031-23216-9_3
- Laverack, MS. (1974). The structure and function of chemoreceptor cells. In : Bouland, C., Massin, C. & Jangoux, M. (1982). The fine structure of the buccal tentacles of *Holothuria forskali* (Echinodermata, Holothuroidea). *Zoomorphology*, 101, 133–49. <https://doi.org/10.1007/BF00312019>
- Lawrence, J.M. (1987). A functional biology of echinoderms. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press, 340 pp.
- Lebouazda, Z., Mezali, K., Khodja, I. & Soualili D.L. (2022). Morphological distinction of the *Ophioderma* Müller & Troschel, 1840 species (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiacanthida: Ophiodermatidae) from the Algerian west coast. *Zootaxa*, 5200, 301-320. Doi: [10.11646/zootaxa.5200.4.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.5200.4.1)
- Le Bourg, B. (2020). Trophic Ecology Of Southern Ocean Sea Stars Influence of Environmental Drivers on Trophic Diversity. University of Liège, Belgium.
- Le Cren, ED. (1951). The length-weight relationships and seasonal cycle in gonad weight and condition in perch (*Perca fluviatilis*). *J Anim Ecol*, 20, 210–219.
- Lefebvre, A. (1999). Reproduction d'une Espèce Benthique a Phase Larvaire Planctonique, l'ophiure *Ophiotrix Fragilis* (Echinoderme), Dans Un Ecosystème Cotier à Fort Hydrodynamisme (Detroit Du Pas de Calais): Interactions Physique-Biologique et Implications Dans Le Fonctionne. Université des sciences et technologies de Lille.
- Lessios, H. A., and Hendler, G. (2022). Mitochondrial Phylogeny of the Brittle Star Genus *Ophioderma*. *Scientific Reports*, 12 (1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08944-0>.
- Levin, V.S., (1982). Japanese sea-cucumber. *U.S.S.R. Academy of Sciences Vladivostok*, 191 p. (en russe). In Conand, C. (1994). Les holothuries : ressource halieutique des lagons. *Rapports Scientifiques Techniques Biologie Marine*, (65), 1-86.
- Li, B., Zhou, Z., Li, B., Wang, Q., Li, X. & Chen, L. (2018). Size distribution of individuals in the population of *Asterias amurensis* (Echinodermata : Asteroidea) and its reproductive cycle in China. *Acta Oceanol Sin*, 37(6), 96–103. doi: [10.1007/s13131-018-1177-5](https://doi.org/10.1007/s13131-018-1177-5)
- Lin, C., Zhang, L., Liu, S., Gao, S., Xu, Q. & Yang, H. (2013). A Comparison of the Effects of Light Intensity on Movement and Growth of Albino and Normal Sea Cucumbers (*Apostichopus Japonicus Selenka*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 46 (6), 351–66. <https://doi.org/10.1080/10236244.2013.841350>

- Linne, C. (1735). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. First edition, The Netherlands. In Boissin (2011).
- Littlewood, D.T.J., Smith, A.B., Clough, K.A. & Emson, R.H. (1997). The interrelationships of the echinoderm classes: morphological and molecular evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61, 409-438.
- Liu, X., Lin, C., Sun, L., Liu, S., Sun, J. & Yang, H. (2020). Behavioural Response of Different Epithelial Tissues of Sea Cucumber (*Apostichopus Japonicus*) to Light and Differential Expression of the Light-Related Gene Pax6. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 53 (2), 73–85. <https://doi.org/10.1080/10236244.2020.1767505>
- Liu, H. & Chen, M. (2023). Morphology and Chemical Messenger Regulation of Echinoderm Muscles. *Biology*, 12 (10). <https://doi.org/10.3390/biology12101349>
- López-Guillermo, R. & Levinton, J. S. (1987). Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments. *The Quarterly Review of Biology*, 62 (3).
- López-Guillermo, A., Cid, J., Salar, A., López, A., Montalbán, C., Castrillo, J. M. & Montserrat, E. (1998). Peripheral T-cell lymphomas: Initial features, natural history, and prognostic factors in a series of 174 patients diagnosed according to the R.E.A.L. Classification. *Annals of Oncology*, 9(8), 849–855. [doi:10.1023/a:1008418727472](https://doi.org/10.1023/a:1008418727472)
- Lowe, E., Garm, A., Cuomo, C., Arnone, M. I. & Ullrich-Lüter, E. (2018). The Crowns Have Eyes: Multiple Opsins Found in the Eyes of the Crown-of-Thorns Starfish *Acanthaster Planci* Including the First r-Opsin Utilized by a Deuterostome Eye. *BMC Evolutionary Biology*, 18 (168), 173187. [https://doi.org/https://doi.org/10.1186/s12862-018-1276-0](https://doi.org/10.1186/s12862-018-1276-0)

«M»

- Mackenzi, A. (2000). *Écologie*. Berti *Ed.*, Paris 368 p. In Bouzaza (2018)
- Magdy, M., Otero-Ferrer, F. & Courtois de Viçose, G. (2021). Preliminary spawning and larval rearing of the sea cucumber *Holothuria sanctori* (Delle Chiaje, 1823): a potential aquaculture species. *Aquac Rep*, 21, 100846. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2021.100846>
- Mah, C. L. & Blake, D. B. (2012). Global Diversity and Phylogeny of the Asteroidea (Echinodermata). *PLoS ONE*, 7 (4) <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035644>
- Mah, C.L. (2024). World Asteroidea Database. Accessed at <https://www.marinespecies.org/asteroidea> on 2024-09-05. [doi:10.14284/653](https://doi.org/10.14284/653)

- Malyarenko, OS., Dyshlovoy, SA., Kicha, AA., Ivanchina, NV., Malyarenko, TV., Carsten, B., Gunhild, VA., Stonik, VA. & Ermakova, SP. (2017). The inhibitory activity of luzonicosides from the starfish *Echinaster luzonicus* against human melanoma cells. *Mar Drugs*, 15(7), 1–11. [doi:10.3390/md15070227](https://doi.org/10.3390/md15070227)
- Mangion, P.T.D., Frouin, P. & Conand C. (2004). Feeding rate and impact of sediment reworking by two deposit feeders *Holothuria leucospilota* and *Holothuria atra* on fringing reef (Reunion Island, Indian Ocean), Echinoderms: München - Heinzeller and Nebelsick (eds.), *Taylor and Francis Group, London*, pp. 311-317.
- Marchese, P., Garzoli, L., Gnani, G., Bouraoui, A., Mehiri, M., Murphy, JM. & Varese, GC. (2020). Diversity and bioactivity of fungi associated with the marine sea cucumber *Holothuria poli*: Disclosing the strains potential for biomedical applications. *J Appl Microbiol*, 3, 1–14. [doi:10.1111/jam.14659](https://doi.org/10.1111/jam.14659)
- Margulis, L. & Chapman, M. J. (2009). Animalia. *Kingdoms and Domains*, 231–377. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-373621-5.00003-9>.
- Mariante, FLF., Lemos, GB., Eutrópico, FJ., Castro, RRL. & Gomes, LC. (2010). Reproductive biology in the starfish *Echinaster (Othilia) guyanensis* (Echinodermata: Asteroidea) in southeastern Brazil. *Zoologia*, 27(6), 897–901. [doi:10.1590/S1984-46702010000600010](https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000600010)
- Marquet, N., Conand, C., Power, DM., Avm, C., González, W. M. (2017). Sea cucumbers, *Holothuria arguinensis* and *Holothuria mammata*, from the Southern Iberian Peninsula: Variation in reproductive activity between populations from different habitats. *Fish Res*, 191, 120–130. [doi:10.1016/j.fishres.2017.03.007](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.03.007)
- Marquet, N., Adelino, VMC. & Power, DM. (2020). Localization and distribution of nitric oxide synthase and other neuronal markers in the podia of *Holothuria arguinensis*. *Invertebr Biol*, 139, 1–16. <https://doi.org/10.1111/ivb.12298>
- Marzouk, Z., Aurelle, D., Said, K. & Chenuil, A. (2016). Cryptic Lineages and High Population Genetic Structure in the Exploited Marine Snail *Hexaplex Trunculus* (Gastropoda: Muricidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 122 (2), 411–28. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx070>
- Marzouk, Z., Aurelle, D., Said, K. & Chenuil, A. (2017). Cryptic Lineages and High Population Genetic Structure in the Exploited Marine Snail *Hexaplex Trunculus* (Gastropoda: Muricidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 122 (2), 411–28. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx070>

- Massin, C. & Jangoux, M. (1976). Observations écologiques sur *Holothuria tubulosa*, *Holothuria poli* et *Holothuria forskali* (Echinodermata Holothuroidea) et comportement alimentaire de *Holothuria tubulosa*. *Cah Biol Mar*, 17, 45–59.
- Massin, C., Vanden, S. (1990). Observations écologiques sur *Holothuria tubulosa*, *H. poli* et *H. forskali* et comportement alimentaire de *Holothuria tubulosa*. *Cahier de Biologie Marine France*, 17, 45–59.
- Matsuo, R., Koyanagi, M., Nagata, A. & Matsuo, Y. (2019). Co-Expression of Opsins in the Eye Photoreceptor Cells of the Terrestrial Slug *Limax Valentianus*. *Journal of Comparative Neurology*, 527 (18), 3073–86. <https://doi.org/10.1002/cne.24732>
- Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species Columbia Univ. Press, New York. In Muths, D. (2006). Structures génétique et démographique des populations de deux espèces d’ophiures aux caractéristiques biologiques contrastées, *Acrocnida brachiata* et *Ophiothrix fragilis*, en Atlantique Nord-Est. Génomique, Transcriptomique et Protéomique. PhD Thesis, University of Paris 6, France, 257 pp.
- McKenzie, JD. (1987). The ultrastructure of the tentacles of eleven species of Dendrochirote holothurians studied with special reference to the surface coats and papillae. *Cell Tissue Res*, 248, 187–99. <https://doi.org/10.1007/BF01239980>
- McKenzie, JD. (1988). Ultrastructure of the tentacles of the apodous holothurian *leptosynapta spp* (Holothurioidea: Echinodermata) with special reference to the epidermis and surface coats. *Cell Tissue Res*, 251, 387–97. <https://doi.org/10.1007/BF00215848>
- Mecheta, A., Hanachi, A., Jeandel, C., Arab Tehrani, E., Bianchi, A., Velot, E., Mezali, K. & Linder, M. (2020). Physicochemical properties and liposomal formulations of hydrolysate fractions of four sea cucumbers (Holothuroidea: Echinodermata) from the Northwestern Algerian Coast. *Molecules*, 25(6), 1–24. [doi:10.3390/molecules25132972](https://doi.org/10.3390/molecules25132972)
- Medeiros Lopes, E., Pèrez-Portela, R., Cesar Paiva, PR. & Ventura Rezende, CR. (2016). The molecular phylogeny of the sea star *Echinaster* (Asteroidea : Echinasteridae) provides insights for genus taxonomy. *Invertebr Biol*, 135, 235–44. [doi: 10.1111/ivb.12135](https://doi.org/10.1111/ivb.12135)
- Menton, D. & Eisen, AZ. (1970). The Structure of the integument of the sea cucumber, *Thyone briareus*. *J Morphol*, 131, 17–35. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051310103>
- Mercier, A. & Hamel, JF. (2009). Endogenous and exogenous control of gametogenesis and spawning in echinoderms. *Adv Mar Biol*, 55, 1–302.
- Meretta, PE., Rubilar, T., Cledón, M. & Ventura, RC. (2013). Geographical implications of seasonal reproduction in the bat star *Asterina stellifera*. *J Sea Res*, 85(5), 222–32. [doi:10.1016/j.seares.2013.05.006](https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.05.006)

- Mezali, K., Zupo, V. & 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.
- 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 côte Algéroise. PhD Diss. Alger 228p.
- 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 cote algéroise. Thèse de Doctorat, Université Des Sciences Et De La Technologie Houari Boumediene, Alger, 207 p.
- Mezali, K. & Francour, P. (2012). Les holothuries aspidochirotés de quelques sites des côtes algériennes: révision systématique et relations phylogénétiques. *Bull Soc Zool Fr*, 137, 181–96.
- Mezali, K. & Soualili, D. L. (2013). The ability of holothurians to select sediment particles and organic matter. *SPC Bêche-de-Mer Information Bulletin*, 1(33), 38–43.
- Mezali, K. (2013). Polymorphism in *Holothuria (Platyperona) sanctori* from the algerian costal area. Communication orale. 40ème congrès de la CIESM, 28 octobre-1er novembre 2013, Références bibliographiques Marseille, France. <http://www.ciesm.org/online/archives-/abstracts/pdf/40/index.php#>
- Mezali, K., Soualili, DL., Neghli, L. & Chantal, C. (2014). Reproductive cycle of the sea cucumber *Holothuria (Platyperona) sanctori* (Holothuroidea: Echinodermata) in the southwestern mediterranean sea: interpopulation variability. *Invertebr Reprod Dev*, 58, 179–89. <https://doi.org/10.1080/07924259.2014.883337>
- Mezali, K. & Slimane-Tamacha, F. (2020). The status of Algeria's sea cucumbers and their illegal trade. *S P C Beche-de-Mer Inf Bull*, 40(4), 23–31.
- Mezali, K., Thandar, A. S. & Khodja, I. (2020). Paraleptopentacta, a new Mediterranean and north-west Atlantic sea cucumber genus, with the first record of *P. tergestina* n. comb. (Echinodermata: Dendrochirotida: Cucumariidae) from the north-western Algerian coast. *Zootaxa*, 4860(2), 199–210. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4860.2.3>
- Mezali, K., Thandar, A. S. & Khodja, I. (2021). On the taxonomic status of *Holothuria (Holothuria) tubulosa* (s.s.) from the Algerian coast with the description of a new Mediterranean species, *Holothuria (Holothuria) algeriensis* n. sp. (Echinodermata: Holothuroidea: Holothuriidae). *Zootaxa*, 4981(1), 89–106. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4981.1.4>

- Mezali, K., Lebouazda, Z., Slimane-Tamacha, F. & Soualili, D. L. (2022). Biometry, Size Structure and Reproductive Cycle of the Sanded Sea Cucumbers *Holothuria Poli* (Echinodermata, Holothuriidae) from the West Algerian Coast. *Invertebrate Reproduction and Development*, 66 (1), 67–77. <https://doi.org/10.1080/07924259.2022.2033331>
- Micael, J., P. Rodrigues, A. Costa, C. & Alves, M. J. (2014). Phylogeography and Genetic Diversity of *Ophidiaster Ophidianus* (Echinodermata: Asteroidea) - Evidence for a Recent Range Expansion in the Azores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 94 (7): 14, 75–84. <https://doi.org/10.1017/S0025315414000563>
- Micael, J., Alves, M.J., Costa, A.C. & Jones, M.B., (2009). Exploitation and conservation of echinoderms. *Oceanogr. Mar. Biol. An Annu. Rev*, 47, 191–208.
- Miglietta, M. P. & Pruski, S. (2023). Cryptic Species in Time and Space: An Assessment of Cryptic Diversity within Eight Nominal Species of Hydrozoa (Cnidaria). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 290 (2023). <https://doi.org/10.1098/rspb.-2023.0851>
- Miller, AK., Kerr, AM., Paulay, G., Reich, M., Wilson, NG., Carvajal, JI. & Rouse, GW. (2017). Molecular phylogeny of extant Holothuroidea (Echinodermata). *Mol Phylogenetics and Evol*, 2, 1–61. [doi:10.1016/j.ympev.2017.02.014](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.02.014)
- Millott, N. (1978). Extra-ocular photosensitivity. Meadowfield Press, Bruham, England. In Delroisse (2014).
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K. & Relyea, R. A. (2005). Ecological Consequences of Phenotypic Plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 (12), 685–92. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.002>
- Mladenov, PV. (1995). Environmental factors influencing asexual reproductive processes in Echinoderms. *Oceanol Acta*, 19(3), 227–35.
- Modica, MV., Mariottini, P., Prkić, J. & Oliverio, M. (2013). DNA-barcoding of sympatric species of ectoparasitic gastropods of the genus *Cerithiopsis* (Mollusca: Gastropoda: Cerithiopsidae) from Croatia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93, 1059–1065.
- Montagu, G. (1808). Description of several marine animals found on the south coast of Devonshire. *Transactions of the Linnean Society of London*, 9, 81–114, pls. 2–8. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/757838>
- Mooi R. & David, B. (2008). Radial symmetry, the anterior/posterior axis, and echinoderm Hox genes, *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst*, 39(2008), 43–62.

- Morgan, R. & Jangoux, M. (2002). Reproductive cycle and spawning induction in the gregarious brittle star *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata) in the Oosterschelde (Netherlands), *Invertebrate Reproduction & Development*, 42:2-3, 145-155. <http://dx.doi.org/10.1080/07924259.2002.9652771>
- Morshedian, A. & Gordon, L. F. 2017. The Evolution of Rod Photoreceptors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, (1717). <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0074>
- Moussa, R. & Wirawati, I. (2018). Observations on some biological characteristics of *Holothuria polii* and *Holothuria sanctori* from Mediterranean Egypt. *Int J Fish Aquat*, 6, 351–57.
- Mulyaningsih, S., Desmonda, E., Permana, K., Hernawati, D. & Rohayat, A. (2020). The correlation of the density of seagrass with the abundance of *Ophioderma longicauda* (Ophiuroidea class) in the Littoral Zone Cikabodasan Beach. *IOP Conference Series Materials Science and Engineering*, 1098 (5), 052027, 1–6.
- Muscat, A. (1983). Population dynamics and the effects on the infauna of the deposit feeding holothurian *Parastichopus parvimensis* (Clark). Ph. D. Thesis, Univ. of Southern California, 328 p. In Conand, C. (1994). Les holothuries : ressource halieutique des lagons. *Rapports Scientifiques Techniques Biologie Marine*, (65), 1-86.
- Musilova, Z., Cortesi, F., Matschiner, M., Davies, W. I.L., Patel, J. S., Stieb, S. M. & De Busserolles, F. (2019). Vision Using Multiple Distinct Rod Opsins in Deep-Sea Fishes. *Science*, 364 (6440), 588–92. <https://doi.org/10.1126/science.aav4632>
- Muthiga, N. A., Kawaka, J. A. & Ndirangu. S. (2009). The Timing and Reproductive Output of the Commercial Sea Cucumber *Holothuria Scabra* on the Kenyan Coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84 (3), 353–60. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.04.011>
- Muths, D. (2006). Structures génétique et démographique des populations de deux espèces d'ophiures aux caractéristiques biologiques contrastées, *Acrocnida brachiata* et *Ophiothrix fragilis*, en Atlantique Nord-Est. Génomique, Transcriptomique et Protéomique. PhD Thesis, University of Paris 6, France, 257 pp.
- Muths, D., Davoult, D., Jolly, M. T., Gentil, F. & Jollivet, D. (2010). Pre-Zygotic Factors Best Explain Reproductive Isolation between the Hybridizing Species of Brittle-Stars *Acrocnida Brachiata* and *A. Spatulispina* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Genetica*, 138 (6), 667–79. <https://doi.org/10.1007/s10709-010-9441-4>

- Nan, Y., Sun, S., Zhang, G. & Zhang, F. (2021). Reproductive Cycle of *Ophiopholis Mirabilis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in Zhangzi Island Area, Northern Yellow Sea. *Journal of Oceanology and Limnology*, 39 (1), 173–84. <https://doi.org/10.1007/s00343-020-9317-0>
- Narvaez, C. A., Padovani, A. M., Stark, A. Y. & Russell, M. P. (2020). Plasticity in the Purple Sea Urchin (*Strongylocentrotus Purpuratus*): Tube Feet Regeneration and Adhesive Performance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 528 (March): 151381. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151381>
- Navarro, P., García-Sanz, G. & Tuya, F. (2012). Reproductive biology of the sea cucumber *Holothuria sanctori* (Echinodermata: Holothuroidea). *Sci Mar*, 76, 741–752. <https://doi.org/10.3989/scimar.03543.15>
- Navarro, P. (2014). Biología y ecología de las holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) de la isla de gran canaria (atlántico central– oriental). etologuía: boletín de la sociedad española de etología. PhD. Diss.Spain 218
- Newton, L. C. & Mckenzie, J. D. (1995). Echinoderms and Oil Pollution : A Potential Stress Assay Using Bacterial Symbionts. *Marine Pollution Bulletin*, 31 (95), 453–56.
- Nikula, R. (2008). Phylogeography and hybrid swarms: history of brackish water bivalve diversity in North European marginal seas. PhD thesis, University of Helsinki
- Nilsson, D. E., & Arendt, D. (2008). Eye evolution: the blurry beginning. *Current Biology*, 18(23), R1096-R1098.

«O»

- O’Hara, TD., Byrne, M. & Cisternas, PA. (2004). The *Ophiocoma erinaceus* complex: another case of cryptic speciation in Echinoderms. In: Echinoderms: München. Proceedings of the 11th International Echinoderm Conference, Munich, Germany, 6–10 October 2003 (eds Heinzeller T, Nebelsick JH), pp. 537–542. Balkema, Leiden.
- O’Hara, T.D., Hugall, A.F., Thuy, B., Stöhr, S. & Martynov, A.V. (2017). Restructuring higher taxonomy using broad-scale phylogenomics: the living Ophiuroidea. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107, 415–430. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.12.006>
- Okanishi, M., Sentoku, A., Martynov, A., Fujita, T. (2018). A new cryptic species of *Asteronyx* Müller and Troschel, 1842 (Echinodermata: Ophiuroidea), based on molecular phylogeny and morphology, from off Pacific Coast of Japan. *Zoologischer Anzeiger*, 274, 14-33, ISSN 0044-5231, <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2018.03.001>

- Omar, HA., Abdel Razek, FA., Abdel Rahman, SH. & El Shimy, NA. (2013). Reproductive periodicity of sea cucumber *Bohadschia vitiensis* (Echinodermata: Holothuroidea) in Hurghada area, Red Sea, Egypt. *Egypt J Aquat Res*, 39(2), 115–123. [doi:10.1016/j.ejar.-2013.06.002](https://doi.org/10.1016/j.ejar.-2013.06.002)
- Omran, N. & Allam, NG. (2012). Screening of microbial contamination and antimicrobial activity of sea cucumber *Holothuria polii*. *Toxicol Ind Health*, 29(10), 944–954. [doi:10.1177/0748233712448116](https://doi.org/10.1177/0748233712448116)

«P»

- Padrón, M., Costantini, F., Baksay, S., Bramanti, L. & Guizien, K. (2018). Passive Larval Transport Explains Recent Gene Flow in a Mediterranean Gorgonian. *Coral Reefs*, 37 (2), 495–506. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1674-1>
- Pandian, T. J. (2018). Reproduction and Development in Echinodermata and Prochordata. *CRC Press*, 270 p. <https://doi.org/10.1201/9780815364733>
- Pangestuti, R. & Arifin, Z. (2018). Medicinal and health benefit effects of functional sea cucumbers. In *Journal of Traditional and Complementary Medicine*, 8(3) (pp. 341–351). National Taiwan University. <https://doi.org/10.1016/j.jtcme.2017.06.007>
- Pastor-de-Ward, C. T., Rubilar, T., Díaz-de-Vivar, M. E., Gonzalez-Pisani, X., Zarate, E., Kroeck, M., & Morsan, E. (2006). Reproductive biology of *Cosmasterias lurida* (Echinodermata: Asteroidea) an anthropogenically influenced substratum from Golfo Nuevo, Northern Patagonia (Argentina). *Marine Biology*, 151(1), 205–217. [doi:10.1007/s00227-006-0479-x](https://doi.org/10.1007/s00227-006-0479-x)
- Pastor-de-Ward, CT., Rubilar, T., Díaz de Vivar, ME., Gonzalez, P. X., Zarate, E., Kroeck, M. & Morsan, E. (2007). Reproductive biology of *Cosmasterias lurida* (Echinodermata: Asteroidea) an anthropogenically influenced substratum from Golfo Nuevo, Northern Patagonia (Argentina). *Mar Biol*, 151, 205–217.
- Patarnello, T., Filip, A.M. Volckaert, J. & Castilho, R. (2007). Pillars of Hercules: Is the Atlantic-Mediterranean Transition a Phylogeographical Break?. *Molecular Ecology* 16 (21): 4426–44. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03477.x>
- Paugy, D. (2020). Décrire et Définir La Biodiversité : La Notion d ' Espèce , Un Concept Imparfait , Mais Indispensable Académie Des Sciences d ' Outre-Mer. In *La 3ème Section – ASOM*, 1–8. Paris.

- Paulay, G., Kremenetskaia, A. & Reich, M. (2024). World List of Holothuroidea (version 2024-08-01). In O. Bánki, Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, D. R. Hernández Robles, C. A. Plata Corredor, T. Stjernergaard Jeppesen, A. Örn, L. Vandepitte, T. Pape, D. Hobern, S. Garnett, H. Little, R. E. DeWalt, K. Ma, J. Miller, T. Orrell, R. Aalbu, J. Abbott, et al. *Catalogue of Life* (Version 2024-08-29). *Catalogue of Life, Amsterdam, Netherlands*. <https://doi.org/10.48580/dgdwl-3c7>
- Pawson, D. L., Pawson, D. J. & King, R. A. (2010). A taxonomic guide to the Echinodermata of the South Atlantic Bight, USA: 1. Sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa*, 48(2449), 1–48. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2449.1.1>
- Peakall, R. & Smouse, P.E. (2012). GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics* 28, 2537-2539.
- Pearse, J. S., Richard M., Susanne, Lockhart, J. & Angelika, B. (2009). Brooding and Species Diversity in the Southern Ocean: Selection for Brooders or Speciation within Brooding Clades? In *Smithsonian at the Poles : Contributions to International Polar Year Science*, edited by and Scott E. Miller Igor Krupnik, Michael A. Lang, 194. Washington: Smithsonian Institution Scholarly Press. <https://doi.org/10.5479/si.097884601x.0>
- Pearse, JS. & Eernisse, DJ. (1982). Photoperiodic regulation of gonadal growth and gametogenesis in the sea star *Pisaster ochraceus*. *Mar Biol*, 67, 121–125.
- Pearse, JS. & Walker, CW. (1986). Photoperiodic control of gametogenesis in the North Atlantic sea star, *Asterias vulgaris*. *Invertebr Reprod Dev*, 9, 71–77.
- Pearse, JS. & Beauchamp, KA. (1986). Photoperiodic regulation of feeding and reproduction in a brooding sea star from central California. *Invertebr Reprod Dev*, 9, 289–297.
- Pérez, AF., Boy, C., Morriconi, E. & Calvo, J. (2010). Reproductive cycle and reproductive output of the sea urchin *Loxechinus albus* (Echinodermata : Echinoidea) from Beagle Channel, Tierra Del Fuego, Argentina. *Polar Biol*, 33(8), 271–80. [doi: 10.1007/s00300-009-0702-6](https://doi.org/10.1007/s00300-009-0702-6)
- Pérez-Ruzafa, A. (1984). Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la clase Holothuroidea en las Islas Canarias. PhD. Diss. Spain 129.
- Pérez-Portela, R., Villamor, A. & Almada, V. (2010). Phylogeography of the Sea Star *Marthasterias Glacialis* (Asteroidea, Echinodermata): Deep Genetic Divergence between Mitochondrial Lineages in the North-Western Mediterranean. *Marine Biology*, 157 (9): 20, 15–28. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1470-0>

- Petie, R., Garm, A. & Hall, MR. (2016). Crown-of-thorns starfish have true image forming vision. *Front Zool.*13, 41.
- Picard, A., Peaucellier, G., Le Bouffant, F. & Dorée, M. (1985). One millimeter large oocytes as a tool to study hormonal control of meiotic maturation in starfish : role of the nucleus in hormone-stimulated phosphorylation of cytoplasmic proteins. *Dev Growth Differ*, 27(3), 251–62.
- Pierrat, J., Alexandre, B., Igor, E., Hélène, M. & Patrick, F. (2022). Sophistication in a Seemingly Simple Creature: A Review of Wild Holothurian Nutrition in Marine Ecosystems. *Biological Reviews*, 97 (1), 273–98. <https://doi.org/10.1111/brv.12799>
- Pirog, A., Latreille, AC., Madelaine, C., Gélina, P., Frouin, P. & Magalon, H. (2019). High clonal propagation and low population connectivity in the holothurian *Stichopus chloronotus* from the Indo-Pacific. *Mar Biol*, 166, 63. [doi: 10.1007/s00227-019-3512-6](https://doi.org/10.1007/s00227-019-3512-6)
- Pjeta, R., Herbert, L., Kremser, L., Salvenmoser, W., Sobral, D., Ladurner, P. & Santos, R (2020). Integrative transcriptome and proteome analysis of the tube foot and adhesive secretions of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Int J Mol Sci*, 21, 946. <https://doi.org/10.3390/ijms21030946>
- Podolsky, R. D. & McAlister, J. S. (2005). Developmental Plasticity in Macrophiothrix Brittlestars: Are Morphologically Convergent Larvae Also Convergent Plastic?. *Biological Bulletin*, 209 (2), 127–38. <https://doi.org/10.2307/3593130>.
- Pons, J-M., Sonsthagen, S., Dove, C. & Crochet, P-A. (2014). Extensive mitochondrial introgression in North American Great Black-backed Gulls (*Larus marinus*) from the American Herring Gull (*Larus smithsonianus*) with little nuclear DNA impact. *Heredity*, 112, 226–239.
- Powell, EN. (1977). Particle size selection and sediment reworking in a funnel-feeder *Leptosynapta tenuis* (Holothuroidea, Synapti- dae). *Int Rev Ges Hydrobiol* 62, 485–508.
- Puranik, P. & Bhate, A. (2007). Animal Forms and Functions: Invertebrata. *India: Sarup & Sons*, 299.
- Purcell SW, Samyn Y, Conand C (2012). Commercially important sea cucumbers of the world. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No. 6. Rome: FAO
- Purcell, S., Conand, C., Uthicke, S. & Byrne, M. (2016). Ecological roles of exploited sea cucumbers. *Oceanogr. Mar Biol*, 56, 367–86. <https://doi.org/10.1201/9781315368597-8>
- Purcell, S. W. (2017). La transformation des holothuries en bêtes-de-mer : manuel à l’usage des pêcheurs océaniques. Pacific Community, Communauté du Pacifique.

Purschke, G., Arendt, D., Hausen, H., & Müller, M. (2006). Photoreceptor cells and eyes in Annelida. *Arthropod structure & development*, 35(4), 211-230.

«Q»

Quinquis, M. (2017). Relations Entre Bassins Versants Et Cellules Sedimentaires Littorales : Les Exemples Du Maroc, De L'Algerie Et De La Tunisie. UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE.

«R»

Rahman, MA., Molla, MHR., Megwalu, FO., Asare, OE., Tchoundi, A., Shaikh, MM. & Jahan, B. (2018). The Sea Stars (Echinodermata: Asteroidea): Their Biology, Ecology, Evolution and Utilization. *SF J Biotechnol Biomed Eng*, 1(2), 1007.

Rakaj, A., Fianchini, A., Boncagni, P., Scardi, M. & Cataudella, S. (2019). Artificial reproduction of *Holothuria polii*: A new candidate for aquaculture. *Aquac Res*, 498(3), 444–453. [doi:10.1016/j.aquaculture.2018.08.060](https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.08.060)

Ramofafia, C., Battaglione, SC., Bell, JD. & Byrne, M. (2000). Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Holothuria fuscogilva* in the Solomon Islands. *Mar Biol*, 136, 1045–1056. [doi:10.1007/s002270000310](https://doi.org/10.1007/s002270000310)

Reich, M. (2010). The early evolution and diversification of holothurians (Echinozoa). In Echinoderms – Durham, L.G. Harris, A. Boettger, C.W. Walker, and M.P. Lesser, eds. (London Taylor & Francis Group), 55–59 pp.

Reich, A., Casey, D., Koji, A. & Gary, W. (2015). Phylogenomic Analyses of Echinodermata Support the Sister Groups of Asterozoa and Echinozoa. *PLoS ONE*, 10 (3), 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119627>.

Retzius, AJ. (1783). Anmärkningar vid. Asteriae genus. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens handlingar*, 4, 230–248.

Rieger, RM. & Lombardi, J. (1987). Ultrastructure of coelomic lining in echinoderm podia: significance for concepts in the evolution of muscle and peritoneal cells. *Zoomorphology*, 107, 191–208. <https://doi.org/10.1007/BF00312261>

Riesgo, A., Villamor, A. & Becerro, M. (2011). Ultrastructure of the gametogenesis of the common mediterranean starfish, *Echinaster (Echinaster) sepositus*. *Invertebr Reprod Dev*, 1(3), 1–14. [doi: 10.1080/07924259.2011.558182](https://doi.org/10.1080/07924259.2011.558182)

- Rivadeneira, MM., Hernandez, P., Baeza, JA., Boltana, S., Cifuentes, M., Correa, C., Cuevas, A., del Valle, E., Hinojosa, I. & Ulrich, N. (2010). Testing the abundant-centre hypothesis using intertidal porcelain crabs along the Chilean coast: linking abundance and life-history variation. *J Biogeogr.* 37, 486–498.
- Rivadeneira, PR., Martinez, MI., Penchaszadeh, MI. & Brogger, PE. (2020). Deep-sea research part I reproduction and description of a new genus and species of deep-sea Asteroiid sea star (Echinodermata ; Asteroidea) from the Southwestern Atlantic. *Deep-Sea Res*, 163(8), 103–348. doi: [10.1016/j.dsr.2020.103348](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103348)
- Ross, L. & Ross, B. (2008). *Anaesthetic and Sedative Techniques for Aquatic Animals*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Rouse, G. W., Lars, S. J., Nerida, G. W., Igor, E., Deborah, L., Tatsuo, O. & Craig, M. Y. (2013). Fixed, Free, and Fixed: The Fickle Phylogeny of Extant Crinoidea (Echinodermata) and Their Permian-Triassic Origin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66 (1), 161–81. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.09.018>
- Roy, MS. & Sponer, R. (2002). Evidence of a human-mediated invasion of the tropical western Atlantic by the ‘world’s most common brittlestar’. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269, 1017–1023.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sanchez-Del Barrio, J.C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S.E. & Sanchez-Garcia, A. (2017). DnaSp v6 :DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Mol. Biol. Evol.* 34, 3299-3302.
- Rubilar, T., Pastor-de-Ward, CT. & Diaz de Vivar, ME. (2005). Sexual and asexual reproduction of *Allostichaster capensis* (Echinodermata: Asteroidea) in Golfo Nuevo. *Mar Biol*, 146, 1083–1090. doi: [10.1007/s00227-004-1530-4](https://doi.org/10.1007/s00227-004-1530-4)
- Ruppert EE, Barnes RD (1994) *Invertebrate zoology*, 6th edn. Saunders College, Philadelphia
- Ruska, E. (1987). The development of the electron microscope and of electron microscopy. *Rev Mod Phys*, 59, 627–638. In Haguenu, F., Hawkes, PW., Hutchison, JL., Satiat-Jeunemaitre, B., Simon, G. & William, DB. (2003). Key events in the history of electron microscopy. *Microsc Microanal*, 9, 96–138.
- Russell, MP. (2013). Echinoderm responses to variation in salinity. *Adv Mar Biol*, 66, 171–212.

«S»

- Samyn, Y., VandenSpiegel, D. & Massin, C. (2006). *Taxonomie des holothuries des Comores* (Vol. 1). *ABC Taxa*, 130 p.

- Sands, C.J., Goodall-Copestake, W.P., Stöhr, S., Narayanaswamy, B.E., Convey P., O'Hara, T.D. & Martin-Ledo, R. (2024). The diverse and widespread Southern Ocean ophiuroid *Amphiura belgicae* should be considered a species complex. *Front. Ecol. Evol*, 12:1416418. doi: [10.3389/fevo.2024.1416418](https://doi.org/10.3389/fevo.2024.1416418)
- Santos, R. & Flammang, P. (2006). Morphology and tenacity of the tube foot disc of three common European sea urchin species: a comparative study. *Biofouling*, 22(1), 73–86. <https://doi.org/10.1080/08927010600743449>
- Santos, R., Hennebert, E., Coelho, A. V. & Flammang, P. (2009). Functional Surfaces in Biology. In *Functional Surfaces in Biology*, 2, 1–268. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6695-5>
- Scheibling, R.E. (1981). The annual reproductive cycle of *Oreaster reticulatus* (L.) (Echinodermata: Asteroidea) and interpopulation differences in reproductive capacity. *J Exp Mar Biol Ecol*, 54, 39–54.
- Selkoe, K.A. & Toonen, R.J. (2011). Marine connectivity: a new look at pelagic larval duration and genetic metrics of dispersal. *Mar Ecol Prog Ser*, 436, 291–305. <https://doi.org/10.3354/meps09238>
- Sellem, F., Graja, S. & Brahmi, Z. (2017). Données biologiques et valeur nutritive de la paroi d'*Holothuria polii* (Delle Chiade, 1823) (Holothuroidea, Aspidochirotida) des îles Kerkennah (golfe de Gabès, Tunisie). *Bull Inst Natn Scien Tech Mer de Salammbô*, 44, 139–146.
- Senouci, R. (2022). Evolution Spatio-Temporelle Du Littoral de Mostaganem : Morphologie, Occupation Du Sol et Identification Des Sites à Géo-Risques Côtiers. Université de Mostaganem.
- Servedio, M. R. & Noor, M. A. F. (2003). The role of reinforcement in speciation : Theory and data. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 339–364.
- Simão, M., Moço, M., Marques, L. & Santos, R. (2020). Characterization of the glycans involved in sea urchin *Paracentrotus lividus* reversible adhesion. *Mar Biol*, 167, 1–15. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03707-9>
- Simone, F.D., Dini, A., Minale, L., Riccio, R. & Zollo, F. (1980). The sterols of the asteroid: *Echinaster sepositus*. *CBP*, 66(11), 315–57.
- Simon, A., Arbiol, C., Nielsen, E.E., Couteau, J., Sussarellu, R., Burgeot, T., Bernard, I., Coolen, J.W.P., Lamy, J-B., Robert, S., Skazina, M., Strelkov, P., Queiroga, H., Cancio, I., Welch, J.J., Viard, F. & Bierne, N. (2020). Replicated anthropogenic hybridisations reveal

- parallel patterns of admixture in marine mussels. *Evolutionary Applications* 13, 575–599. DOI:10.1111/eva.12879
- Singh, R., MacDonald, B. A., Lawton, P. & Martin, L.H. T. (1998). Feeding Response of the Dendrochirote Sea Cucumber *Cucumaria Frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea) to Changing Food Concentrations in the Laboratory. *Canadian Journal of Zoology* 76 (10), 1842–49. <https://doi.org/10.1139/z98-133>
- Sköld HN., Matthias O., Sköld M., Bertil, Å. & A. (2009). Stem Cells in Asexual Reproduction of Marine Invertebrates. In *Stem Cells in Marine Organisms*, 1–371. Fiskebäckskil, Sweden: Springer Science+Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-2767-2>
- Slimane-Tamacha, F., Soualili, D. L. & Mezali, K. (2019). Reproductive biology of *Holothuria (Roweothuria) poli* (Holothuroidea: Echinodermata) from Oran Bay, Algeria. S.P.C. *Bêche-de-mer Information Bulletin*, 39, 47–53.
- Smith, GFM. (1940). Factors limiting distribution and size in the starfish. *Can J Fish Aquat Sci*, 5(1), 84–103. doi: 10.1139/f40-010
- Smith, TB. (1978). A functional classification of the coronal pores of echinoids. *Palaeontol*, 21, 759–789.
- Smith, TB. (1983). Tentacular ultrastructure and feeding behaviour of *Neopentadactyla mixta* (Holothuroidea: Dendrochirota). *J Mar Biol Assoc UK*, 63(3), 01–11. <https://doi.org/10.1017/S0025315400070697>
- Smith, A.B., Paterson, G.L. & Lafay, B. (1995). Ophiuroid phylogeny and higher taxonomy: morphological, molecular and palaeontological perspectives. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 114 (2), 213–243. <https://doi.org/10.1006/zjls.1995.0024>
- Soars, N. A., Thomas, A., Prowse, A. & Byrne, M. (2009). Overview of Phenotypic Plasticity in Echinoid Larvae, ‘*echinopluteus Transversus*’ Type vs. Typical Echinoplutei. *Marine Ecology Progress Series*, 383, 113–25. <https://doi.org/10.3354/meps07848>
- Sönke, J & Kier, W. K. (1999). Shade-seeking behaviour under polarized light by the brittlestar *Ophioderma Brevispinum* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79, 761–763.
- Southward, EC. & Campbell, AC. (2006). Echinoderms: keys and notes for the identification of British species. Shrewsbury, UK: Field Studies Council.
- Sponer, R. & Roy, MS. (2002). Phylogeographic analysis of the brooding brittle star *Amphipholis squamata* (Echinodermata) along the coast of New Zealand reveals high cryptic genetic variation and cryptic dispersal potential. *Evolution*, 56, 1954–1967.

- Sroyraya, M., Kaewphalug, W., Anantachoke, N., Poomtong, T., Sobhon, P., Srimongkol, A. & Suphamungmee, W. (2018). Saponins enriched in the epidermal layer of *holothuria Leucospilota* body wall. *MRT*, 81(11), 82–90. <https://doi.org/10.1002/jemt.23115>
- Stabili, L., Acquaviva, MI., Cavallo, RA., Gerardi, C., Narracci, M. & Pagliara, P. (2018). Screening of three echinoderm species as new opportunity for drug discovery: their bioactivities and antimicrobial properties. *eCAM*, 2018(3), 1–8. [doi:10.1155/2018/7891-748](https://doi.org/10.1155/2018/7891-748)
- Stanley, RR., DiBacco, C., Lowen, B., Beiko, RG. & Jeffery, NW. (2018). A climate-associated multispecies cryptic cline in the northwest Atlantic. *Sci Adv* 4: [eaaq0929](https://doi.org/10.1126/sciadv.aag0929)
- Strathmann R., Megumi R., Strathmann F., Sewell A. T., & Fenaux L. (2020). Initiation of posterior coeloms of an ophiuroid (brittle star) and plasticity in their development. *Biological Bulletin*, 239, 153-63. [Doi: 10.1086/711488](https://doi.org/10.1086/711488)
- Stöhr, S., Boissin, E. & Chenuil, A. (2009). Potential cryptic speciation in Mediterranean populations of *Ophioderma* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Zootaxa*, 2071 (1), 1–20. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2071.1.1>
- Stöhr, S., Boissin, E. & Chenuil, A. (2009). Potential cryptic speciation in Mediterranean populations of *Ophioderma* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Zootaxa*, 2071, 1–20. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2071.1.1>
- Stöhr, S., & Muths, D. (2010). Morphological diagnosis of the two genetic lineages of *Acrocnida brachiata* (Echinodermata: Ophiuroidea), with description of a new species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90 (4), 831–843. <https://doi.org/10.1017/S0025315409990749>
- Stöhr, S., O’Hara, T. & Thuy, B. (2012). Global diversity of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLoS ONE*, 7, e31940. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031940>
- Stöhr, S., Weber, A.A.-T., Boissin, E. & Chenuil, A. (2020) Resolving the *Ophioderma longicauda* (Echinodermata: Ophiuroidea) Cryptic Species Complex: Five Sisters, Three of Them New. *European Journal of Taxonomy*, 600 (2), 1–37. <https://doi.org/10.5852/ejt.2020.600>
- Stöhr, S., O’Hara, T. & Thuy, B. (2022). World Ophiuroidea Database. *Ophioderma longicaudum* (Bruzelius, 1805). Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1420120> on 2022-06-18
- Stöhr, S., O’Hara, T. & Thuy, B. (Eds) (2024). World Ophiuroidea Database. Accessed at <https://www.marinespecies.org/ophiuroida> on 2024-09-05. [doi:10.14284/358](https://doi.org/10.14284/358)

- Summers, AC. & Nybakken, J. (2000). Brittle Star Distribution Patterns and Population Densities on the Continental Slope Off Central California (Echinodermata : Ophiuroidea). *Deep-Sea Research Part I*, 47, 1107–37.
- Sumner-Rooney, L., Kirwan, J. D., Lowe, E. Ullrich-Lüter, E. (2019). Extraocular Vision in a Brittle Star Is Mediated by Chromatophore Movement in Response to Ambient Light. *Current Biology*, 30 (2), 319-327.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.042>
- Sumner-Rooney, L., & Ullrich-Lüter, J. (2023). Extraocular Vision in Echinoderms. https://doi.org/10.1007/978-3-031-23216-9_3

«T»

- Tahri, Y., Dermeche, S., Chahrour, F. & Bouderbala, M. (2019). The Reproduction Cycle of the Sea Cucumber *Holothuria (Holothuria) Tubulosa* Gmelin, 1791 (Echinodermata Holothuroidea Holothuriidae) in Oran Coast, Algeria. *Biodiversity Journal*, 10 (2), 159–72. <https://doi.org/10.31396/biodiv.jour.2019.10.2.159.172>
- Tamura, K., Stecher, G. & Kumar, S. (2021). MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38, 3022-3027.
- Tatler, B., O’Carroll, DC. & Laughlin, SB. (2000). Temperature and the temporal resolving power of fly photoreceptors. *J. Comp. Physiol., A* 186, 399–407. [doi:10.1007/s00359-0050439](https://doi.org/10.1007/s00359-0050439)
- Tellier, F. (2009). Etude des processus de spéciation associés à une zone de transition biogéographique : exemple de l’algue brune *Lessonia nigrescens*. Biodiversité. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI. Français.
- Tellier, F. (2013). Etude Des Processus de Spéciation Associés à Une Zone de Transition Biogéographique : Exemple de l’ Algue Brune *Lessonia Nigrescens*. HAL Id: Tel-00814626.
- Teske, PR., Papadopoulos, I., Barker, NP., McQuaid, CD. & Beheregaray, LB. (2014). Mitonuclear discordance in genetic structure across the Atlantic/Indian Ocean biogeographical transition zone. *J Bio- geogr*, 41, 293–401.
- Thuy, B., Stöhr, S. (2016). A New Morphological Phylogeny of the Ophiuroidea (Echinodermata) Accords with Molecular Evidence and Renders Microfossils Accessible of Cladistics. *PLoS ONE*, 11(5), e0156140. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156140>
- Tickell Castelló y, S., Low, N. H.N., Lamb, R. W., Brandt, M. & Witman, J. D. (2022). Distribution and Feeding Ecology of Sea Stars in the Galápagos Rocky Subtidal Zone.”

- Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 553 (October 2021).
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2022.151754>
- Toews, DPL. & Brelsford, A. (2012). The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. *Molecular Ecology*, 21, 3907–3930.
- Tolga Tolon, TM. & Engin, S. (2019). Gonadal development of the holothurian *Holothuria polii* (Delle Chiaje, 1823) in spawning period at the Aegean Sea (Mediterranean Sea). *EgeJFAS*, 36(4), 379–385. [doi:10.12714/egejfas.36.4.09](https://doi.org/10.12714/egejfas.36.4.09)
- Tortonese, E. (1954). Zoogeografia e speciazione nel gen. *Echinaster* (Asteroidei). *Ital J Zool*, 21, 419–428.
- Tortonese, E. (1965). Fauna d'Italia. vol. 6 (VI), ECHINODERMATA, ed. Calderini, It., 419p.
- Tortonese, E. (1983). Remarks on the morphology and taxonomy of *Ophioderma longicaudum* (Retz.) from the Mediterranean. *Atti Della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 124, 21–28.
- Toscano, A. & Cirino, P. (2018). First evidence of artificial fission in two Mediterranean species of holothurians: *Holothuria tubulosa* and *Holothuria polii*. *Turk J Fish Aquat Sci*, 18 (10), 81–90. [doi:10.4194/1303-2712-v18](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18)
- Turelli M, Barton NH & Coyne JA (2001) Theory and speciation, *Trends in Ecology & Evolution* 16: 330-343.
- Turner, RL. (1976). Sexual difference in latent period of spawning following injection of the hormone i-ethyladenine *Echinaster* (Echinodermata : Asteroidea). *Gen Comp Endocrinol*, 112(8), 109–12.
- Tyler, P.A. & Gage., J.D. (1979). Reproductive Ecology of Deep Sea Ophiuroids from the Rockall Trough. *Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals*. Pergamon Press Ltd.
<https://doi.org/10.1016/b978-0-08-023217-1.50035-7>.

«U»

- Ullrich-Lüter, E. (2011). Morphological and Molecular Studies on Photoreceptors in Echinodermata (Doctoral dissertation, Freie Universität Berlin).
- Ullrich-Lüter, E. M., D'Aniello, S., & Arnone, M. I. (2013). C-opsin Expressing Photoreceptors in Echinoderms. *Integrative and comparative biology*, 53(1), 27–38.
- Ullrich-Lüter, E. M., Dupont, S., Arboleda, E., Hausen, H., & Arnone, M. I. (2011). Unique system of photoreceptors in sea urchin tube feet. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(20), 8367–8372.

«V»

- Vanden Spiegel, D., Flammang, P., Fourmeau, D. & Jangoux, M. (1995). Fine structure of the dorsal papillae in the Holothurioid *Holothuria forskali* (Echinodermata). *Tissue Cell*, 27(4), 457–65. [https://doi.org/10.1016/S0040-8166\(95\)80066-2](https://doi.org/10.1016/S0040-8166(95)80066-2)
- Vannier, J. (2007). Early Cambrian origin of complex marine ecosystems, in: M. Williams, A. Haywood, J. Gregory, D.N. Schmidt (Eds.), *Deep Time Perspectives on Climate Change*, Geological Society, London, 81–100 pp.
- Vanvalen, L. (1976). Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon*, 25, 233-239.
- Villamor, A. & Becerro, MA. (2010). Matching spatial distributions of the sea star *Echinaster sepositus* and crustose coralline algae in shallow rocky mediterranean communities. *Mar Biol*, 157(10), 2241–2251. doi: 10.1007/s00227-010-1489-2

«W»

- Waddell, B. & Pawlik, J. R. (2000). Defenses of Caribbean Sponges against Invertebrate Predators. II. Assays with Sea Stars. *Marine Ecology Progress Series*, 195, 133–44. <https://doi.org/10.3354/meps195133>
- Walker, CW. (1980). Spermatogenic columns, somatic cells, and the microenvironment of germinal cells in the testes of asteroids. *J Morphol*, 166, 81–107.
- Wares, J. P. & Cunningham, C. W. (2001). *Phylogeography and historical ecology of the north Atlantic intertidal. Evolution*, 55(12), 2455–2469. doi:10.1111/j.0014-3820.2001.tb00760.x
- Weber, A.A.-T., Dupont, S. & Chenuil, A. (2013). Thermotolerance and regeneration in the brittle star species complex *Ophioderma longicauda*: a preliminary study comparing lineages and Mediterranean basins. *Comptes Rendus Biologies*, 336, 572–581. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2013.10.004>
- Weber, A.A.-T., Stöhr, S. & Chenuil, A. (2014). Genetic data, reproduction season and reproductive strategy data support the existence of biological species in *Ophioderma longicauda*. *Comptes Rendus Biologies*, 337, 553–560. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.-2014.07.007>
- Weber, A. A. (2015). Thèse de Doctorat d ' Aix -Marseille Université Spécialité Océanographie. Université d'Aix-Marseille.

- Weber, A.A.-T., Mérigot, B., Valière, S. & Chenuil, A. (2015). Influence of the Larval Phase on Connectivity: Strong Differences in the Genetic Structure of Brooders and Broadcasters in the *Ophioderma longicauda* Species Complex. *Molecular Ecology*, 24 (24), 6080–6094. <https://doi.org/10.1111/mec.13456>
- Weber, A.A.-T., Abi-Rached, L., Galtier, N., Bernard, A., Montoya-Burgos, J.I. & Chenuil, A. (2017). Positive selection on sperm ion channels in a brooding brittle star: consequence of life-history traits evolution. *Molecular Ecology*, 26, 3744–3759. <https://doi.org/10.1111/mec.14024>
- Weber, A.A.-T., Stöhr, S. & Chenuil, A. (2019). Species delimitation in the presence of strong incomplete lineage sorting and hybridization: lessons from *Ophioderma* (Ophiuroidea: Echinodermata). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 131, 138–148. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.11.014>
- Wen B., Gao Q F., Dong S L., Hou Y R. & Yu H B. (2016). Utilization of different macroalgae by sea cucumber *Apostichopus japonicus* revealed by carbon stable isotope analysis. *Aquaculture Environment Interactions*, 8, 171-178.
- Wenne, R., Zbawicka, M., Prądzińska, A., Kotta, Herkül, J., K., Gardner, J. P.A. & Apostolidis, A. P. (2022). Molecular Genetic Differentiation of Native Populations of Mediterranean Blue Mussels, *Mytilus Galloprovincialis* Lamarck, 1819, and the Relationship with Environmental Variables.” *European Zoological Journal* 89 (1): 755–84. <https://doi.org/10.1080/24750263.2022.2086306>
- Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. *Springer-Verlag New York*, ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wiley, E.O. (1978). Evolutionary Species Concept Reconsidered. *Systematic Zoology*, 27, 17–26.
- Wilkie, I.C. (2005). Mutable collagenous tissue: overview and biotechnological perspective. In Marine molecular biotechnology: Echinodermata (ed. V. Matranga), *Berlin: Springer-Verlag*, 221–250 pp.
- Wilkie, I. C. & Brogger, M. I. (2018). The Peristomial Plates of Ophiuroids (Echinodermata: Ophiuroidea) Highlight an Incongruence between Morphology and Proposed Phylogenies. *PLoS ONE*, 13 (8), 1–25. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202046>
- Wilkie, I. C. & Carnevali, M.D.C. (2023). Morphological and physiological aspects of mutable collagenous tissue at the autotomy plane of the starfish *Asterias rubens* (Echinodermata, Asteroidea): an echinoderm paradigm. *Mar Drugs*, 21,138. <https://doi.org/10.3390/md21030138>

Wolken, J. J. (1995). Light detectors, photoreceptors, and imaging systems in nature. Oxford University Press.

Woolley, S.N., Tittensor, D.P., Dunstan, P.K., Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monoft, J.J., Wintle, B.A., Worm, B. & O'Hara, T. (2016). Deep-sea diversity patterns are shaped by energy availability. *Nature*, 533, 393–396. <https://doi.org/10.1038/nature17937>

WoRMS. (2022). World Register of Marine Species; [09-04-2022]. <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=stats>

«Y»

Yamamoto, M. & Yoshida, M. (1978). Fine structure of the ocelli of a synaptid holothurian, *Opheodesoma spectabilis*, and the effects of light and darkness. *Zoomorphology*, 90, 1–17. <https://doi.org/10.1007/BF00993740>.

«Z»

Zamora S, Rahman IA, Smith AB (2012). Plated Cambrian Bilaterians Reveal the Earliest Stages of Echinoderm Evolution. *PLoS ONE*, 7(6), 38296. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038296>

Zhou, W., Apkarian, R., Wang, Z.L. & Joy, D. (2006). Fundamentals of Scanning Electron Microscopy (SEM). In: Zhou, W., Wang, Z.L. (eds) Scanning Microscopy for Nanotechnology. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-0-387-39620-0_1

Zhou X, Cui J, Liu S, Kong D, Sun H, Gu C, Wang H, Qiu X, Chang Y, Liu Z, Wang X (2016) Comparative transcriptome analysis of papilla and skin in the sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. *PeerJ*, 4, 1779. <https://doi.org/10.7717/peerj.1779>

Annexes

Tableau S1 : La moyenne des variables calculées pour les gonades d'*E. sepositus* en fonctions des mois (de 2014/2015) avec les facteurs environnementaux. LG : longueur de gonades, DG : diamètre de gonades, GSI : l'indice gonadosomatique, T : température.

Mois	LG		DG		GSI (%)		Photopériode	T (°C)	Longueur des colonnettes spermatogynique (mm)	Diameter de lumière (mm)
	F	M	F	M	M	F				
03-14	22,45	20,07	5,66	3,72	6,14	5,36	43093,48	12,65	0,10	0,38
04-14	26,71	19,65	7,01	3,62	6,01	9,06	47333,50	16,51	2,05	10,60
05-14	21,73	22,63	5,80	4,70	6,37	10,42	50883,97	21,85	1,14	6,20
06-14	19,31	29,95	5,57	5,44	9,74	10,55	52687,00	26,66	0,07	0,58
07-14	25,33	23,13	6,57	5,23	12,59	11,07	51803,58	33,80	0,05	0,11
08-14	27,89	25,79	6,56	5,55	8,83	8,92	48680,56	30,86	0,01	0,58
09-14	18,39	21,79	5,64	4,12	4,33	8,11	44724,40	27,76	0,01	0,59
10-14	18,77	13,22	4,59	3,01	2,01	6,67	40476,00	22,06	0,06	0,06
11-14	17,37	12,89	4,82	2,82	4,53	3,53	36805,53	12,12	0,09	0,29
12-14	19,70	9,95	5,50	2,56	2,55	8,31	34901,32	8,07	0,07	0,34
01-15	18,56	13,29	5,43	3,58	3,28	7,26	35892,26	8,82	0,09	0,34
02-15	18,51	19,81	5,27	3,84	3,70	8,00	39032,71	11,73	0,08	0,42

Tableau S2 : Nombres d'ovocytes par lame en fonctions des mois d'*E. sepositus*

Mois	Nombre d'ovocytes par lame
Mars	104
Avril	66
Mai	81
Juin	61
Juillet	109
Août	64
Septembre	41
Octobre	91
Novembre	159
Décembre	110
Janvier	146
Février	100

Tableau S3 : Paramètres morphométriques d'*O. longicaudum*. dd : diamètre de disque, AL : longueur de bras intacts et non régénérés, AW : largeur proximale de bras, IL : longueur de l'interradius, Lm : longueur de la madriporite, Wm : largeur de la madriporite, LOF : longueur du bouclier oral, WOF : largeur du bouclier oral, Lads : longueur du bouclier ador. Chaque variable représente la moyenne des cinq mesures prises dans le sens des éguits d'une montre. Les nombres représentent l'absence (1) ou la présence (2) des taches blanches sur les plaques ventrales de bras.

N°	dd (mm)	AL (mm)	AW (mm)	IL (mm)	L _m (mm)	W _m (mm)	W _m /L _m (mm)	LOF (mm)	WOF (mm)	Lads (mm)	Tache	Zone
1	19,22	78,8	4,25	8,61	2,67	1,85	0,69	3,01	1,70	1,37	1	Stidia Ouest
2	18,39	100,6	5,17	7,37	2,43	1,81	0,74	2,26	1,62	1,37	1	Stidia Ouest
3	19,01	99,5	4,56	6,04	2,83	2,09	0,74	2,67	1,66	1,53	1	Stidia Ouest
4	19,81	155,925	4,67	6,27	2,92	2,17	0,74	2,84	1,78	1,35	1	Stidia Ouest
5	18,18	75	3,85	5,44	2,79	1,97	0,70	2,39	1,44	1,40	1	Stidia Ouest
6	23,45	109	4,57	7,08	3,31	2,44	0,74	3,06	2,08	1,74	2	Salamandre
7	23,42	119,6	4,63	7,53	3,09	1,85	0,60	2,74	1,97	1,45	1	Salamandre
8	23,67	134	4,63	8,82	3,28	2,67	0,81	3,12	2,31	1,78	2	Salamandre
9	25,39	120,8	4,98	8,24	3,59	2,52	0,70	3,49	2,34	2,12	1	Salamandre
10	25,61	143,5	4,82	9,47	3,43	2,56	0,75	3,08	2,40	1,49	1	Salamandre
11	24,61	125	4,54	7,84	3,69	2,52	0,68	3,44	2,11	1,96	1	Salamandre
12	22,07	132,4	4,54	8,04	3,48	2,31	0,66	3,28	1,90	1,77	1	Salamandre
13	23,91	113,4	4,13	7,32	3,50	2,47	0,71	3,15	1,90	1,72	2	Salamandre
14	24,72	142	4,86	8,53	3,13	2,41	0,77	3,09	2,16	1,53	1	Salamandre
15	21,68	118,4	4,17	7,70	2,92	2,03	0,70	2,68	1,78	1,50	1	Salamandre
16	22,52	115,8	4,30	8,06	2,82	2,10	0,74	2,75	1,88	1,52	2	Salamandre
17	25,17	128,2	4,66	8,72	3,13	2,49	0,80	2,95	2,28	1,56	1	Salamandre
18	24,98	134,5	4,71	9,13	3,25	2,48	0,76	3,09	2,32	1,56	2	Salamandre
19	22,77	94,5	4,43	8,28	3,35	2,51	0,75	3,10	2,22	1,61	1	Salamandre
20	22,05	127,5	4,65	6,87	2,70	2,30	0,85	2,62	1,92	1,50	1	Stidia Est
21	19,52	75	4,25	5,92	2,64	1,78	0,68	2,31	1,66	1,36	2	Stidia Est
22	22,63	120	4,70	6,84	3,26	2,32	0,71	2,83	1,93	1,40	1	Stidia Est
23	22,96	109,6	4,35	6,94	3,14	2,42	0,77	2,99	2,04	1,27	1	Stidia Est
24	17,84	80	4,19	5,56	2,30	1,76	0,77	2,10	1,63	1,24	1	Stidia Est
25	24,94	122	4,57	7,84	3,34	2,23	0,67	3,01	1,85	1,58	1	Stidia Est
26	22,53	101	4,61	7,84	3,04	2,36	0,78	2,80	1,97	1,53	2	Stidia Est
27	22,01	110	4,47	7,39	2,73	2,35	0,86	2,60	1,92	1,54	2	Stidia Est
28	24,49	118,4	4,73	8,84	2,90	2,14	0,74	2,77	1,89	1,40	1	Stidia Est
29	20,85	107,75	4,34	7,75	2,65	1,74	0,66	2,51	1,61	1,53	1	Stidia Est
30	20,78	102	4,47	7,20	2,38	1,93	0,81	2,31	1,68	1,27	2	Stidia Est
31	19,15	92	3,99	8,15	2,27	2,03	0,90	2,10	1,76	1,56	1	Stidia Est
32	20,34	109,4	4,42	7,57	2,89	2,05	0,71	2,71	1,96	1,56	2	Salamandre
33	19,06	98,6	4,21	6,60	2,99	2,33	0,78	2,64	2,01	1,36	1	Salamandre
34	20,13	116,66	4,68	7,98	3,27	2,24	0,69	3,10	2,06	1,28	1	Salamandre
35	14,59	64,2	3,11	5,49	1,97	1,29	0,66	1,80	1,25	1,03	2	Stidia Est
36	21,28	105	4,19	7,08	2,68	2,25	0,84	2,54	2,03	1,46	1	Stidia Est

37	23,12	97	5,07	8,52	3,31	2,31	0,70	3,04	1,79	1,45	1	Stidia Est
38	23,36	119,4	4,60	8,73	3,25	2,17	0,67	2,99	1,95	1,68	2	Stidia Est
39	24,23	84,6	4,60	8,77	3,15	1,96	0,62	3,00	1,78	1,46	1	Stidia Est
40	26,66	107,75	4,65	10,56	3,30	2,92	0,89	2,98	1,87	1,32	1	Stidia Est
41	21,74	102,4	4,33	7,69	3,05	2,12	0,70	2,81	1,60	1,38	2	Stidia Est
42	20,37	85,2	4,40	7,11	2,37	2,05	0,86	2,55	1,85	1,51	1	Stidia Est
43	17,74	73,6	3,49	6,00	1,94	1,78	0,92	1,94	1,58	0,97	1	Stidia Est
44	19,86	90,4	4,04	7,29	2,53	1,63	0,64	2,51	1,67	1,46	1	Stidia Est
45	23,23	106,66	4,52	8,34	2,71	1,98	0,73	2,69	1,77	1,26	2	Stidia Est
46	19,80	100,66	4,51	7,38	2,78	1,90	0,68	2,84	1,82	1,59	2	Stidia Est
47	14,41	64	3,10	5,69	1,93	1,52	0,79	1,77	1,29	1,13	2	Stidia Est
48	24,42	111,5	4,42	9,66	2,73	2,14	0,78	2,59	1,97	1,25	1	Stidia Est
49	23,41	105,4	4,43	8,95	2,88	2,25	0,78	2,77	2,11	1,35	1	Stidia Est
50	25,44	127	4,75	9,71	3,23	2,33	0,72	3,06	1,93	1,67	2	Stidia Est
51	23,66	108,5	4,31	9,74	2,30	1,69	0,73	2,32	1,67	1,41	1	Stidia Est
52	25,21	125	4,55	9,34	3,07	2,02	0,66	2,92	1,75	1,52	1	Stidia Est
53	21,27	92,2	4,22	7,77	3,04	2,08	0,68	3,00	1,77	1,35	1	Stidia Est
54	22,62	105,75	4,27	7,93	2,63	1,86	0,71	2,60	1,78	1,54	2	Stidia Est
55	18,93	92	3,97	6,03	2,43	1,87	0,77	2,33	1,64	1,09	1	Stidia Est
56	17,01	78,6	3,68	6,03	2,32	1,71	0,74	2,13	1,41	1,26	2	Stidia Est
57	15,27	62,5	3,15	5,64	1,80	1,28	0,71	1,70	1,24	0,86	1	Stidia Est
58	21,04	95	4,36	7,41	2,90	1,78	0,61	2,69	1,54	1,30	2	Stidia Est
59	14,17	59	3,05	5,59	1,72	1,12	0,65	1,66	1,16	0,92	2	Stidia Est
60	24,91	127,2	4,80	9,02	3,57	2,71	0,76	3,35	2,32	1,57	2	Stidia Est
61	25,96	146,8	4,49	10,69	3,24	2,28	0,70	2,86	2,02	1,63	1	Stidia Est
62	23,50	122,8	4,74	9,30	3,32	2,41	0,73	3,13	2,11	1,35	1	Stidia Est
63	22,59	121,75	4,53	8,40	2,66	2,19	0,82	2,53	1,94	1,42	1	Stidia Est
64	21,91	102,5	4,14	8,02	3,12	2,27	0,73	2,86	1,82	1,58	2	Stidia Est
65	19,14	95,6	3,94	6,80	2,93	1,99	0,68	2,74	1,76	1,16	2	Stidia Est
66	16,76	75	3,63	5,66	2,09	1,66	0,79	1,82	1,39	1,24	2	Stidia Est
67	21,29	103	4,18	7,08	2,74	1,96	0,72	2,61	1,62	1,45	2	Stidia Est

Tableau S4 : Stations d'échantillonnages d'*Ophioderma* sp. C : cluster. C1 : *O. africanum*, C2: *O. guineense*, C3: *O. longicaudum*, C4: *O. hybridum*, C5 et 6: *O. zibrowii*.

Site d'échantillonnage	Pays	Code	Latitude	Longitude	Cluster	N	N Total
Dakar	Sénégal	Dak	14° 41' 36,3"N	17°26' 52,57"O	C1	4	14
					C2	10	
Iles Canaries	Espagne	Can	28° 17' 36,8"N	16°37' 17,2"O	C3	21	21
Iles Madère	Portugal	Mad	32°45' 6,3"N	16°58' 54,2"O	C3/C2	2	34
					C3	32	
Algarve		Alg	37° 0' 28,8"N	8° 55' 27,9"O	C3	18	18
Sagres			37° 0' 28,18"N	8° 56' 30,9"O	C3	50	50
Saint Jean de Luz	France	SJL	43,43°24,620N	1°38,751"O	C3	12	12
Cap de Vol	Espagne	CaV	42° 21' 13"N	3°11' 0,7"E	C3	7	7
Cap Oulestrell	France		42° 30' 5"N	3° 7' 60"E	C3	20	20
La Vesse		Mar	43° 20' 28"N	5° 15' 45"E	C3	27	27
Maïre island			43° 12' 54,8"N	5° 19' 35,3"E	C3	21	21
Cap Caveau			43° 15' 40" N	5° 17' 25"E	C3	29	29
Porquerolles		VsM	43° 0' 49,7"N	6° 9' 33,2"E	C3	31	31
Saint-Raphaël			43° 25' 12"N	6° 51' 36"E	C3	31	31
Villefranche sur mer			43° 41' 51,1"N	7° 18' 58,0"E	C3	32	32
Scandola		Cor	42° 21' 44,7"N	8° 33' 3,8"E	C3	25	25
Tonnara			41° 25' 53,7"N	9° 6' 31,6"E	C3	9	9
Stidia	Algérie	Mos	35°48,968' N	0°0,940'O	C3	50	50
Salamandre			35°55,283' N	0°3,248' E	C3	16	16
Ceuta	Espagne	Ceu	35° 53' 5"N	5° 19' 0"O	C3	1	1
Mghatab Bay	Malte	Mal	35° 57' 1,5"N	14° 27' 1,0"E	C3	17	17
Cres	Croatie	Adr	44° 56' 12,7" N	14° 21' 41,5"E	C3	8	8
Mljet island			42° 44' 34,7" N	17° 27' 29,3"E	C3	17	12
Saranda	Albanie		39° 51' 29,6" N	20° 0' 28,7"E	C3	4	4
Gulf of Saronikos	Grèce	Cre	37° 48' 10,8" N	23° 49' 6,1"E	C3	4	4
Lygaria Port			35°23'57,6" N	25°01'41,2"E	C3	8	26
					C5	18	
Lygaria			35°24'08,4" N	25°02'02,6"E	C3	10	19
					C5	9	
Gouves			35° 20' 13,6"N	25° 18' 18,9"E	C5	30	30
Elounda			35° 15' 59,5" N	25° 43' 49,6"E	C3	4	22
					C5	18	
Agios Nikolaos			35°11'40,8" N	25°43'2,4"E	C3	31	32
					C5	1	
Agios Pavlos			35°06'06,7" N	24°33'47,8"E	C3	25	50

						C5	25	
Terapetra			35° 0' 13,1"N	25° 44' 5,5"E		C3	5	35
						C5	30	
Symi island	Rho		36° 38' 15,2" N	27° 54' 38,8"E		C3	6	22
						C5	16	
Rhodes island			36° 5' 20,6" N	27° 36' 16,3"E		C3	6	27
						C5	21	
Baths of Aphrodite	Chypre	Cyp	35° 3' 28,2" N	32° 21' 16,4"E		C3	18	50
						C6	32	
Penera			35° 02' 13,8" N	34° 03' 0"E		C6	23	23
Chypre						C6	12	12
Ramkine	Liban	Leb	34° 29' 48" N	35° 45' 59,1"E		C3	2	30
						C6	28	
Hannouch			34° 15' 47,4" N	35° 38' 36,9"E		C3	1	32
						C6	31	
Beirut			33° 55' 12" N	35° 29' 16,4"E		C3	3	12
						C6	9	
Nakoura			33° 7' 52,9"N	35° 7' 51,0"E		C6	1	1
Raoucheh			33° 53' 24,28"N	35° 28' 18,5"E		C6	2	2
Tabarka	Tunisie	Tun	36° 57' 16,42"N	8° 45' 26,57"E		C3	4	4
Kelibia			36° 50' 44,3"N	11° 5' 36,85"E		C4	4	4
Monastir			35° 36' 19,72"N	10° 47' 15,70"E		C4	5	5

Table S5 : Matrice de distance F_{ST} calculer par paire de populations contenant plus de 10 séquences sur DNAsp. Cre : Crête, Rho : Rhodes, Cyp : Chypre, Adr : Adriatique, Mal : Malte, Mar : Marseille, VsM : Ville-frache-Sur-Mer, Cor : Corse, SJL : Saint-Jean-de-Luz, Sti : Stidia, Sal : Salamandre, CaV : Cap de Vol, Alg : Algarve, Can : Canaries, Mad : Madères.

	Cre	Alg	Cyp	Rho	Sti	SJL	Can	Mad	CaV	Mar	VsM	Cor	Mal	Adr
Cre	0													
Alg	7E-04	0												
Cyp	0,006	0,0216	0											
Rho	0,006	-0,01023	0,03976	0										
Sti	0,008	0,00303	0,03505	-0,01546	0									
SJL	0,005	0,00327	0,02577	-0,01196	0,00082	0								
Can	-0,01	-0,00667	-0,0008	-0,02281	-0,01174	-0,03662	0							
Mad	0,013	0,01379	0,00348	0,03029	0,0259	0,03447	0,00083	0						
CaV	-0,01	-0,00412	0,00254	-0,01215	-0,01424	-0,00598	-0,02233	0,00388	0					
Mar	0,008	0,00317	0,03504	-0,02126	-0,00301	-0,0163	-0,01497	0,03288	-0,00151	0				
VsM	0,011	0,00578	0,02474	-0,01511	-0,00205	-0,00485	-0,00474	0,03094	-0,00519	-0,00191	0			
Cor	0,014	0,00804	0,02997	-0,01284	-0,00549	-0,00111	-0,00092	0,02895	-0,0004	-0,00464	-0,00812	0		
Mal	0,02	0,00519	0,03831	-0,02807	-0,00676	-0,01077	-0,01016	0,04541	-0,00658	-0,0011	0,00358	0,00363	0	
Adr	-0,01	0,00586	-0,0121	0,01732	0,00659	0,00693	-0,0068	0,01493	-0,00869	0,00841	0,01175	0,00918	0,01863	0
Sal	-0	0,0032	0,03325	0	-0,0072	-0,01908	-0,00243	0,03205	-0,00763	-0,00903	-0,00548	-0,01072	0,02339	-0,01622

Tableau S6. Analyses de variance moléculaire (AMOVA) réalisées sur les données COI d'*O. longicaudum* entre les groupes définis selon la géographie et la PCoA. df, degré de liberté.

Source de variation	df	Somme des carrés	Composantes de la variance	% de variation	Φ_{st}	p	Indice de Fixation	P
Basée sur la géographie (1): populations Atlantiques, populations Méditerranéennes								
Entre groups	1	2,821	0,006	0,44831	0,00787	0,003	$F_{CT} = 0,00448$	0,149
Entre populations	13	19,745	0,005	0,33883			$F_{SC} = 0,00340$	0,127
							$F_{ST} = 0,00787$	0,003
Dans les populations	577	777,697	1,348	99,21286				
Total	591	800,264	1,359					
Basée sur la géographie (2): populations Atlantiques et Algériennes (Stidia et Salamandre), restes des populations Méditerranéennes								
Entre groups	1	1,749	0,000	0,01270	0,00518	0,009	$F_{CT} = 0,00013$	0,415
Entre populations	13	20,818	0,007	0,50550			$F_{SC} = 0,00506$	0,18
							$F_{ST} = 0,00518$	0,009
Dans les populations	577	777,697	1,348	99,48181				
Total	591	800,264	1,355					
Basée sur la PCoA (3): Madères, reste des populations Atlantiques et populations Algériennes, Chypre, restes des populations Méditerranéennes								
Entre groups	3	8,590	0,016	1,15228	0,01006	0,001	$F_{CT} = 0,01152$	0,038
Entre populations	11	13,977	-0,002	-0,14600			$F_{SC} = -0,00148$	0,512
							$F_{ST} = 0,01006$	0,001
Dans les populations	577	777,697	1,348	98,99371				
Total	591	800,264	1,362					
Basée sur la géographie (4): populations Atlantiques sans Saint-Jean-de-Luz, , populations Méditerranéennes sans Salamandre								
Entre groups	1	3,200	0,011	0,80746	0,00613	0,004	$F_{CT} = 0,00807$	0,097
Entre populations	8	9,704	-0,003	-0,19457			$F_{SC} = -0,00196$	0,374
							$F_{ST} = 0,00613$	0,004
Dans les populations	507	681,320	1,344	99,38711				
Total	516	694,133	1,33	1,352				

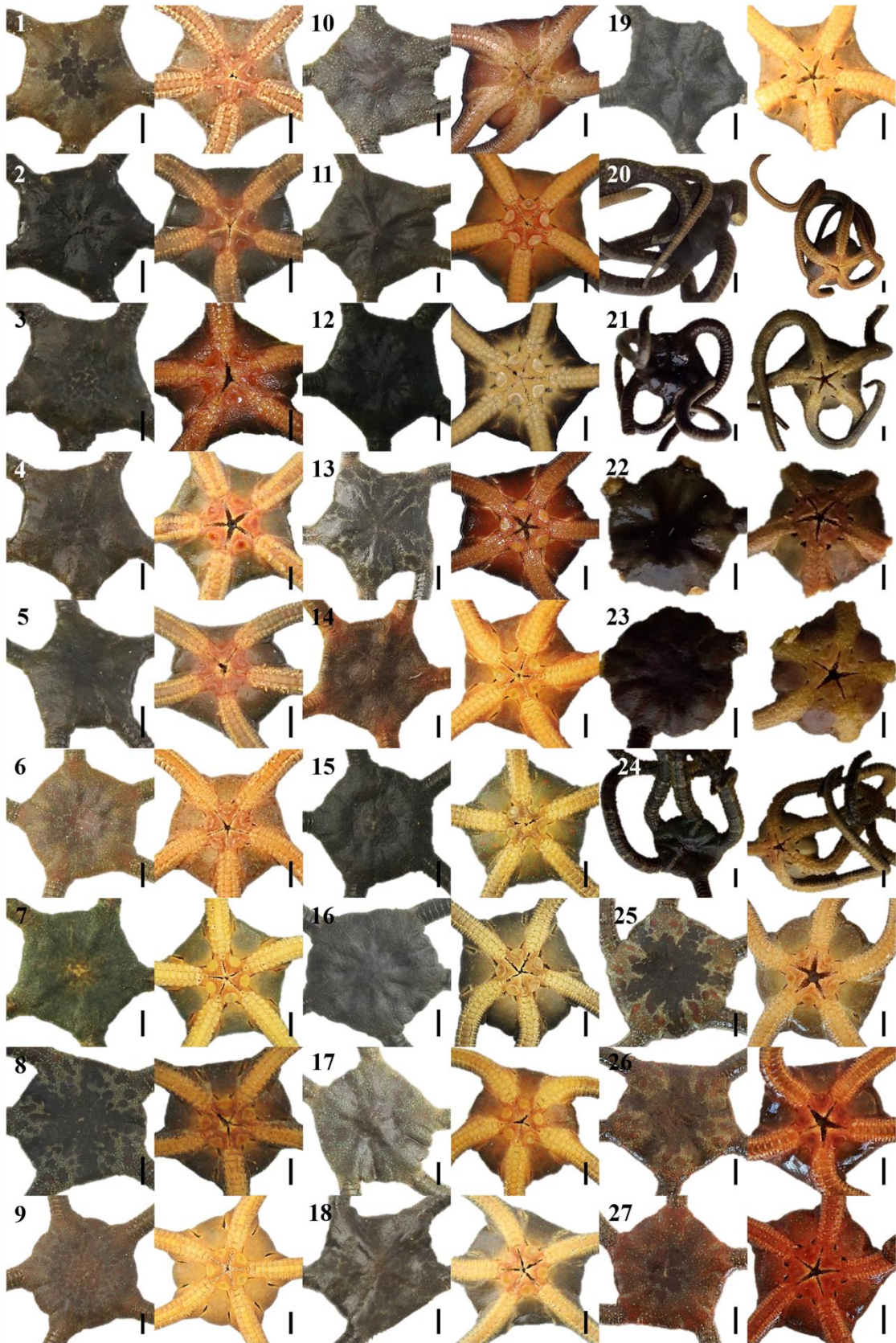


Figure S1 : Couleur de la face dorsale et ventrale du disque (spécimens 1-27) d'*O. longicaudum*.
Barre d'échelle = 5 mm.

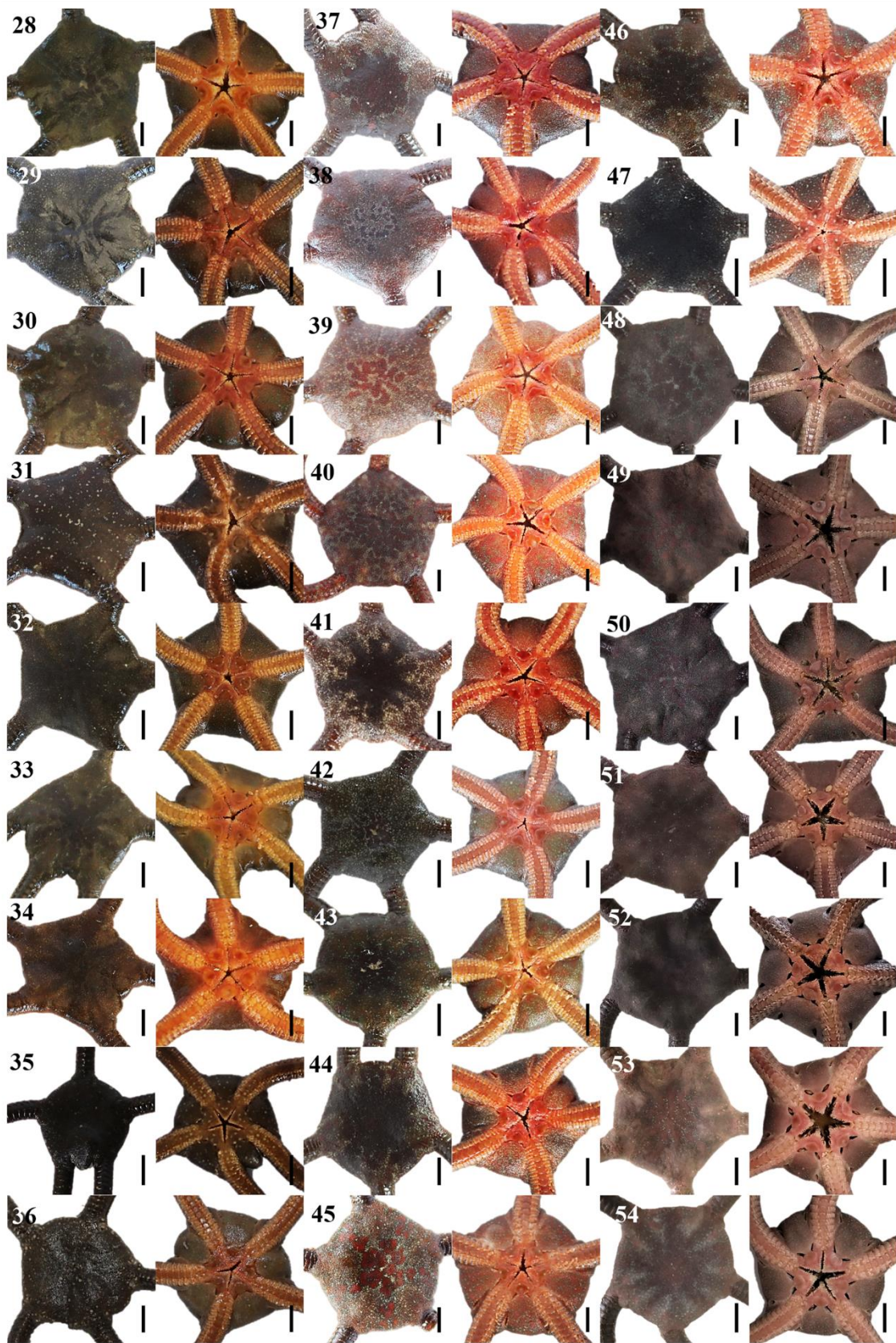


Figure S2 : Couleur de la face dorsale et ventrale du disque (spécimens 28-54) d'*O. longicaudum*. Barre d'échelle = 5 mm.

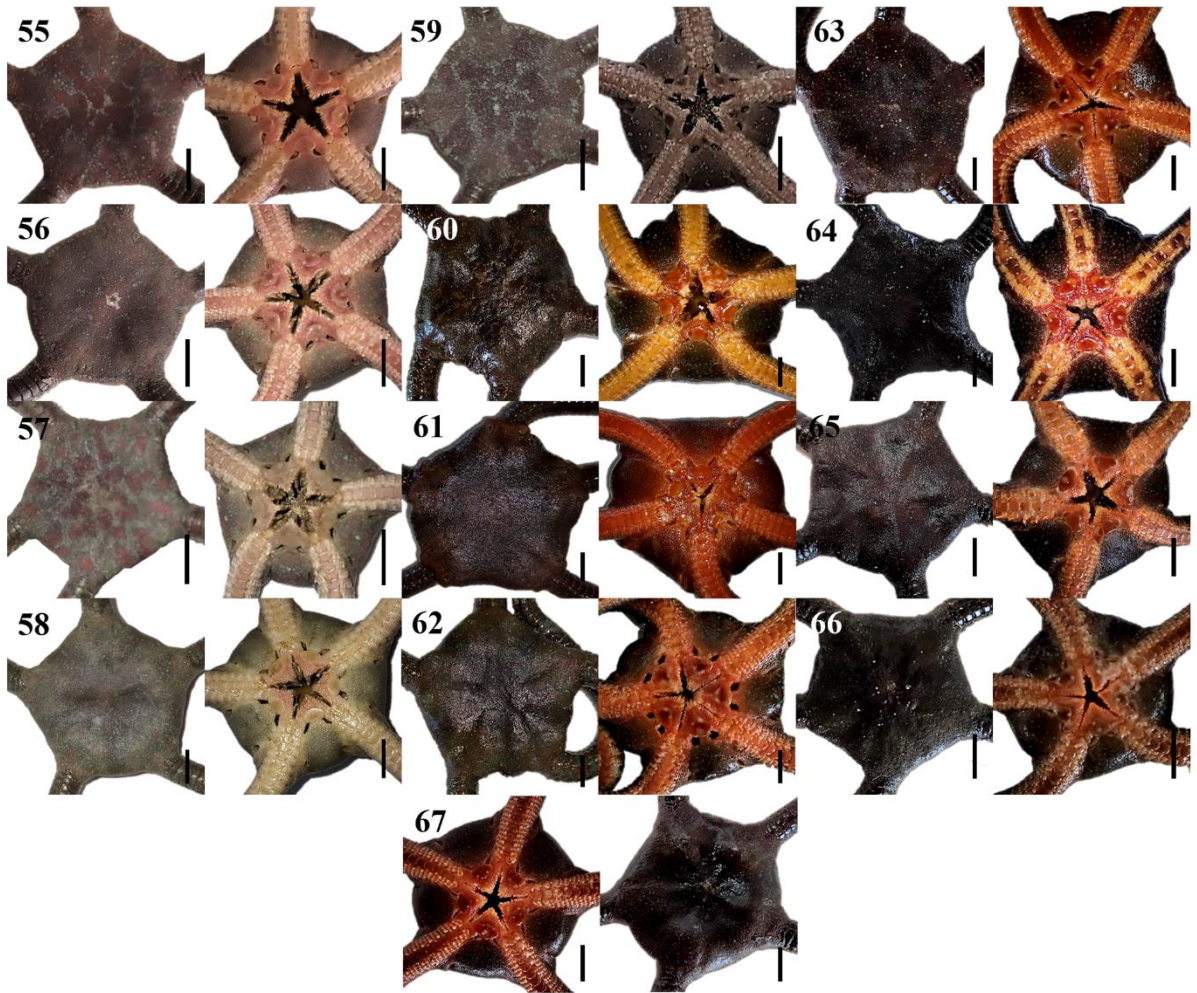


Figure S3 : Couleur de la face dorsale et ventrale du disque (spécimens 55-67) d'*O. longicaudum*. Barre d'échelle = 5 mm.

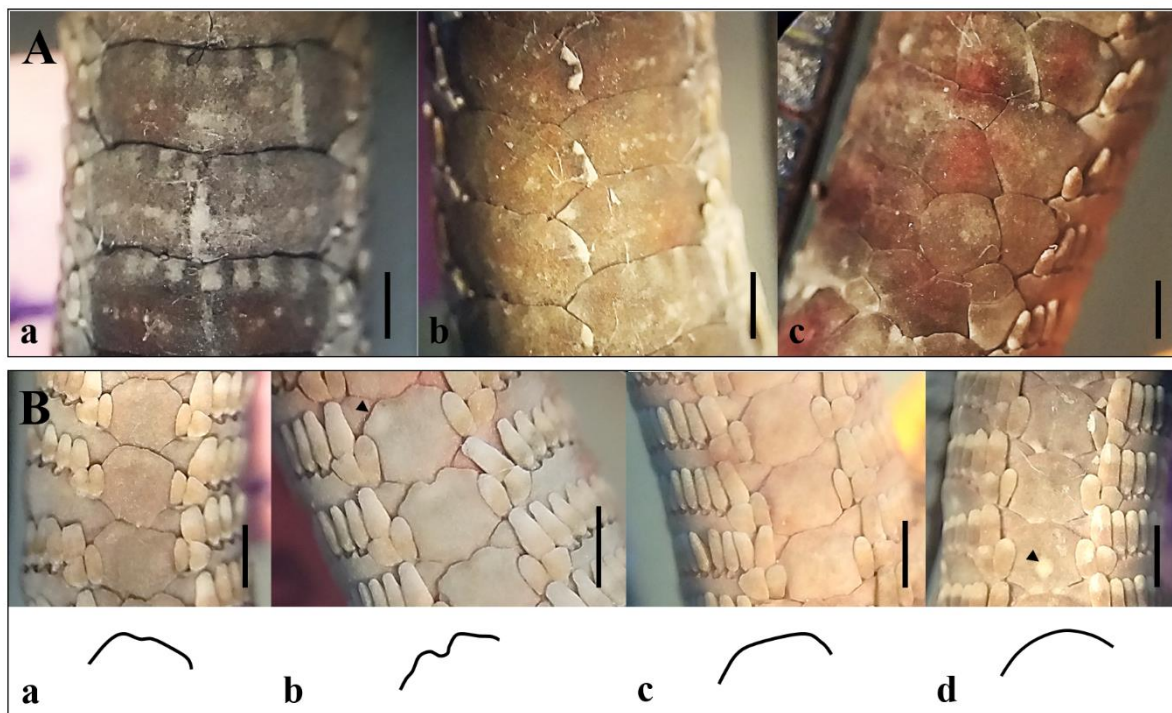


Figure S4 : A. Différents types de plaques dorsales de bras. Barre d'échelle = 1 mm. C. Différents types de plaques ventrales de bras. Barre d'échelle = 1,65 mm. Les flèches noires indiquent les taches blanches.

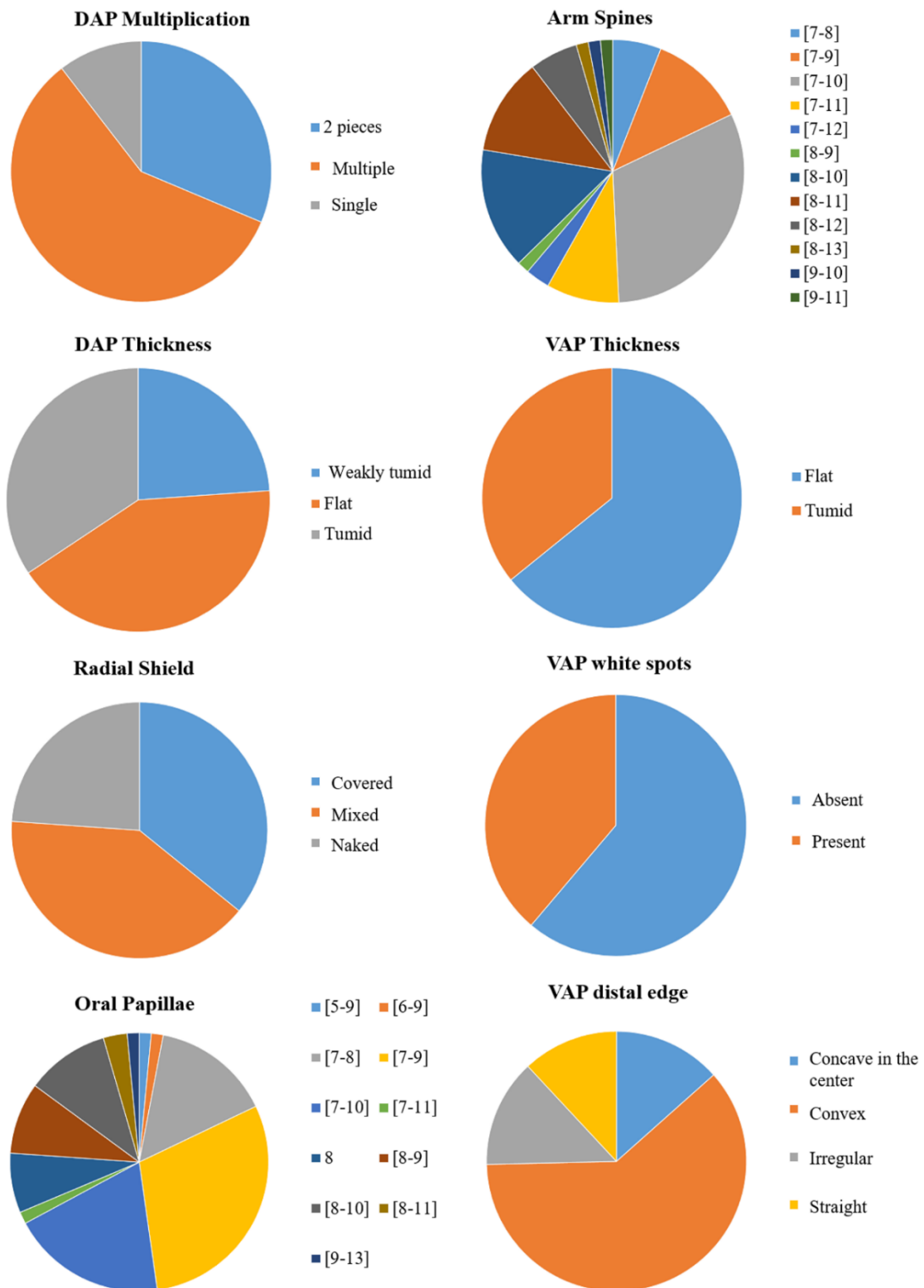


Figure S5 : Distribution de la multiplication et de l'épaisseur de la plaque dorsale (DAP), du type de bouclier radial (Radial shield), le nombre des papilles orales (oral papillae), d'épines de bras (arm spines), l'épaisseur des plaques ventrales de bras (VAP), la présence des taches blanche sur les VAP et le type de la limite distale des VAP chez la population d'*O. longicaudum*.

Fichier S1. Online Fisher exact test based on Table below

Internet site where the exact test was performed: <https://astatsa.com/FisherTest/>

Result : Fisher's Exact Test for Count Data

p-value = 0.5308

alternative hypothesis: two-sided

Conclusion: No significant differences in the distribution of haplotypes among reproductive types.

Table. Distribution of haplotypes among putative brooders and putative spawners (number of specimens in each cell)

	H1	H2	H8	H9	H14	H15	H16	H17	H18	H26	H27	H30	H32
Putative brooders	5	2	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0
Putative spawners	2	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1