

Étude du développement gonadique chez l'holothurie *Holothuria scabra* Jaeger, 1833

Mélanie Demeuldre^{1*} et Igor Eeckhaut¹

Résumé

Chez *Holothuria scabra*, seules les gonades des adultes ont été caractérisées histologiquement. Le présent travail s'est attaché à la description des gonades (histologie classique et microscopie électronique à balayage) chez les individus de petite taille afin de mieux comprendre l'ontogenèse de cet organe au début de la phase postmétamorphique des holothuries. Les trois mêmes couches tissulaires présentes chez l'adulte se retrouvent chez les juvéniles même de très petite taille. La seule différence entre les individus adultes et les juvéniles de longueur inférieure à 10 cm est l'impossibilité de distinguer, chez ces derniers, les cellules germinales dans la couche épithéliale interne qui se confondent probablement en structure avec les cellules somatiques. Chez les individus d'une longueur supérieure à 10 cm, des cellules germinales sont retrouvées dans les tubules longs (> 0,6 cm) mais pas dans les petits tubules (< 0,7 cm). Selon nos observations, les premières cellules germinales reconnaissables apparaissent 8 à 9 mois après la fécondation (développement larvaire compris) chez *H. scabra*.

Introduction

La gonade des holothuries adultes, en particulier celle d'*Holothuria scabra*, est située antérieurement du côté dorsal et attachée à la paroi par un mésentère au niveau de la zone interambulacraire CD (Hyman 1955). Les holothuries peuvent présenter une gonade de chaque côté du mésentère mais chez *H. scabra* et dans la famille des Holothuridae en général, elle n'apparaît que du côté gauche de l'animal. La gonade se poursuit par un gonoducte qui sort de la base de la gonade, longe le mésentère dorsal et aboutit à l'extérieur par l'intermédiaire du gonopore situé près de la bouche (Smiley 1994 ; Rasolofonirina et al. 2005). La structure des testicules et des ovaires présente de grandes similarités (Chia et Bickell 1983). Les tubules gonadiques sont composés de trois couches concentriques comprenant une lumière centrale où se retrouvent les cellules germinales (Atwood 1973). Selon les auteurs, la terminologie utilisée pour caractériser ces couches tissulaires peut changer, celle de Smiley et Cloney (1985) étant la plus récente : de l'extérieur vers l'intérieur du tubule, les tissus sont le tissu péritonéal externe, le compartiment du tissu conjonctif et le tissu épithélial interne.

Chez les holothuries adultes, le tissu péritonéal externe est composé de trois types cellulaires différents : des cellules péritonéales épithéliales, des cellules myoépithéliales et des neurones. Les cellules épithéliales sont majoritaires et ont pour rôle de prélever les nutriments présents dans le liquide coelomique (Smiley et Cloney 1985 ; Smiley 1988b ; Atwood 1973). Elles présentent un cil entouré d'une collerette de microvillosités (Atwood 1973). Les cellules myoépithéliales se répartissent en deux couches dans la plupart des cas : une circulaire plus externe et

une longitudinale interne (Smiley et al. 1991). Certaines espèces ne possèdent que la couche circulaire comme *Stichopus californicus* (Smiley et Cloney 1985). Le tissu conjonctif est séparé des épithéliales externe et interne par une lame basale. L'épithélium interne des tubules des ovaires comporte 3 types cellulaires : les cellules somatiques pariétales et folliculaires ainsi que les cellules de la lignée germinale. Les deux premiers types cellulaires sont identiques d'un point de vue morphologique : ce sont des cellules ciliées. La seule différence est que les cellules folliculaires entourent la cellule germinale et auraient une fonction endocrine (Kanatani 1979). Au niveau de l'épithélium interne du mâle, il n'y a pas de distinction entre les deux types cellulaires formant la paroi et Atwood (1973) utilise le terme « cellules épithéliales ». Les oocytes ont une taille allant de 100 micromètres jusqu'à 5 millimètres (Hansen 1968) et ils remplissent tout le tubule ne laissant que peu d'espace libre lorsque l'individu est prêt à pondre (Smiley 1988b). Les spermatozoïdes ont un corps de 3 μm et un flagelle de 40 μm de longueur (Atwood 1973).

Concernant les gonades des holothuries, seules celles des adultes ont été caractérisées histologiquement. Chez les individus de petite taille par contre, l'anatomie des gonades n'a pas encore été détaillée. Le présent travail s'est donc attaché à la description des gonades chez les individus de petite taille afin de mieux comprendre l'ontogenèse de cet organe au début de la phase postmétamorphique des holothuries. Le choix de l'espèce s'est porté sur *H. scabra* car des individus juvéniles de taille allant de 3 à 15 cm et d'âge connu étaient facilement disponibles dans la ferme d'élevage de la compagnie « Madagascar Holothurie » afin de réaliser l'échantillonnage nécessaire.

¹ Laboratoire de Biologie des Organismes Marins et Biomimétisme (Laboratory of the Biology of Marine Organisms and Biomimetics), University of Mons, Mons, Belgique.

* Courriel : melanie.demeuldre@gmail.com

Matériel et méthodes

Collecte et conservation des échantillons

Les *Holothuria scabra* Jaeger, 1833 proviennent de la production de « Madagascar Holothurie ». Les individus d'une longueur de 3 à 9 cm proviennent de la ferme de grossissement d'holothuries basée à Belaza (au Sud de Tuléar) tandis que les individus de plus grande taille proviennent des enclos en milieu naturel au village de Sarodrano.

Les animaux vivants ont été transférés dans les aquariums de l'Institut Halieutique et des Sciences Marines (IHSM) de Tuléar jusqu'à leur utilisation. Les gonades de 43 individus allant de 3 à 13 cm ont été prélevées et ont été fixées pour partie au liquide de Bouin, pour partie dans une solution de glutaraldéhyde 3 % pendant, au minimum, 4 heures. Elles furent premièrement observées au microscope Axioscope A1 (Zein) ou à l'aide d'une binoculaire (selon la grandeur de la gonade) et photographiées, avant tout autre traitement.

Microscopie électronique à balayage (MEB)

Les gonades entières des holothuries de 3 à 7 cm de long et des fractions de gonades d'holothuries de 10 à 13 cm de long ont été préparées afin d'être observées au microscope électronique à balayage.

Échantillons dans le liquide de Bouin

Les échantillons placés dans le liquide de Bouin ont été stockés dans l'éthanol 70 %. Après avoir été déshydratés dans des bains d'alcool de degrés croissants (éthanol 70, 90 et 100 %), ceux-ci ont été séchés à l'aide de la bombe à point critique (Polaron). Ils ont ensuite été placés sur des supports en aluminium afin d'être métallisés durant 5 minutes à l'aide du métalliseur JEOL JFC-1100E. Après ces différentes étapes, les échantillons ont été observés au microscope électronique à balayage JEOL JSM-6100.

Échantillons dans le glutaraldéhyde

Les échantillons placés dans le glutaraldéhyde ont été rincés 3 fois 10 minutes dans une solution de rinçage de cacodylate de sodium 0,2 M. Après cela, ils ont été post-fixés durant 1 heure dans une solution de 1 % de tétroxyde d'osmium. Après 3 rinçages, les échantillons ont été déshydratés

dans une suite de bains d'éthanol de degrés croissants (éthanol 25, 50, 70, 90 et 100 %). Les étapes de séchage et de métallisation ont été identiques à celles réalisées pour les échantillons placés dans le liquide de Bouin.

Réalisation de coupes semi-fines

Les échantillons placés dans le glutaraldéhyde ont été rincés, post-fixés et déshydratés comme pour la microscopie électronique à balayage puis enrobés dans de la résine SPUUR. Ceux-ci ont été placés dans l'étuve pendant 24 heures à 70 °C. Des coupes semi-fines de 1 µm d'épaisseur ont alors été réalisées à partir des blocs obtenus au moyen d'un microtome Reichert Austria U2 à couteau de verre. Ces coupes ont été colorées à chaud par un mélange équimoléculaire de bleu de méthylène 1 % et d'Azur II 1 % durant 30 secondes puis observées à l'aide du microscope Axioscope A1 (Zein).

Résultats

La gonade, qu'elle soit mâle ou femelle, présente une base d'où arrivent des tubules gonadiques et d'où part

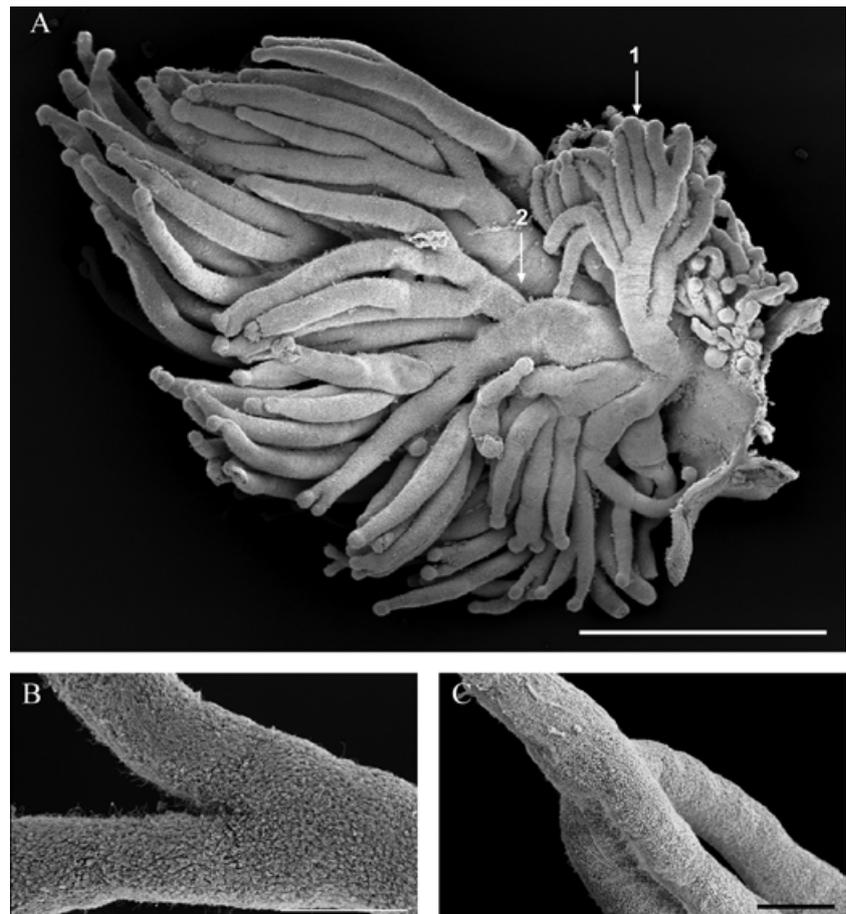


Figure 1. Photos en microscopie électronique à balayage (MEB) de gonades d'*Holothuria scabra*. Planche relative à la dichotomisation des tubules gonadiques.

- Photo d'une portion de la gonade d'un individu de 11 cm de long montrant les deux types de dichotomisations possibles : la dichotomisation symétrique (2) et asymétrique (1) (échelle : 1 mm) ;
- Exemple d'un tubule gonadique présentant une dichotomie (échelle : 100 µm) ;
- Exemple d'un tubule gonadique présentant une trichotomie (échelle : 100 µm).

le gonoducte qui longe la partie antérieure du tube digestif auquel il est rattaché par un mésentère. Chaque tubule gonadique est formé d'une branche primaire et de plusieurs branches dérivées de divers ordres et nommées branches secondaires, tertiaires, etc... jusqu'à l'apex du tubule gonadique. Les branches dérivées proviennent de dichotomisations, une branche x se dichotomisant en 2 branches y. Les dichotomisations sont dites d'ordre

primaire, secondaire et tertiaire si elles donnent naissance à des branches secondaires, tertiaires et quaternaires, respectivement. La branche située en amont de l'apex gonadique porte également le nom de branche terminale. Les tubules gonadiques peuvent présenter deux types de dichotomisation (figures 1 et 2). La dichotomisation symétrique (figures 1 et 2 A, B) consiste en la division d'une branche mère en deux branches filles, ces deux branches

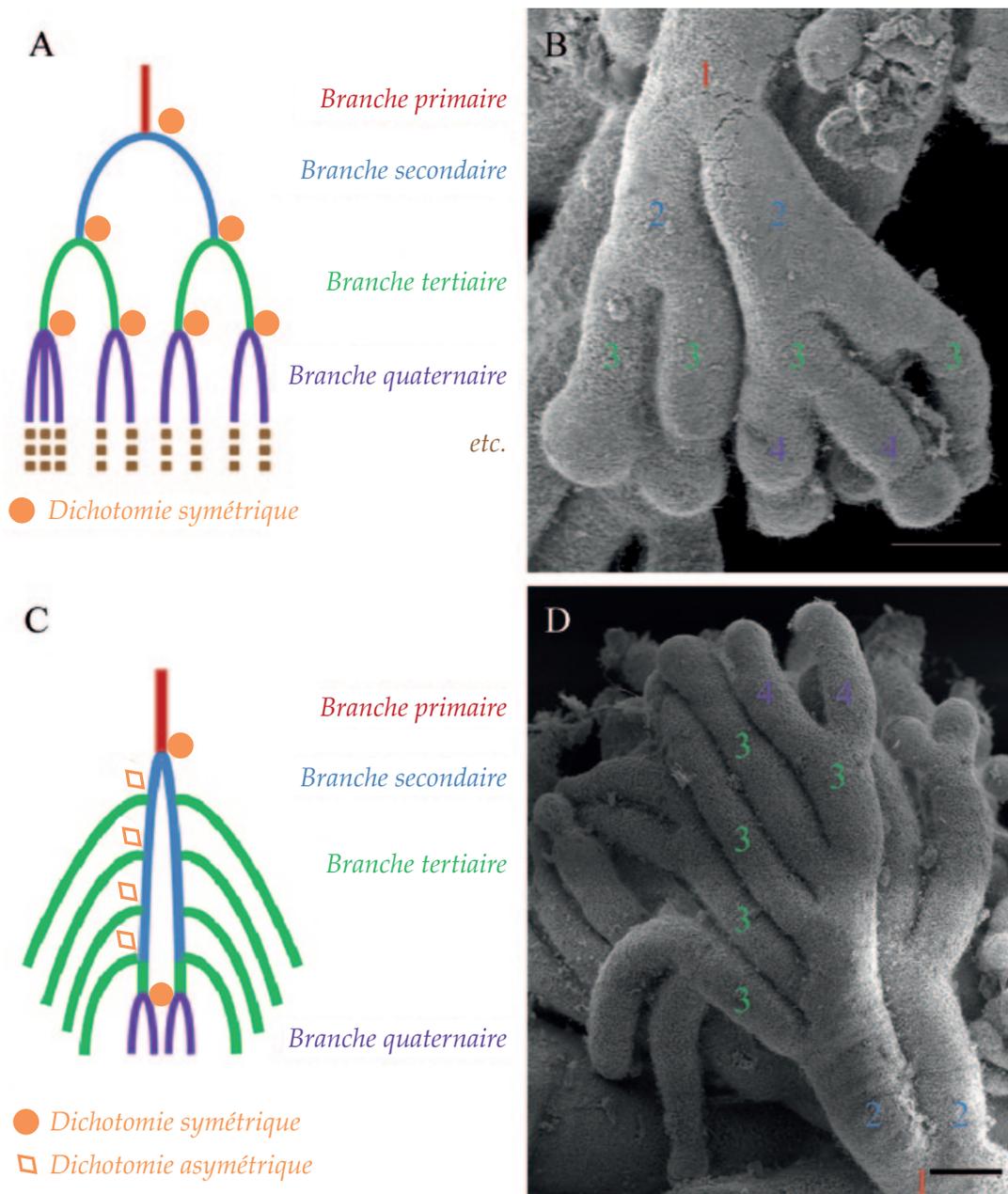


Figure 2. Planche représentant les deux types de dichotomies rencontrées pour les tubules gonadiques.

1 : Branche primaire ; 2 : Branche secondaire ; 3 : Branche tertiaire ; 4 : Branche quaternaire.

- A. Schéma représentant une dichotomie symétrique ;
- B. Photo représentant une dichotomie symétrique (échelle : 200 μ m) ;
- C. Schéma représentant une dichotomie asymétrique (représentée par ◊) – la première et la dernière dichotomie (représentées par ●) sont des dichotomies symétriques ;
- D. Photo représentant une dichotomie asymétrique – la première et la dernière dichotomie sont symétriques (échelle : 200 μ m).

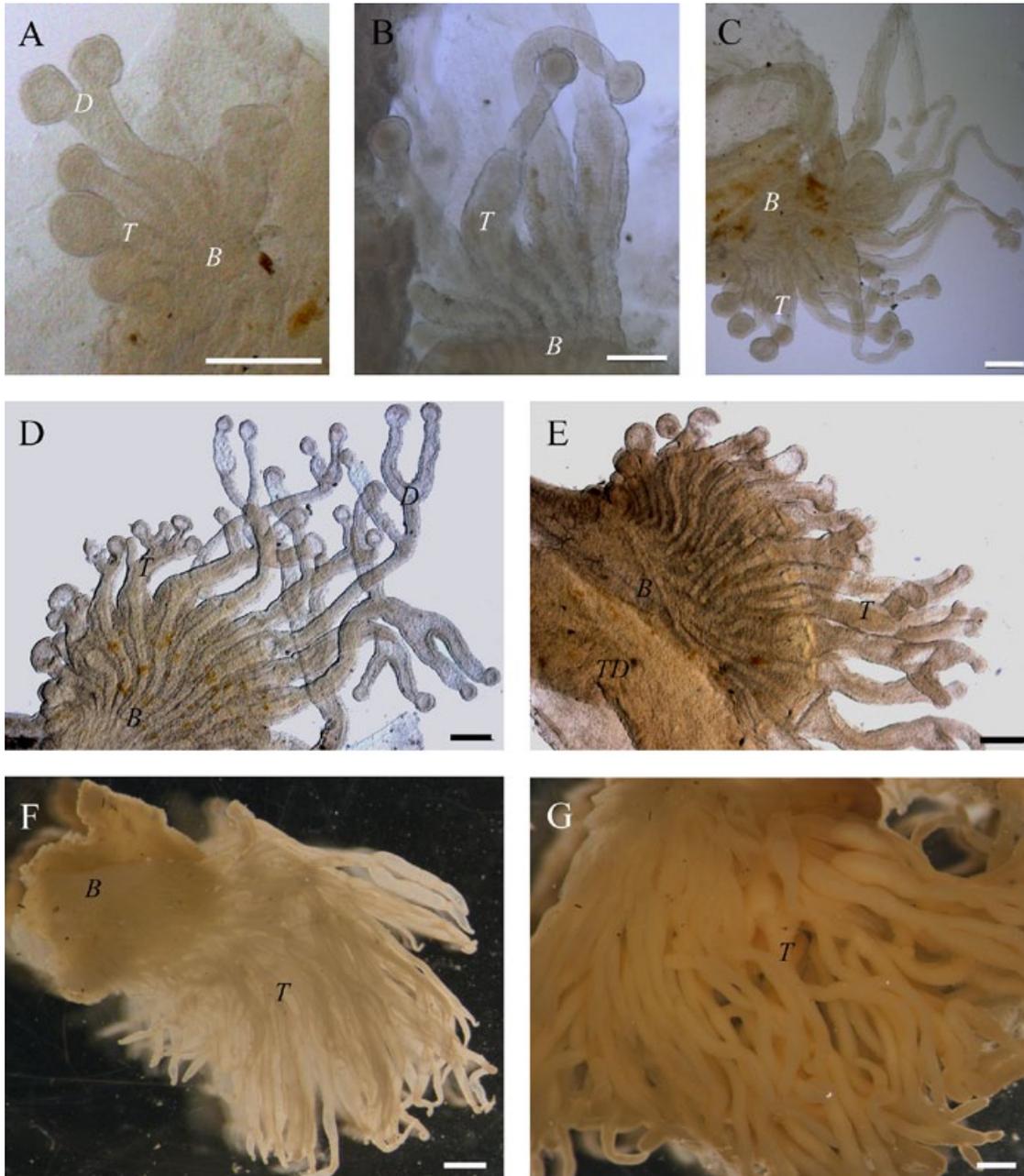


Figure 3. Planche représentant des gonades d'individus de l'espèce *Holothuria scabra* de différentes longueurs allant de 3 cm pour la photo A jusque 12 cm pour la photo F.

B : base de la gonade ; **D :** dichotomisation ; **T :** tubule gonadique.

Photos prises au microscope optique de la gonade d'un individu de A: 3,3 cm de longueur ; B : 4 cm de longueur ; C : 5,5 cm de longueur ; D : 7 cm de longueur ; E : 8,8 cm de longueur ; F : 12 cm de longueur ; et G : 10,3 cm de longueur.

Échelles : 200 μ m (A à E) et 0,3 cm (F et G).

filles ayant un diamètre identique. Une dichotomisation asymétrique (figures 1 et 2 C, D) est une dichotomisation où une branche mère donne naissance à deux branches filles de diamètre différent, une des branches filles ayant un diamètre quasi similaire à la branche mère. Dans certains cas rares, les tubules présentent des trichotomies à la place de dichotomies (figure 1 C).

La gonade des individus de 3 cm de long (figure 3 A) comporte moins de 5 tubules gonadiques. Certains de ces tubules gonadiques sont dichotomisés mais ils ne seront formés que de tubules primaires et secondaires. La

figure 3 A montre la gonade dont un tubule gonadique (le plus long) présente une dichotomie symétrique. La branche primaire de ce tubule gonadique a un diamètre de 60 μ m et une longueur d'environ 250 μ m alors que la branche secondaire de 5 μ m de long aboutit à un apex tubulaire qui ressemble à une sphère dont le diamètre est de 100 μ m. La gonade des individus de 4 cm de long (figure 3 B) présente de 5 à 10 tubules gonadiques, 7 peuvent être dénombrés sur l'individu représenté sur la figure 3 B. La majorité des tubules gonadiques sont non dichotomisés mais lorsqu'ils le sont, la dichotomie ne donne naissance qu'à des branches secondaires. Le tubule le plus long

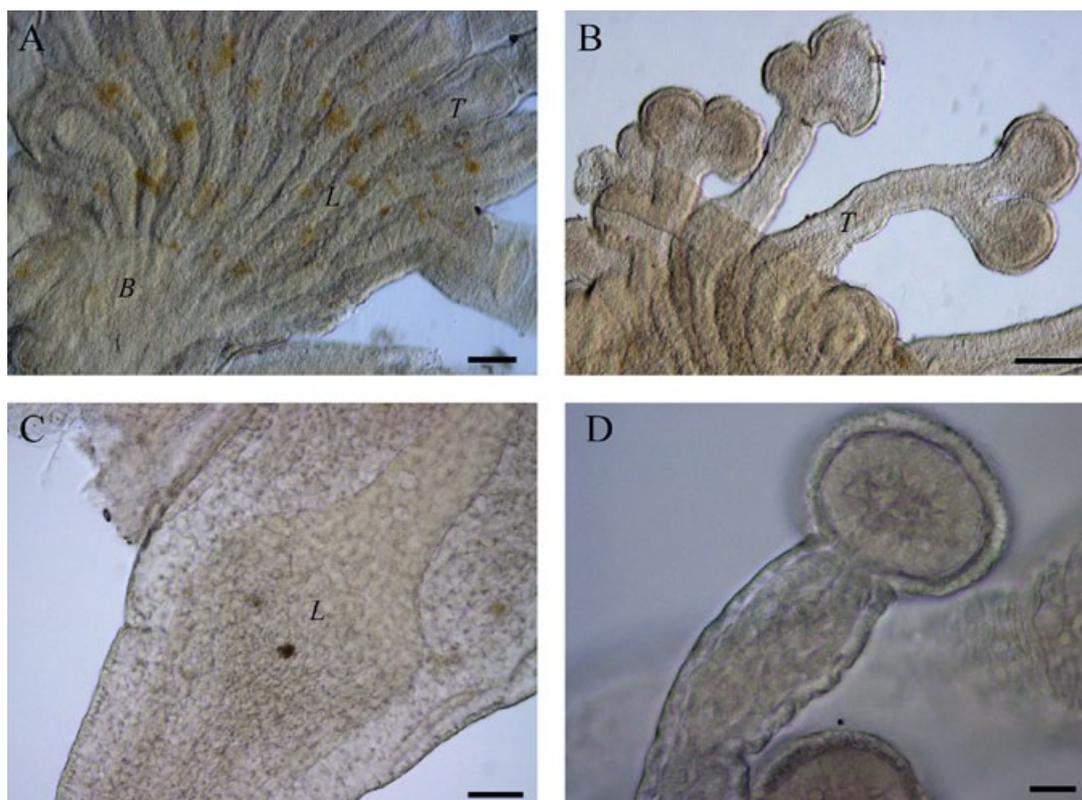


Figure 4. Détails de gonades d'holothuries *Holothuria scabra*.

B : base de la gonade ; **L** : lumière du tubule gonadique ; **T** : tubule gonadique.

- A. Base de la gonade d'un individu de 7 cm de long (échelle : 100 μm) ;
 B. Tubules de petites tailles présentant déjà une dichotomie (individu de 7 cm de long) (échelle : 100 μm) ;
 C. Base d'un tubule gonadique d'un individu de 7 cm de long (échelle : 50 μm) ;
 D. Apex tubulaire d'une gonade d'un individu de 4 cm de long (échelle : 20 μm).

mesuré est de 900 μm tandis que le plus court mesure 100 μm . Le diamètre est de 70 μm . Chaque tubule se termine par un apex tubulaire de 100 μm de diamètre.

La gonade des individus de 5 à 9 cm de long (figures 3 C à 3 E) présente de 10 à 20 tubules gonadiques. L'individu représenté sur la figure 3 C mesure 5,5 cm de long et possède environ 17 tubules gonadiques. Le tubule ayant la longueur la plus grande mesure 1,6 mm. Plusieurs tubules présentent une dichotomisation primaire. La branche primaire forme 90 % de la longueur totale du tubule gonadique. La branche terminale, dont le diamètre est de 70 μm , est courte et directement suivie de l'apex tubulaire (diamètre de 100 μm).

Les gonades représentées sur les figures 3 D et 3 E proviennent d'individus de 7 à 9 cm de long. Le nombre de tubules gonadiques reliés à la base de la gonade est de l'ordre de 15. La longueur des branches primaires (45 %) est supérieure à celle des branches secondaires (11 à 34 %) et tertiaires (30 %). L'apex tubulaire mesure toujours environ 100 μm de diamètre tandis que celui du tubule est de 70 μm . Les individus de 7 cm ont, à cette longueur, une gonade où les tubules augmentent de longueur d'un côté de la gonade vers l'autre.

La gonade des individus de 9 à 12 cm de long (figure 3 F) comporte de 20 à 60 tubules gonadiques ayant un

diamètre de 1,2 mm. La gonade de l'individu, illustrée sur la figure 3 F, mesure 9,5 cm de long et possède 29 tubules gonadiques dont le diamètre vaut 2 mm. Une plus grande proportion de tubules présentant des branches tertiaires est observée (52 %). Le diamètre d'un tubule est de 150 μm à l'extrémité de celui-ci. La gonade d'un individu disséqué de 10,3 cm de long (figure 3 G) est composée de 55 tubules dont certains ont des branches quaternaires. La plus grande proportion des tubules (42 %) présentent des branches tertiaires.

La figure 4 permet d'observer certains détails de la gonade. La photo A se focalise sur la base de la gonade. La lumière de chaque tubule aboutit à une zone commune se dirigeant vers le gonoducte. La photo B montre la dichotomisation de tubules de petite longueur : même un tubule de 250 μm peut présenter une dichotomisation. Grâce à la photo C, la lumière du tubule à sa base peut être observée. Elle présente un léger renflement. La photo D est, quant à elle, une photo de l'extrémité d'un tubule. L'apex tubulaire est visible. Celui-ci a un diamètre d'environ 100 μm .

En résumé, lorsque la gonade se développe, le nombre et la longueur des tubules augmentent mais également leur diamètre. L'apex tubulaire conserve son diamètre même dans les gonades d'individus plus grands. Des dichotomisations d'ordre primaire se retrouvent chez les

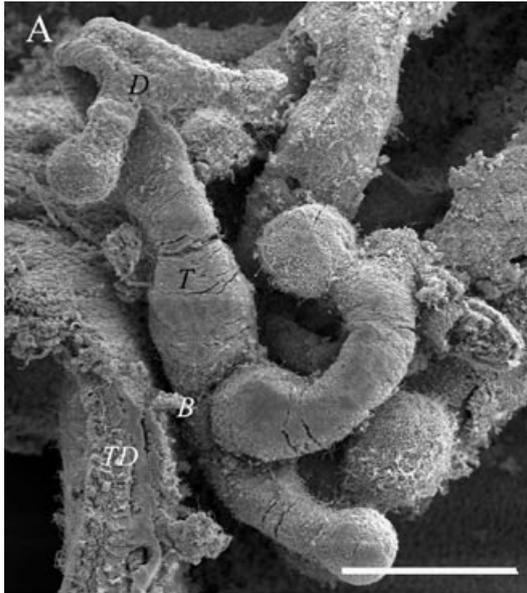
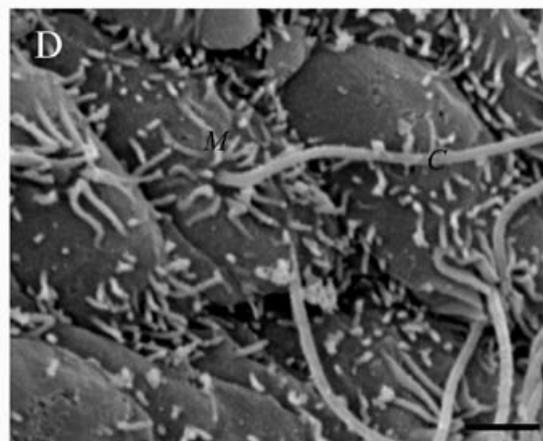
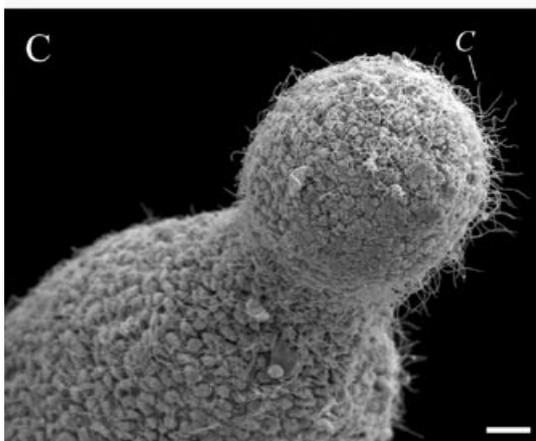
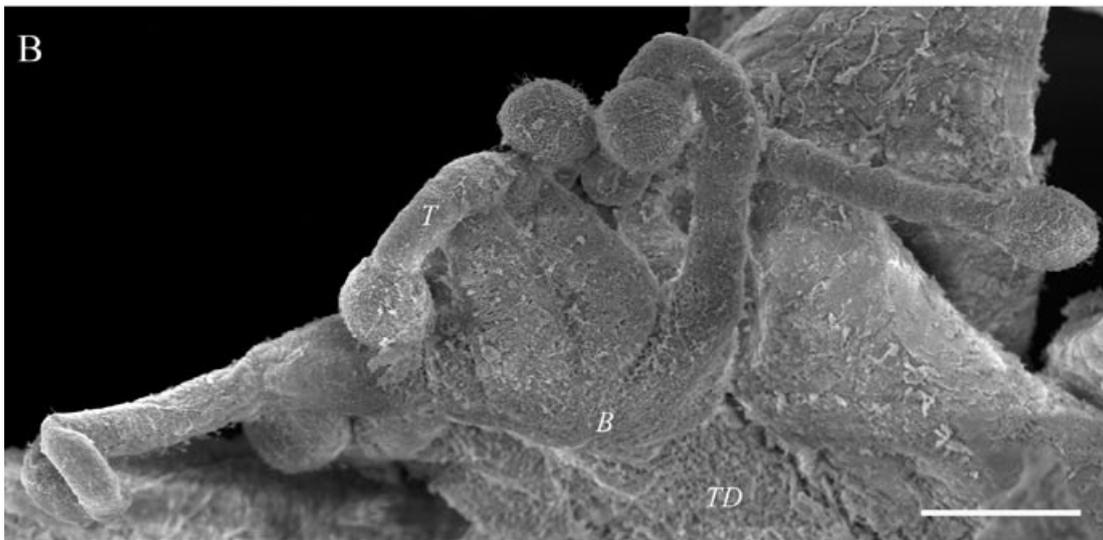


Figure 5. Photos en microscopie électronique à balayage de gonades de juvéniles d'*Holothuria scabra*.

D : dichotomisation ; T : tubule gonadique ; TD : tube digestif ; C : cils ; M : microvillosité.

- A. Gonade d'un individu de 3,3 cm de long (échelle : 100 μ m) ;
- B. Gonade d'un individu de 3,2 cm de long (échelle : 100 μ m) ;
- C. Détail de l'extrémité d'un apex tubulaire (échelle : 10 μ m) ;
- D. Cellule composant le tissu péritonéal externe : cellule épithéliale (échelle : 1 μ m).



juvéniles à partir de 3 cm de long. La croissance des tubules ne se fait pas uniquement par l'extrémité de ceux-ci : les branches primaires et secondaires des individus plus grands sont plus longues que celles retrouvées chez des individus plus petits.

Les gonades ont également été observées au microscope électronique à balayage. La figure 5 A illustre une gonade

d'un individu de 3 cm de long. Les tubules gonadiques (dont un est dichotomisé) convergent vers la base rattachée au mésentère du tube digestif. L'apex tubulaire a un diamètre de 60 μ m. Une autre gonade d'un individu de 3 cm de long est illustrée sur la figure 5 B. Elle est composée de 7 tubules gonadiques. Chaque tubule se termine par un apex tubulaire de 60 μ m de diamètre environ (figure 5 C). La surface des gonades est uniformément ciliée. Le cil

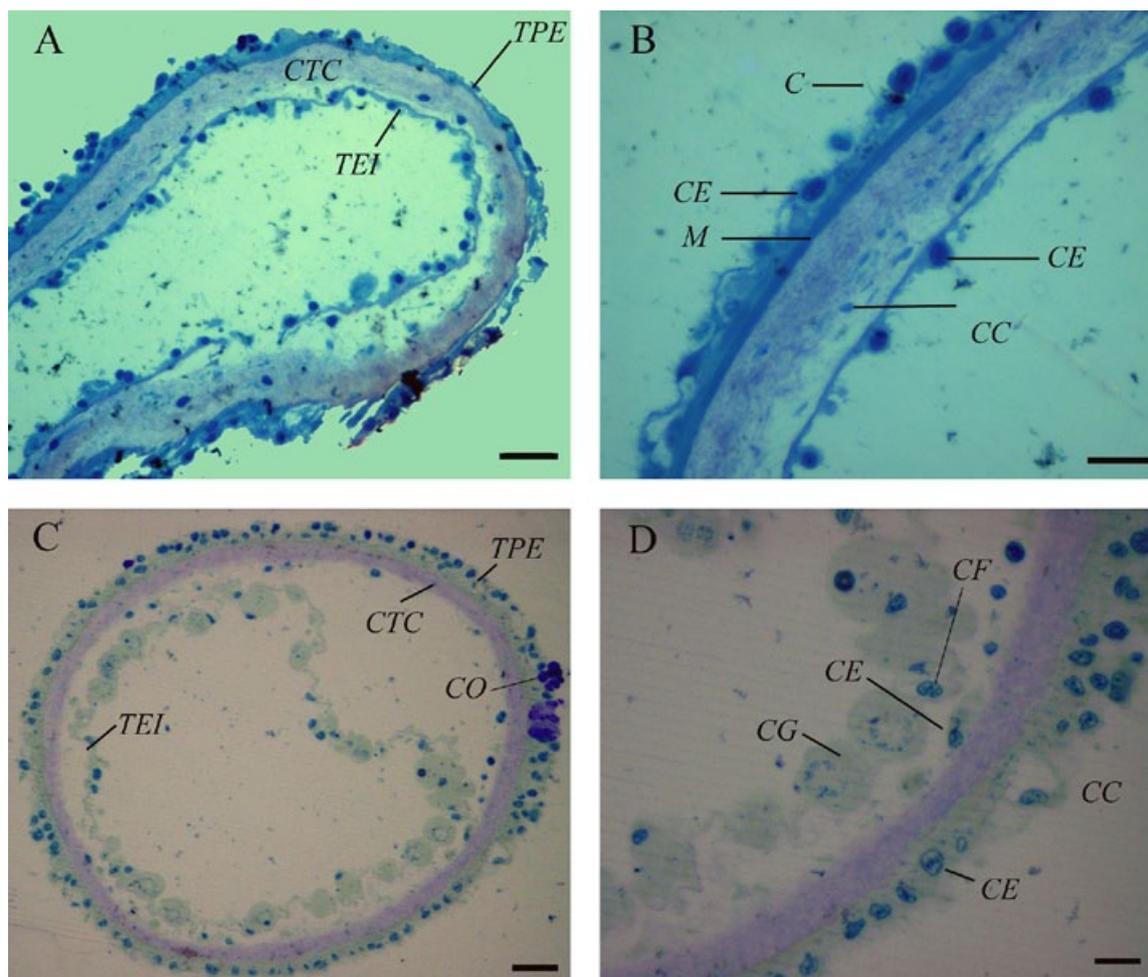


Figure 6. Coupes semi-fines dans une gonade d'un individu de 10 cm de long.

TPE : tissu péritonéal externe ; CTC : compartiment du tissu conjonctif ; TEI : tissu épithélial interne ;
 CE : cellule épithéliale ; C : cils ; M : muscle ; CC : cellule conjonctive ; CG : cellule germinale ;
 CO : coelomocytes ; CF : cellule folliculaire.

- A. Vue générale d'une section circulaire dans un tubule gonadique de petite taille (échelle : 20 μm) ;
 B. Détail de la paroi du tubule gonadique de petite taille (échelle 10 μm) ;
 C. Vue générale d'une section circulaire dans un tubule gonadique de grande taille (échelle : 10 μm) ;
 D. Détail de la paroi du tubule gonadique de grande taille (échelle : 5 μm).

mesure 11 μm de long et est entouré d'une collerette de microvillosités de 0,1 μm de long. Chaque cil est séparé de l'autre de 2,2 μm (figure 5 D).

Les coupes semi-fines ont permis de comparer des tubules de petite taille (longueur < 0,6 cm ; figures 6 A, B ; et figure 7) avec ceux de grande taille (longueur > 0,7 cm ; figures 6 C, D ; et figure 8) chez un même individu. Cela a également permis d'étudier l'histologie des tubules de gonades d'individus de petite taille (longueur inférieure à 10 cm). La différence majeure est la présence de cellules germinales (ici ovocytes) dans les tubules de grande taille mais pas chez les petits tubules ainsi que dans les tubules de petites gonades. Dans le tissu péritonéal externe, les cellules épithéliales ciliées sont largement majoritaires et forment donc le type cellulaire le plus commun. Ces cellules mesurent 15 μm de large pour 2,5 μm d'épaisseur dans sa partie la plus fine. Elles présentent un cil et une collerette de microvillosités. Le noyau est à la base de la cellule. Quelques cellules de type « coelomocyte » peuvent être observées (figures 6 B et 6 D). Ils sont

généralement au nombre de 1 ou 2 pour l'ensemble du tissu péritonéal externe. Leur cytoplasme est rempli de vésicules de 2,35 μm de diamètre. Une couche musculaire circulaire est également présente (figure 6 B). Les nerfs n'ont pas été aperçus du fait de la résolution insuffisante. Une lame basale sépare l'épithélium externe du conjonctif. Dans le compartiment du tissu conjonctif se retrouvent quelques cellules conjonctives (figures 6 B et 6 D) et la matrice fibreuse. La couche la plus interne (tissu épithélial interne) délimitée également par une lame basale est celle qui diffère selon la taille des tubules étudiés. Chez les tubules gonadiques de petite taille et les tubules de gonades d'individus de petite taille (longueur inférieure à 10 cm) (figure 6 B), un seul type cellulaire est identifiable : les cellules épithéliales internes tandis que pour les tubules gonadiques de plus grandes tailles, des cellules germinales (ici des ovocytes) et leurs cellules folliculaires sont également présentes (figure 6 D). Les cellules épithéliales, dans les deux cas sont des cellules aplaties de 15 μm de large pour 0,5 μm d'épaisseur. À cette résolution, seules des microvillosités apicales ont

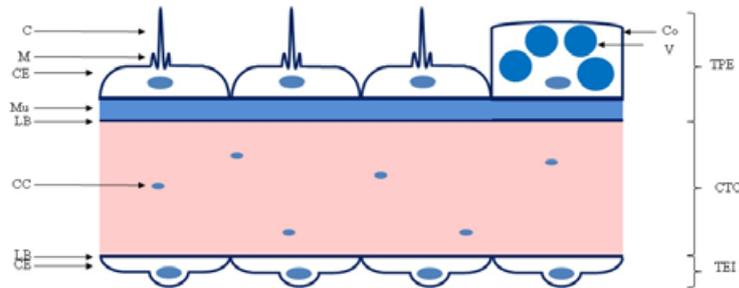


Figure 7. Schéma représentant la paroi d'un tubule de petite taille (< 0,6 cm de long).

TPE : tissu péritonéal externe ; CTC : compartiment du tissu conjonctif ; TEI : tissu épithélial interne ; C : cils ; M : microvillosités ; CE : cellules épithéliales ; Mu : muscle ; LB : lame basale ; CC : cellules conjonctives.

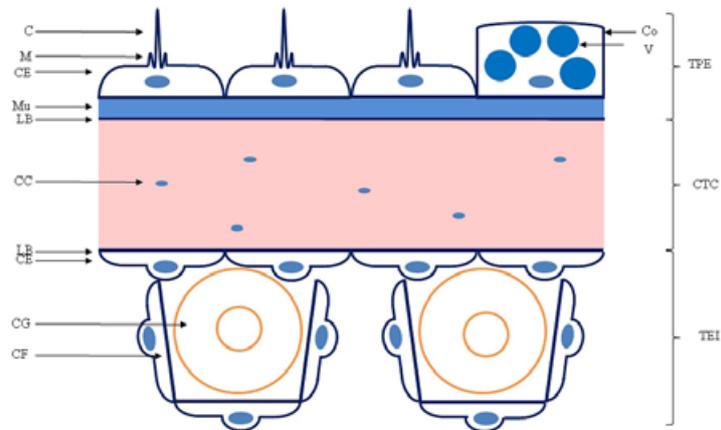


Figure 8. Schéma représentant la paroi d'un tubule de grande taille (> 0,7 cm de long).

TPE : tissu péritonéal externe ; CTC : compartiment du tissu conjonctif ; TEI : tissu épithélial interne ; C : cils ; M : microvillosités ; CE : cellules épithéliales ; Mu : muscle ; LB : lame basale ; CC : cellules conjonctives ; CG : cellules germinales ; CF : cellules folliculaires.

été observées. Les cellules folliculaires sont de même structure et peuvent toucher les cellules épithéliales. Elles recouvrent entièrement ou partiellement les ovocytes.

Discussion et conclusion

Le développement annuel des gonades d'holothuries adultes a été décrit par Smiley (1988a) pour qui il existerait un recrutement annuel des tubules. Selon ce modèle, les tubules gonadiques sont regroupés en trois cohortes différentes : les tubules primaires (les plus petits et plus antérieurs des tubules) ; les tubules secondaires (intermédiaires en position et en taille) et les tubules féconds (les plus postérieurs). Au sein d'une même cohorte, le développement est synchrone. Si lors de l'année N, les tubules sont au stade de tubules primaires, à l'année N+1, ces tubules deviendront des tubules secondaires puis l'année suivante ce seront des tubules féconds. Lorsque les tubules sont vides après la ponte, ceux-ci régressent. Le modèle de Smiley suppose que les tubules d'une même cohorte soient au même stade et que seuls les tubules féconds régressent après la ponte. Depuis la première publication de ce modèle par Smiley, plusieurs exceptions ont été découvertes et son applicabilité semble limitée. Ce serait le cas pour l'holothurie *H. scabra* (Sewell 1997). La gonade d'*H. scabra* n'est pas divisée en plusieurs cohortes de tubules. À l'exception des plus petits tubules

toujours immatures, tous les tubules formant la gonade d'un individu sont au même stade de développement. Par contre, au sein d'une population, les individus ne sont pas tous au même stade (Ramofafia et Byrne 2002). Pour Ramofafia et Byrne (2002), la croissance annuelle d'une gonade se caractérisait par une croissance des tubules (en taille et en nombre) mais aussi par une augmentation du nombre de ramifications. Ceci augmente le volume total de la gonade et donc la fécondité. Les grands tubules peuvent être jusqu'à 2 ou 3 fois dichotomisés alors que les plus petits ne le sont pas du tout (Rasolofonirana et al. 2005).

La structure des tubules gonadiques des holothuries adultes est connue pour différentes espèces grâce aux travaux de Davis (1971), Atwood (1973) ainsi que Smiley et Cloney (1985). Les résultats de ces différentes études démontrent la présence de trois couches concentriques délimitant une lumière centrale où se retrouvent les cellules germinales : la couche péritonéale externe, un compartiment du tissu conjonctif et la couche épithéliale interne comportant les cellules germinales. Chez les juvéniles, par contre, l'anatomie des gonades n'était encore que très peu connue. Les trois mêmes couches tissulaires présentes chez l'adulte se retrouvent chez les juvéniles même de très petite taille et leurs structures histologiques semblent également identiques. La seule différence

entre les individus adultes et les juvéniles de longueur inférieure à 10 cm est l'impossibilité de distinguer, chez ces derniers, les cellules germinales dans la couche épithéliale interne qui se confondent probablement en structure avec les cellules somatiques. Chez les individus d'une longueur supérieure à 10 cm, des cellules germinales sont retrouvées dans les tubules longs (> 0,6 cm) mais pas dans les petits tubules (< 0,7 cm). Il semblerait donc qu'il existe au minimum 2 groupes de tubules au sein d'une même gonade : des tubules immatures et des tubules matures. Ces résultats confirment l'hypothèse de Ramofafia et Byrne (2002) selon laquelle tous les tubules gonadiques sont au même stade de développement à l'exception de petits tubules qui restent immatures durant l'année d'observation et deviendront certainement matures par la suite. Selon nos observations, les premières cellules germinales reconnaissables apparaissent 8 à 9 mois après la fécondation (développement larvaire compris) chez *H. scabra*. Les cellules de la paroi péritonéale externe ont une morphologie fortement similaire à des cellules de type choanocytaire que l'on peut retrouver dans la paroi du gonoducte d'holothuries. Ces cellules ont une collerette de microvillosités entourant un cil. Cette similarité morphologique peut refléter une similarité de fonction car, tant les choanocytes que les cellules de la paroi péritonéale externe, ont pour rôle de prélever des nutriments dans le milieu dans lequel elles baignent.

Au cours de leur ontogenèse, les juvéniles développent donc leurs gonades jusqu'à devenir des individus matures capables de se reproduire. Pour cela, les gonades augmentent en taille. La dichotomie, le nombre de tubules, la longueur et le diamètre de ceux-ci s'accroissent. Au final, le volume total de la gonade augmente et, par conséquent, son potentiel reproducteur aussi (Ramofafia et Byrne 2002). Le développement des gonades est essentiel pour assurer le succès reproductif des holothuries. Deux catégories de dichotomies ont été observées au niveau des tubules gonadiques : la dichotomisation symétrique et la dichotomisation asymétrique. Dans le cas d'une dichotomisation symétrique, la division d'une branche mère donne naissance à deux branches filles, ces deux branches filles ayant un diamètre identique. Dans la dichotomisation asymétrique, deux branches filles de diamètres différents sont obtenues, une des branches filles ayant un diamètre quasi similaire à la branche mère. La dichotomisation gonadique est un moyen adéquat pour augmenter le volume de la gonade sans trop augmenter la taille de la base où aboutissent tous les tubules gonadiques et d'où provient le gonoducte reliant la gonade au milieu extérieur.

Bibliographie

- Atwood D. 1973. Ultrastructure of the gonadal wall of the sea cucumber, *Leptosynapta clarki* (Echinodermata: Holothuroidea). *Cell and Tissue Research* 141:319-330.
- Chia F.-S. and Bickell L.R. 1983. Echinodermata. p. 545-620. In: K.G. Adiyondi and R.G. Adiyondi (eds). *Reproductive Biology of Invertebrates, Vol 2. Spermatogenesis and sperm function*. John Wiley and Sons.
- Davis H.S. 1971. The gonad wall of the Echinodermata: a comparative study based on electron microscopy [these]. San Diego: University of California. 90 p.
- Hansen B. 1968. Brood-protection in a deep-sea holothurian, *Oneirophanta mutabilis* Theel. *Nature* 217:1062-1063.
- Hyman L.H. 1955. *The Invertebrates: Echinodermata*. New York: McGraw-Hill Press. 763 p.
- Kanatani H. 1979. Hormones in echinoderms. p. 273-307. In: E.J.W. Barrington (ed). *Hormones and Evolution, Vol. 1*. London: Academic Press.
- Ramofafia C. et Byrne M. 2002. Évaluation du « modèle de recrutement des tubules » chez trois holothuries tropicales aspidochirotes. *La Bêche-de-mer, Bulletin de la CPS* 15:13-16.
- Rasolofonirina R., Vaitilingon D., Eeckhaut I. and Jangoux M. 2005. Reproductive cycle of edible echinoderms from South-Western Indian ocean. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 4(1):61-75.
- Sewell M.A., Tyler P.A., Young C.M. and Conand C. 1997. Ovarian development in the class Holothuroidea: a reassessment of the "tubule recruitment model". *The Biological Bulletin* 192(1):17-26.
- Smiley S. 1988a. The phylogenetic relationships of holothurians: a cladistic analysis of the extant echinoderm classes. p. 69-84. In: *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*.
- Smiley S. 1988b. The dynamics of oogenesis in *Stichopus californicus*. *Biology Bulletin* 175:79-93.
- Smiley S. 1994. Holothuroidea. Microscopic anatomy of invertebrates. p. 401-471. In: F. Harisson and F.-S. Chia (eds). *Echinodermata, Vol 14*. New-York: Wiley-Liss.
- Smiley S. and Cloney R.A. 1985. Ovulation and the fine structure of the *Stichopus californicus* fecund ovarian tubules. *Biology Bulletin* 169:342-364.
- Smiley S., McEuen F.S., Chaffee C. and Krishnan S. 1991. Echinoderms and Lophophorates. p. 663-750. In: A.C. Giese, J. S. Pearse and V. B. Pearse (eds). *Reproduction of marine invertebrates, Vol 6*. Pacific Grove, California: Boxwood Press.