

Le comportement alimentaire sélectif et le rôle écologique des holothuries vivant dans les eaux peu profondes de la Mer Rouge

Mahmoud A. Dar¹ et Hamdy O. Ahmad

Résumé

Cette étude est axée sur le comportement alimentaire sélectif et le rôle écologique des principales espèces d'holothuries — *Holothuria atra*, *Holothuria hawaiiensis* et *Bohadschia vitiensis* — vivant sur les platiers découverts à marée basse et les eaux peu profondes de la mer Rouge à Hurghada, en Égypte. Les sédiments retrouvés dans l'appareil digestif de ces trois espèces varient beaucoup en fonction du poids total de l'animal. Les individus ayant un poids moyen ont besoin de consommer d'importantes quantités d'aliments pour grandir et développer leurs gonades, et il s'est avéré qu'ils absorbent davantage de gravier que les holothuries ayant un poids élevé ou faible. Ce comportement sélectif des holothuries permet d'expliquer pourquoi les graviers et le sable grossier constituent les principaux sédiments retrouvés dans l'appareil digestif de l'animal au cours des différentes saisons. Pendant la période de reproduction (début de l'été jusqu'à l'automne), les individus tendent à assimiler plus de sédiments fins que de sédiments grossiers, peut-être parce qu'ils ont davantage besoin de matières organiques.

Le remaniement sédimentaire par les différentes espèces varie au cours de l'année et dépend du nombre d'individus, de la disponibilité des aliments, de la taille des individus et des conditions locales. Les effets de l'alimentation de ces trois espèces d'holothuries sur le remaniement sédimentaire ont été le plus marqués en juillet (été) et en novembre (automne) pour *H. atra*, en automne et en hiver (septembre et décembre) pour *H. hawaiiensis*, et principalement en été (mai à août) pour *B. vitiensis*. Il a été observé que le remaniement s'étale de la fin du printemps à la fin de l'automne, période pendant laquelle deux phases importantes de la reproduction des holothuries se déroulent: la maturation et la ponte.

Introduction

La macrofaune, dont se nourrissent les holothuries, domine, en nombre et en biomasse, de nombreux écosystèmes littoraux (Coulon et Jangoux, 1993) et substrats d'eaux marines peu profondes abritées (Conde et al., 1991).

La disponibilité des aliments constitue un important facteur de régulation de la dynamique des populations benthiques, surtout des holothuries. Les dépositives figurent parmi les plus grands consommateurs de matières détritiques des fonds marins, jouant ainsi un rôle important dans le déblaiement, le recyclage et le reconditionnement des nutriments, surtout des matières organiques (Jumars et Self, 1986). La technique employée par les diverses espèces d'holothuries pour puiser leurs aliments dans la couche supérieure des sédiments varie fortement en fonction de leurs tentacules et de la morphologie de leur appareil digestif (Roberts et al., 2001). Les holothuries s'alimentent soit en ingérant les matières situées à la surface du substrat, soit en absorbant des sédiments riches en nutriments. Les sédiments ingérés par les holothuries dépositives se composent principalement de matières inorganiques (débris de corail, restes de coquillages, corallines, squelettes – ou tests – de foraminifères, restes inorganiques du benthos, silicates), de matières détritiques organiques (plantes marines, algues, animaux morts en décomposition), de microorganismes (bactéries, diatomées, protozoaires et cyanophycées), ou de boulettes fécales expulsées par l'holothurie elle-même ou par d'autres animaux (Massin, 1982; Moriarity, 1982).

La quantité et la qualité des matières organiques varient d'année en année en fonction de nombreux facteurs, notamment des sédiments sous-jacents et, sans doute, des niveaux de pollution (Dar, 2004). On sait que les trois espèces d'holothuries étudiées (*Holothuria atra*, *Holothuria hawaiiensis* et *Bohadschia vitiensis*) — s'alimentent plus rapidement le jour que la nuit et qu'elles doivent probablement se nourrir en continu pour acheminer les sédiments dans leur appareil digestif (Hammond, 1982).

Cette étude porte sur:

- 1) le comportement alimentaire des holothuries tout au long de l'année;
- 2) le caractère sélectif des habitudes alimentaires des holothuries;
- 3) les périodes où les effets du remaniement des sédiments par les holothuries sont le plus marqués;
- 4) le rapport entre les saisons de reproduction et le type de sédiments consommés.

Matériel et méthodes

Géomorphologie du site et travaux de recherche sur le terrain

Trois sites du platier intertidal de Hurghada, en Égypte, ont été sélectionnés aux fins de l'échantillonnage (figure 1). Ils étaient tous trois caractérisés par l'abondance des trois espèces d'holothuries suivantes: *Holothuria atra*, *H. hawaiiensis* et *Bohadschia vitiensis*.

Le site n°1 est situé à 4 km au nord de l'Institut national de recherche océanographique et halieutique. Le fond sa-

1. Institut national de recherche océanographique et halieutique, Hurghada, mer Rouge, Égypte. Mahmoud_rady@yahoo.com.

blonneux, fin et relativement hétérogène, se compose principalement de sédiments d'origine biologique, à savoir de débris coralliens et de restes de coquillages. Ce site présente des patates de corail étendues et saines ainsi que des herbiers, et la profondeur des eaux y varie de 0,5 m à marée basse à 1,5 m à marée haute.

Le site n°2 est à l'abri du déferlement des vagues et se situe à une profondeur supérieure à celle du site n°1. De par sa morphologie, la zone qui entoure le site est qualifiée de bassin de sédimentation naturel. Ce site est caractérisé par une fine couche de sédiments meubles, partiellement recouverts de plantes marines et de macro-algues.

Le site n°3 est situé à 4 km au sud de l'Institut national de recherche océanographique et halieutique. Ce site est caractérisé par une couche épaisse et homogène de sédiments, composés d'un mélange de sables d'origine biologique et terrestre. La turbidité y est élevée, surtout lorsqu'il y a du vent, et il y a très peu de patates de corail par rapport aux deux premiers sites.

Entre avril 2003 et mars 2004, au moins 10 individus de chaque espèce d'holothuries ont été prélevés chaque mois de façon aléatoire, sur la base d'une division de l'espace des sites sélectionnés en quadrats (10 m x 10 m). Par ailleurs, cinq échantillons de sédiments ont été prélevés sur chaque site, afin de comparer les types de sédiments présents sur les sites et ceux retrouvés dans l'appareil digestif des holothuries qui y vivent.

Analyses

Les individus collectés ont été pesés afin d'estimer le poids total de l'animal dans son milieu naturel. Le contenu de l'appareil digestif de chaque individu a été séché et pesé. À l'aide d'un jeu de tamis d'une progression de 1 phi selon la méthode de Folk (1974), le contenu a été tamisé et une analyse granulométrique a été réalisée afin d'évaluer les différentes fractions du contenu stomacal. Après avoir séché et tamisé les échantillons de sédiments benthiques on a étudié le degré de coïncidence ou de divergence entre ces sédiments et ceux retrouvés dans le contenu de l'appareil digestif des animaux. Sept fractions ont été obtenues: graviers ($\emptyset 1$), sable très grossier ($\emptyset 0$), sable grossier ($\emptyset 1$), sable à grains moyens ($\emptyset 2$), sable fin ($\emptyset 3$), sable très fin ($\emptyset 4$) et vase ($\emptyset 5$). Chaque fraction a été pesée et exprimée en pourcentage du poids total.

Les sédiments et les contenus ont été classés dans trois catégories: sédiments grossiers ($\emptyset 1 + \emptyset 0 + \emptyset 1$), sédiments à grains moyens ($\emptyset 2 + \emptyset 3$), et sédiments fins ($\emptyset 4 + \emptyset 5$). Cette classification permet de déterminer avec le plus d'efficacité les variations entre les sédiments prélevés dans les différents sites et dans ceux retrouvés dans l'ap-

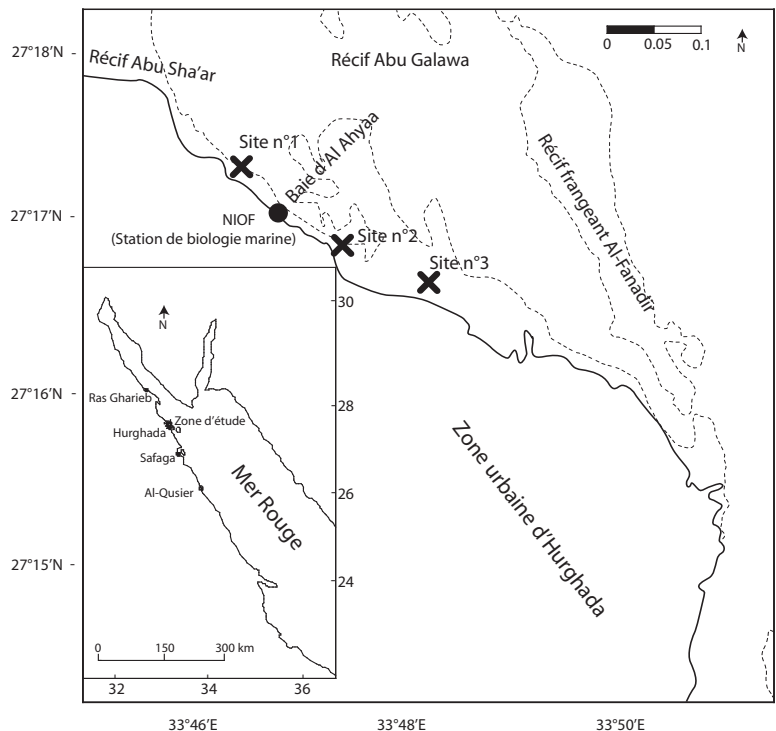


Figure 1. La zone d'étude et les trois sites retenus.

pareil digestif des individus, et donne ainsi une indication du comportement alimentaire réel des animaux se nourrissant sur les sites étudiés.

La teneur en matières organiques totales (MOT) dans le contenu de l'appareil digestif des animaux et dans les sédiments a été définie comme la fraction de masse perdue lors d'une calcination à 550 °C (Yingst, 1976; Brenner et Binford, 1988), exprimée en milligramme par gramme (mg g^{-1}).

Résultats et discussion

Les sédiments observés sur les sites d'étude se composent de graviers d'origine biologique, de sable et de vase. Sur le site n°1, la proportion moyenne de gravier s'élevait à 23,83 %, contre 75,34 % de sable et 0,82 % de vase. Sur le site n°2, il y avait en moyenne 18,53 % de gravier, 80,05 % de sable et 1,44 % de vase. Enfin, le site n°3 était composé en moyenne de 23,03 % de gravier, de 76,12 % de sable et de 0,85 % de vase. La teneur en matières organiques totales avoisinait 47 mg g^{-1} sur le site n°1, 41,6 mg g^{-1} sur le site n°2, et 45 mg g^{-1} sur le site n°3. Sur le site n°1, une moyenne de 55,17 % de tous les sédiments appartenait à la catégorie des sédiments grossiers, 43,22 % aux sédiments à grains moyens et 1,77 % aux sédiments fins. On retrouve une moyenne de 45,93 % de sédiments grossiers, de 46,80 % de sédiments à grains moyens et de 7,29 % de sédiments fins sur le site n°2 et une moyenne de 71,37 % de sédiments grossiers, de

24,21 % de sédiments à grains moyens et de 4,42 % de sédiments fins sur le site n°3 (tableau 1).

Holothuria atra et *H. hawaiiensis*

Le poids des individus *H. atra* variait de 50 à 590 g, le poids minimal ayant été relevé en février et le poids maximal en avril. Le poids moyen du contenu de l'appa-

reil digestif (58,26 g) le plus élevé a été enregistré en juillet, période à laquelle la proportion moyenne du contenu de l'appareil digestif des individus par rapport au poids total a atteint son maximum (33,72 %). La moyenne la plus basse (13,28 g) a, quant à elle, été consignée en juin alors que le pourcentage du contenu de l'appareil digestif par rapport au poids total était au plus bas (2,10 %) (tableau 2).

Tableau 1. Pourcentages des fractions et des catégories de sédiments et teneurs en matières organiques totales (MOT) des sédiments des fonds marins des sites d'étude.

Échantillon		Gravier (%)	Sable (%)	Vase (%)	($\emptyset_{-1} + \emptyset_0 + \emptyset_1$) (%)	($\emptyset_2 + \emptyset_3$) (%)	($\emptyset_4 + \emptyset_5$) (%)	TOM (mg g ⁻¹)
Site n°1	1	24,22	73,26	2,52	48,93	45,64	5,43	55,00
	2	24,49	74,65	0,85	59,5	39,03	1,29	51,00
	3	26,93	72,81	0,26	74,55	25,90	0,55	43,00
	4	26,08	73,60	0,32	48,74	49,98	1,26	45,00
	5	17,45	82,40	0,15	44,11	55,53	0,34	41,00
	Moyenne	23,83	75,34	0,82	55,17	43,22	1,77	47,00
	SD	3,74	4,00	0,99	12,22	11,41	2,09	5,83
Site n°2	1	15,45	83,92	0,72	47,60	44,65	7,75	55,00
	2	17,38	80,47	2,15	39,73	53,33	6,94	51,00
	3	11,19	87,98	0,83	28,46	61,29	10,25	34,00
	4	24,56	72,30	3,10	60,91	33,40	5,69	33,00
	5	24,07	75,56	0,38	52,97	41,32	5,71	35,00
	Moyenne	18,53	80,05	1,44	45,93	46,80	7,27	41,60
	SD	5,74	6,29	1,15	12,45	10,80	1,88	10,53
Site n°3	1	27,39	71,81	0,80	75,91	21,63	2,46	64,00
	2	26,07	73,84	0,09	77,7	21,08	1,23	41,00
	3	22,85	76,15	1,00	66,93	28,95	4,14	32,00
	4	14,29	84,05	1,66	54,9	32,17	12,93	35,00
	5	24,55	74,76	0,69	81,43	17,24	1,33	53,00
	Moyenne	23,03	76,12	0,85	71,374	24,214	4,418	45,00
	SD	5,17	4,70	0,57	10,64	6,14	4,90	13,32

Tableau 2. Poids corporel, pourcentages de sédiments retrouvés dans l'appareil digestif des individus par rapport au poids total, masse de sédiments remaniée annuellement, et teneur en MOT (mg g⁻¹) pour *H. atra*.

		Poids corporel (g)	Poids des sédim. (g)	Sédim. (%)	Masse remaniée (kg an ⁻¹)	Gravier (%)	Sable (%)	Vase (%)	TOM (mg g ⁻¹)
Printemps	Avr-03	315,88	22,98	7,99	18,28	19,89	78,86	1,25	65,00
	Mai-03	369,17	29,20	8,43	23,23	17,54	81,35	1,12	67,80
	Juin-03	209,00	13,28	6,32	10,56	27,21	70,34	2,45	63,00
	Moyenne	298,01	21,82	7,58	17,36	21,55	76,85	1,61	65,27
	SD	66,60	6,55	0,91	5,21	4,12	4,71	0,60	1,97
Été	Juil-03	178,00	58,26	33,72	46,36	3,15	95,18	1,67	70,30
	Août-03	225,00	22,92	10,24	18,24	31,56	66,30	2,08	58,40
	Sep-03	277,50	17,52	6,75	13,94	16,13	80,73	3,15	51,50
	Moyenne	226,83	32,90	16,91	26,18	16,95	80,74	2,30	60,07
	SD	40,64	18,07	11,97	14,38	11,61	11,79	0,62	7,77
Automne	Oct-03	206,00	30,15	14,56	23,99	2,97	90,97	6,06	64,20
	Nov-03	121,00	19,16	16,15	15,25	31,75	65,69	2,56	51,40
	Déc-03	133,50	18,89	14,94	15,03	28,13	69,46	2,41	63,80
	Moyenne	153,50	22,73	15,22	18,09	20,95	75,37	3,68	59,80
	SD	37,47	5,24	0,68	4,17	12,80	11,14	1,69	5,94
Hiver	Jan-04	135,00	21,02	16,55	16,73	37,05	61,57	1,38	65,10
	Fév-04	115,50	18,15	18,72	14,44	18,58	76,91	4,51	60,60
	Mar-04	141,25	18,07	12,98	14,38	27,11	70,66	2,22	61,40
	Moyenne	130,58	19,08	16,08	15,18	27,58	69,71	2,71	62,37
	SD	10,97	1,37	2,37	1,09	7,55	6,30	1,32	1,96

H. hawaiiensis a affiché son poids moyen le plus élevé (745 g) en février et le moins élevé (323 g) en janvier. En décembre, le poids maximal du contenu de l'appareil digestif a été relevé à 68,97 g, et le poids minimal a été enregistré en juillet à 11,20 g. C'est durant ces mêmes mois que la proportion du contenu de l'appareil digestif des individus par rapport au poids total était respectivement la plus élevée (18,51 %) et la moins élevée (1,50 %). Les individus *H. hawaiiensis* étaient bien plus lourds que *H. atra* et ils consommaient donc une quantité relativement plus élevée de sédiments que *H. atra* (tableau 3).

Les individus de poids moyen des espèces *H. atra* et *H. hawaiiensis* consomment proportionnellement plus de sédiments que les individus de poids faible et élevé. *H. atra* consomme environ l'équivalent d'un tiers (voire de la moitié) de son poids total contre à peu près 22,74 %

pour *H. hawaiiensis*. Cette forte consommation pourrait s'expliquer par la croissance de l'animal ainsi que par le développement de ses organes sexuels (maturation), qui requièrent une dépense importante d'énergie. La plus forte proportion moyenne de gravier (37,05 %) a été enregistrée en janvier pour *H. atra*, alors que les moyennes les plus basses ont été relevées en novembre, décembre et février (moins de 1 %). Pour ce qui est du pourcentage de sable, la moyenne la plus élevée (95,18 %) a été calculée en juillet, et la moins élevée (61,57 %) en janvier. La proportion de vase a oscillé entre 0,19 % en novembre et 25,88 % en février, alors que la moyenne maximale a été calculée à 6,06 % en octobre. Chez *H. hawaiiensis*, la proportion moyenne de gravier a fluctué de 3,53 % en octobre à 38,86 % en décembre. Ces chiffres ont varié de 60,12 % en novembre à 98,13 % en août pour le pourcentage moyen de sable, et de 0,36 % en septembre à 7,59 % en février pour le pourcentage moyen de vase.

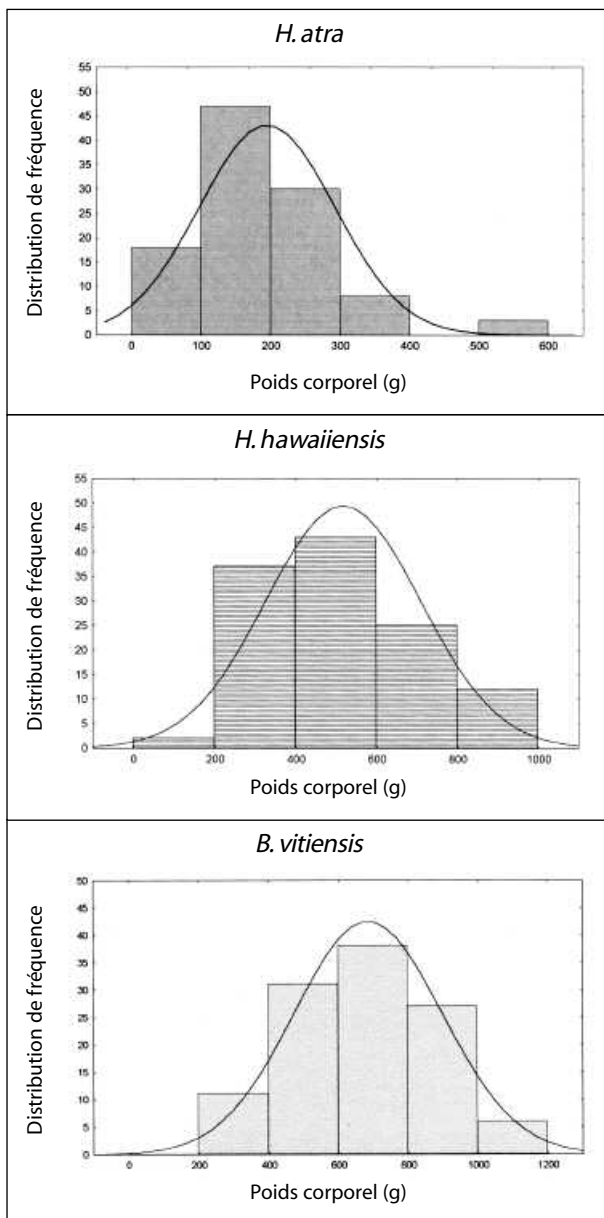


Figure 2. Distribution de fréquence de poids chez *H. atra*, *H. hawaiiensis* et *B. vitiensis*.

La proportion de gravier retrouvée dans l'appareil digestif de certains individus *H. atra* et *H. hawaiiensis* atteignait environ 75 % des sédiments de l'appareil digestif alors que ce chiffre s'élevait à moins de 1 % chez d'autres individus. Le pourcentage de gravier observé dans l'appareil digestif des individus était environ trois fois supérieur à celui des sédiments benthiques. La teneur en sable dans le contenu de l'appareil digestif variait, quant à elle, en fonction du pourcentage de gravier, alors que le pourcentage de vase était extrêmement variable. En effet, la plupart du temps, la teneur en vase dans le contenu total était légèrement supérieure à la teneur en sédiments benthiques, mais en octobre et en novembre, la proportion de vase est subitement passée à des quantités environ onze et neuf fois supérieures à celle des sédiments, et en février, ce chiffre a grimpé à environ 25 fois la proportion de sédiments. Cette proportion a également été observée chez les individus de poids faible.

Il se peut que les individus légers ne puissent pas consommer de grosses particules, leurs tentacules étant fins et minuscules, ou qu'ils préfèrent la qualité à la quantité, absorbant ainsi les particules les plus fines, riches en substances organiques, plutôt que les sédiments grossiers. Cette conclusion est étayée par les teneurs en MOT relevées chez *H. atra*, qui peuvent être jusqu'à deux fois supérieures à la teneur en sédiments benthiques.

H. atra a atteint sa teneur en MOT maximale (99 mg g⁻¹), ainsi que sa teneur en vase maximale (25,88 %), en février. Quand à *H. hawaiiensis*, elle a enregistré sa teneur moyenne en MOT la plus élevée (95,72 mg g⁻¹) en avril et sa moyenne la plus faible (42,90 mg g⁻¹) en août (tableaux 2 et 3).

La teneur en MOT dans le contenu de l'appareil digestif des individus appelle deux observations. D'une part, la teneur en MOT la plus élevée coïncidait avec la proportion de vase la plus haute. D'autre part, les teneurs moyennes en MOT les plus importantes ont été relevées non pas chez les individus de poids moyen, mais chez les individus lourds et légers. En d'autres termes, les individus lourds et les individus légers tendent à consommer plus de sédiments riches en matières

Tableau 3. Poids corporel, pourcentages de sédiments retrouvés dans l'appareil digestif des individus par rapport au poids total, masse de sédiments remaniée annuellement, et teneur en MOT (mg g⁻¹) pour *H. hawaiiensis*.

		Poids corporel (g)	Poids des sédim. (g)	Sédim. (%)	Masse remaniée (kg an ⁻¹)	Gravier (%)	Sable (%)	Vase (%)	TOM (mg g ⁻¹)
Printemps	Avr-03	573,50	21,24	3,58	16,90	15,34	82,11	2,55	95,72
	Mai-03	455,56	16,03	4,64	12,76	7,90	57,36	21,42	85,50
	Juin-03	510,00	43,67	8,68	34,75	21,37	77,43	1,20	51,55
	Moyenne	513,02	26,98	5,63	21,47	14,87	72,30	8,39	77,59
	SD	48,20	11,99	2,20	9,54	5,51	10,73	9,23	18,88
Été	Juil-03	739,00	11,20	1,50	8,92	5,92	91,80	2,27	51,95
	Août-03	508,00	56,95	11,11	45,32	24,98	74,42	0,60	42,90
	Sep-03	480,00	67,78	14,03	53,93	24,57	75,06	0,36	52,25
	Moyenne	575,67	45,31	8,88	36,05	18,49	80,43	1,08	49,03
	SD	116,06	24,52	5,35	19,51	8,89	8,05	0,85	4,34
Automne	Oct-03	720,50	65,10	9,02	51,80	3,53	89,73	6,74	85,30
	Nov-03	406,50	59,49	14,86	47,34	32,76	65,63	1,67	52,80
	Déc-03	379,50	68,97	18,51	54,88	38,86	60,12	1,01	78,90
	Moyenne	502,17	64,52	14,13	51,34	25,05	71,83	3,14	72,33
	SD	154,78	3,89	3,91	3,09	15,42	12,86	2,56	14,06
Hiver	Jan-04	323,00	47,42	14,94	37,73	26,78	72,19	1,02	63,00
	Fév-04	745,00	39,14	5,33	31,15	17,12	75,29	7,59	52,60
	Mar-04	346,50	50,01	14,91	39,79	14,66	78,53	6,82	50,60
	Moyenne	471,50	45,52	11,72	36,22	19,52	75,34	5,14	55,40
	SD	193,63	4,63	4,52	3,69	5,23	2,59	2,93	5,44

organiques que d'autres types de sédiments, alors que les individus de poids moyen pourraient bien absorber des particules de toutes tailles pour faire face à l'accroissement de leurs activités organogènes. En outre, les teneurs en MOT du contenu de l'appareil digestif des animaux étaient supérieures à celles des sédiments benthiques. Cela indique que *H. atra* et *H. hawaiiensis* absorbent sans doute le riche film biologique qui se trouve à la surface des fonds marins (les 5 mm supérieurs de la surface des sédiments).

Durant l'étude, certains individus ont été stockés dans des bassins d'eau à la Station de biologie marine d'Hurghada. Ces bassins étaient reliés à la mer et leurs sédiments étaient recouverts d'un important bio-film de matières organiques. Avec le temps, il semble que les holothuries se soient acclimatées à ce film organique, et l'eau de mer contenue dans les bassins semblait plus claire que l'eau des bassins ne contenant aucune holothurie. Cette observation montre que les holothuries peuvent, sans doute, se nourrir de sources organiques autres que les sédiments. Cependant, il se peut qu'elles aient besoin de sédiments, en particulier des particules grossières, pour exécuter d'autres fonctions.

Lorsque l'on examine le contenu de l'appareil digestif de *H. atra*, on remarque qu'il se compose principalement de sédiments grossiers, et ce, quelle que soit la saison. La catégorie des sédiments fins représentait 26,60 % du contenu en été, et 20,39 % en automne, contre seulement 7,10 % en hiver et 9,23 % au printemps. La catégorie des sédiments grossiers était présente de façon prédominante dans le contenu de l'appareil digestif de *H. hawaiiensis* tandis que les pourcentages de sédiments fins étaient constants tout au long de l'année. C'est en automne que le poids moyen de sédiments le plus élevé a été relevé dans l'appareil digestif de l'animal (64,52 g), la propor-

tion de sédiments et de gravier étant respectivement de 14,13 % et 25,05 %.

Bohadschia vitiensis

Le poids corporel moyen le plus élevé de l'ensemble de l'étude (863 g) a été relevé chez *B. vitiensis*. Cette moyenne maximale a été calculée en juin alors que la moyenne minimale (372,50 g) a été enregistrée en mars (tableau 4). Le poids du contenu de l'appareil digestif a oscillé entre 25,50 g en mars et 56,22 g en août. La proportion représentée par ce contenu par rapport au poids total a fluctué entre 3,33 % en juin et 7,23 % en mars. Le pourcentage moyen de gravier a atteint son maximum (23,83 %) en avril et son minimum (1,61 %) en novembre. Quant aux pourcentages de vase, ils ont varié de 0,09 % en mai à 43,06 % en février. Le poids du contenu de l'appareil digestif de *B. vitiensis* était supérieur à celui de *H. atra* et pratiquement égal à celui de *H. hawaiiensis*. La proportion de sédiments dans le contenu de l'appareil digestif augmentait progressivement à mesure que le poids corporel diminuait, ce qui indique que les individus relativement légers ingèrent proportionnellement bien plus de sédiments que les individus lourds. Les graviers constituaient l'élément principal relevé dans les sédiments de l'appareil digestif de l'animal, surtout dans le cas des individus légers. En d'autres termes, les individus de poids moyen et de poids élevé préféraient les petites particules riches en matières organiques aux particules grossières. Les pourcentages de vase et les teneurs en MOT viennent étayer cette découverte. Aux teneurs en MOT les plus élevées correspondaient les plus fortes teneurs en vase, généralement observées dans l'appareil digestif des individus lourds.

Le poids moyen le plus élevé (772,15 g) et le poids moyen maximal de sédiments présents dans l'appareil digestif

Tableau 4. Poids corporel, pourcentages de sédiments retrouvés dans l'appareil digestif des individus par rapport au poids total, masse de sédiments remaniée annuellement, et teneur en MOT (mg g⁻¹) pour *B. vitensis*.

		Poids corporel (g)	Poids des sédim. (g)	Sédim. (%)	Masse remaniée (kg an ⁻¹)	Gravier (%)	Sable (%)	Vase (%)	TOM (mg g ⁻¹)
Printemps	Avr-03	496,90	25,49	5,29	20,28	23,83	75,54	0,63	72,60
	Mai-03	672,00	42,55	6,19	33,86	16,57	82,17	1,27	58,15
	Juin-03	863,00	29,25	3,33	23,27	5,69	91,14	3,17	73,20
	Moyenne	677,30	32,43	4,94	25,80	15,36	82,95	1,69	67,98
	SD	149,51	7,32	1,20	5,83	7,45	6,39	1,08	6,96
Été	Juil-03	782,50	37,90	4,97	30,15	4,81	83,82	11,37	58,31
	Août-03	854,44	56,22	6,64	44,73	14,41	83,22	2,37	67,61
	Sep-03	679,50	43,66	6,53	34,74	6,06	86,47	7,48	42,85
	Moyenne	772,15	45,93	6,05	36,54	8,42	84,51	7,07	56,26
	SD	71,79	7,65	0,77	6,09	4,26	1,41	3,69	10,21
Automne	Oct-03	691,88	42,28	6,78	33,64	2,12	87,71	10,17	68,94
	Nov-03	742,00	38,69	5,25	30,79	1,61	84,91	13,47	53,60
	Déc-03	704,00	43,73	6,30	34,80	5,04	81,47	13,50	57,30
	Moyenne	712,63	41,57	6,11	33,07	2,92	84,70	12,38	59,95
	SD	21,35	2,12	0,64	1,68	1,51	2,55	1,56	6,54
Hiver	Jan-04	697,00	38,49	5,53	30,62	5,66	81,04	13,30	58,00
	Fév-04	628,50	39,14	6,13	31,15	5,32	68,57	26,10	49,00
	Mar-04	372,50	25,50	7,23	20,29	11,47	75,32	13,21	55,13
	Moyenne	566,00	34,38	6,30	27,35	7,48	74,98	17,54	54,04
	SD	139,65	6,28	0,70	5,00	2,82	5,10	6,06	3,75

de l'animal (45,93 g) ont été relevés en été. La proportion moyenne maximale de sédiments retrouvés dans l'appareil digestif par rapport au poids total (6,30 %) et la plus forte proportion moyenne de vase (17,54 %) ont été relevées en hiver (tableau 4).

Comportement alimentaire

Les trois espèces d'holothuries ont consommé de grandes quantités de sédiments benthiques. Cependant, elles ne dépendaient pas entièrement de cette source d'alimentation. Les teneurs en MOT relevées dans l'appareil digestif des animaux et dans les sédiments des sites montrent que le contenu de l'appareil digestif des holothuries est bien plus riche en matières organiques que l'environnement avoisinant et que les holothuries ingèrent des matériaux particulaires extraits de la colonne d'eau, en balayant le bio-film organique qui se trouve dans les cinq premiers millimètres de sédiments (comme indiqué par Moriarty en 1982).

Le poids moyen le plus élevé et le pourcentage moyen de sédiments le plus faible chez *H. atra* ont été calculés au printemps. C'est à cette époque de l'année que la plupart des individus sont au stade qui précède la maturation et se préparent à la période de reproduction qui a lieu en juin et en juillet. Les poids moyens de sédiments les plus élevés ont été enregistrés en été, lorsque les individus ont besoin des sédiments pour se contracter et expulser leurs gamètes. En automne, *H. hawaiiensis* ingère davantage de sédiments que durant le reste de l'année afin de permettre la croissance de ses organes sexuels et l'expulsion des gamètes. Les faibles niveaux de poids moyens en hiver indiquent que les animaux souffrent d'une pénurie d'aliments et/ou en sont aux premiers stades de leur développement (figure 5).

Les variations saisonnières du poids corporel de *B. vitensis* étaient relativement maigres. La saison de reproduction a débuté en mai et s'est poursuivie en juin, juillet et août. Les périodes de maturation, de ponte et de post-ponte se situent à la fin du printemps et au début de l'été. La teneur moyenne en MOT était la plus élevée au printemps, lorsque les individus ont besoin de plus d'énergie pour la maturation et la ponte.

Comportement alimentaire sélectif des holothuries dépositivores

On entend par sélectivité des holothuries vis-à-vis des particules le fait que les individus sélectionnent certaines tailles de grains ou les particules les plus riches en matières organiques au sein d'une formation sédimentaire donnée ou d'un micro-habitat donné. Quant à la sélectivité vis-à-vis des formations sédimentaires, elle décrit le fait qu'un organisme mobile choisit de puiser ses aliments dans les formations sédimentaires qu'il préfère au sein d'un environnement hétérogène (Uthicke et Karez, 1999). D'après Trefz (1958), les holothuries sont capables de sélectionner les sédiments les plus riches en matières organiques. Il se peut que la diversité dans la structure des tentacules et dans le mode d'alimentation des holothuries permette une certaine sélectivité, mais les études axées sur les holothuries vivant en eaux profondes n'ont permis d'établir aucune corrélation entre la structure des tentacules et le contenu de l'appareil digestif de l'animal (Wigham et al., 2003).

D'après Yingst (1976), la sélection des tailles de grains par les holothuries est en général peu fréquente. Uthicke et Karez (1999) ont conclu dans leurs études que *H. atra* et *H. edulis* n'affichaient de préférence pour aucun type d'aliments, mais que *S. chloronotus* optait, d'une façon significative, pour les sédiments contenant les plus fortes

teneurs en micro-algues. Miller et al. (2000) ont montré que les dépositivores de surface opèrent, pour s'alimenter, une très forte sélection entre les particules déposées sur les fonds marins. *Stichopus tremolus* se nourrit principalement de particules grossières (Haukson, 1979), et *H. scabra* tend à ingérer les plus grosses particules au détriment des plus fines fractions (Basker, 1994). Il se peut que l'espèce *S. japonicus* sélectionne aussi les sédiments qu'elle absorbe étant donné que les matières fécales qu'elle expulse contiennent davantage de matières organiques que les sédiments benthiques dont elle se nourrit (Michio et al., 2003). Dar (2004) a fait état d'habitudes alimentaires très sélectives chez certaines espèces d'holothuries présentes dans la mer Rouge: *H. atra*, *B. marmorata* et *H. leucospilota* fouillent bien plus les sédiments grossiers à la recherche de nourriture qu'elles ne le font dans les sédiments à grains moyens ou dans les sédiments fins.

Les individus de poids moyen sélectionnaient leurs aliments avec le plus d'efficacité. La plupart d'entre eux en étaient au stade précédant la maturation alors que les individus de poids moyen à élevé et les individus de poids élevé avaient atteint l'âge adulte. Les animaux adultes tendaient à ingérer des sédiments plus fins qui satisfont leurs besoins pendant la croissance, la maturation des gamètes et la ponte, alors que les animaux au stade précédant la maturation avaient tendance à consommer des sédiments plus grossiers.

Les auteurs estiment que la présence de particules grossières dans l'appareil digestif des individus peut les aider à exécuter des fonctions essentielles telles que les fonctions suivantes: 1) la contraction permettant à l'animal d'effectuer des déplacements verticaux d'une profondeur à l'autre ainsi que des mouvements horizontaux (dans de nombreux endroits, de longs filaments formés par les boulettes fécales rejetées par l'animal ont été observés le long de sa trajectoire) d'un site pauvre en aliments vers des sites riches en matières organiques, ainsi que de sites caractérisés par une température éle-

vée vers des sites plus froids; 2) la digestion; 3) l'expulsion des tubes de Cuvier de *B. vitiensis* (lorsqu'elle se sent menacée); 4) fonction la plus importante, l'expulsion des gamètes durant la reproduction.

L'alimentation sélective des holothuries à travers les saisons a été examinée dans le cadre de cette étude (figure 3). Les individus choisissaient tour à tour des sédiments grossiers et des sédiments fins au cours des différentes saisons en fonction de leurs besoins organogènes et de la disponibilité des aliments. La teneur relativement élevée de sédiments fins et particulaires dans le contenu de l'appareil digestif des holothuries en été montre que l'animal a besoin d'ingérer des quantités suffisantes de sédiments pour exécuter certaines fonctions biologiques (figure 3). On considère que *H. hawaiiensis* est une grande consommatrice de sédiments grossiers.

Il existe des différences nettes entre les mécanismes d'alimentation des holothuries en fonction des différentes saisons, correspondant aux différents stades de développement de l'animal (stade immature, stade avant la maturation et stade de maturation).

Rôle écologique des holothuries dans le remaniement sédimentaire

Les holothuries jouent un rôle très important dans les populations benthiques, car elles modifient de façon significative la composition des sédiments qui couvrent les fonds marins. Sur les platiers découverts à marée basse et les zones côtières abritées, les algues mortes et les résidus organiques d'autres espèces benthiques engendrent souvent l'apparition de conditions anaérobies. Cela s'explique par le fait qu'au fil du temps, les sédiments s'enrichissent en matières organiques qui, en se décomposant, provoquent une hypoxie (Michio et al., 2003). Acteurs actifs du remaniement sédimentaire, les holothuries altèrent la stabilité des fonds (Rhoads et Young, 1971) en réduisant les concentrations en sulfures

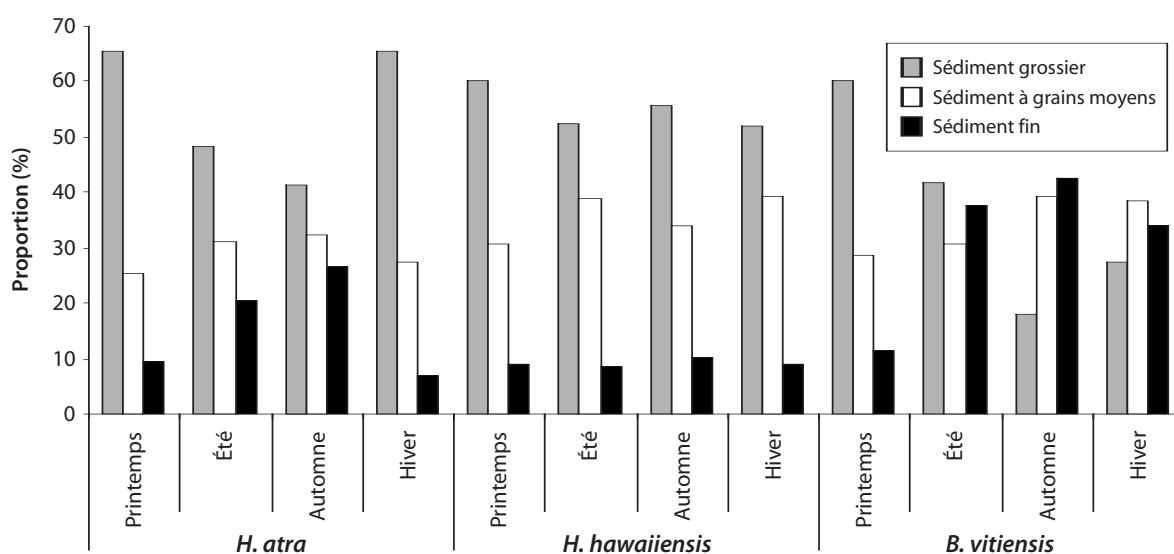


Figure 3. Pourcentage des trois catégories de taille de sédiments dans le contenu de l'appareil digestif de *H. atra*, *H. hawaiiensis* et *B. vitiensis*.

volatiles et en augmentant le potentiel d'oxydo-réduction. Les holothuries jouent également un rôle important dans le recyclage des nutriments inorganiques et font ainsi partie intégrante du cycle fermé des nutriments (Uthicke et Karez, 1999). Les boulettes fécales de *H. mexicana* et de *Isostichopus dadionotus* ont une influence sur le cycle des nutriments: les matières organiques provenant des boulettes fécales en décomposition peuvent être remises en suspension sous l'action des vagues, des courants et du biote et ainsi contribuer au remplacement des nutriments dissouts par des matières particulaires (Conde et al., 1991). Lorsque des populations très denses de *H. arenicola* sont présentes dans des lagons peu profonds, le volume remanié peut atteindre, en moins d'un mois, les trois centimètres supérieurs des sédiments (Powell, 1977). Si les populations de *H. atra* et de *Stichopus chlorontus* sont suffisamment denses, elles peuvent retravailler les cinq premiers centimètres des sédiments des platiers au moins une fois par an (Uthicke, 1999). Pawson (1966) a expliqué dans ses travaux que dans une petite baie (1,7 km²) enclavée des Bermudes, les espèces *Stichopus* faisaient passer entre 500 et 1000 t de substrat dans leur intestin chaque année. Coulon et Jangoux (1993) ont écrit que *H. tubulosa* n'ingère que les premiers millimètres des sédiments. Kaufmann et Smith (1997) ont estimé que sept espèces d'holothuries présentes dans le Pacifique Nord-est remanient plus de 100 % de la surface des sédiments en environ 400 jours.

H. atra pourrait bien ingérer jusqu'à 40 g de sédiments par jour, contenant entre 80 et 216 mg de matières organiques et il faut environ onze heures pour que les sédiments soient assimilés et expulsés par un spécimen de 25 cm de long (Trefz, 1958). D'après les travaux de Klinger et al. (1993), la consommation totale de sédiments par *H. atra* et *H. leucospilota* dans le lagon et le platier de Horn Island était respectivement de 3,93 et de 12,76 g par mètre carré et par jour. Uthicke (1999) a démontré que les individus *H. atra* de taille moyenne (125–129 g) consomment quelque 67 g par jour de sédiments (poids sec). Selon Rhoads et Young (1971), *Molpadia oolitica* sélectionne, pour se nourrir, les sédiments à particules fines et engendre un classement granulométrique vertical des sédiments, des interactions eau-sédiments superficiels ainsi

que la formation de la topographie des fonds marins. Dar (2004) a indiqué que les holothuries consomment des grandes quantités de sédiments de surface tout au long de chaque période d'alimentation: la masse annuelle de sédiments remaniés par chaque individu de *B. marmorata*, de *H. atra* et de *H. leucospilota* a été estimée à 45,78 kg an⁻¹, 28,72 kg an⁻¹ et 21,23 kg an⁻¹ respectivement.

Le remaniement des sédiments par les holothuries s'est révélé le plus efficace en juillet (46,36 kg an⁻¹ par individu) et en été (27,77 kg an⁻¹ par individu) dans le cas de *H. atra*; en décembre (54,88 kg an⁻¹ par individu) et en automne (51,34 kg an⁻¹ par individu) dans le cas de *H. hawaiiensis*; et en août (44,73 kg an⁻¹ par individu) et en été (36,71 kg an⁻¹ par individu) dans le cas de *B. vitiensis*. Il a été observé que les opérations de remaniement les plus intenses ont lieu de la fin du printemps ou début de l'automne (figure 4). Cette période couvre les trois principaux stades de la reproduction des holothuries: la maturation, la ponte et la post-ponte. Cela montre que les opérations efficaces de remaniement s'intensifient durant les périodes de maturation et de reproduction comme l'indiquent les figures 5, 6 et 7 et Wiedemeyer (1992), qui a écrit que le poids sec des sédiments remaniés quotidiennement représentait 46,5 % et 45,2 % du poids corporel égoutté de *H. atra* respectivement durant les périodes de ponte et de post-ponte.

Conclusion

Holothuria atra, *Holothuria hawaiiensis* et *Bohadschia vitiensis* sont présentes dans les eaux peu profondes et les habitats intertidaux de la mer Rouge. Ces espèces se distinguent par un comportement alimentaire sélectif. Les sédiments retrouvés à l'intérieur de l'appareil digestif des animaux varient grandement en fonction des saisons, du poids de l'animal, des conditions locales et de l'état de maturation de l'individu. Proportionnellement, les individus de poids moyen peuvent absorber des quantités plus importantes de sédiments que les individus légers et lourds.

Les individus légers et les individus lourds tendent à consommer davantage de sédiments riches en matières organiques que d'autres types de sédiments, alors que

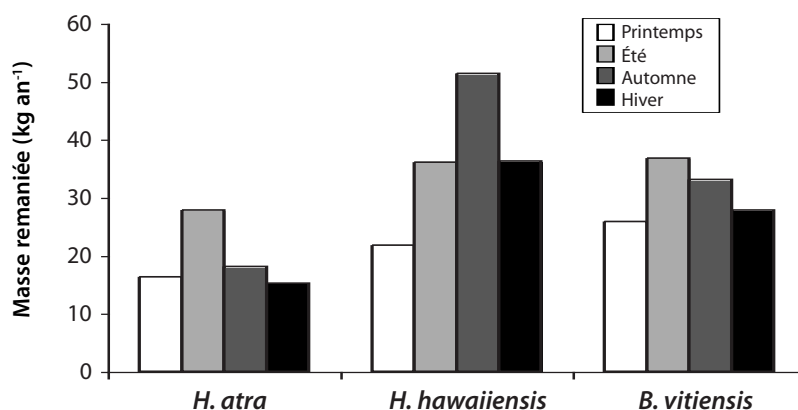


Figure 4. Masse de sédiments remaniée par an par les trois espèces d'holothuries étudiées en fonction des saisons.

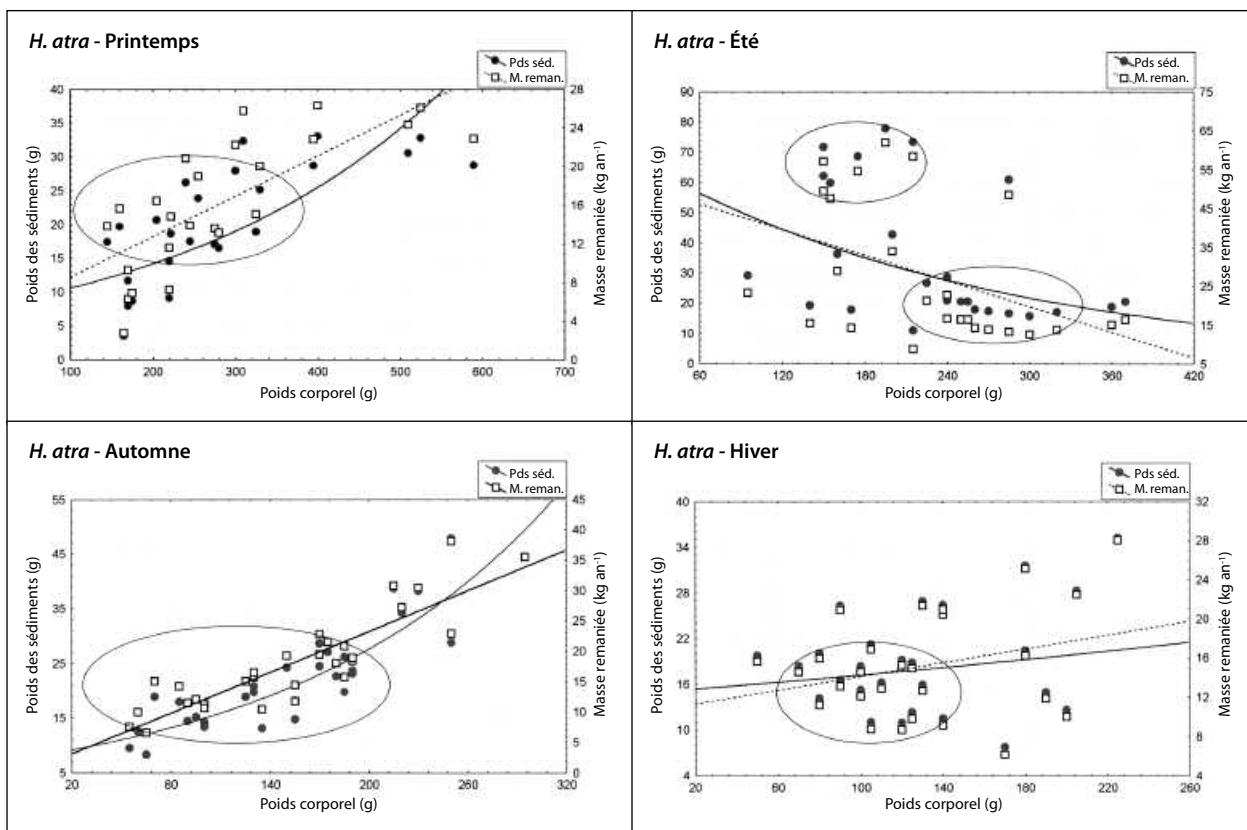


Figure 5. Rapport entre le poids corporel de *H. atra*, le poids des sédiments et la masse de sédiments remaniée par *H. atra* durant les différentes saisons.

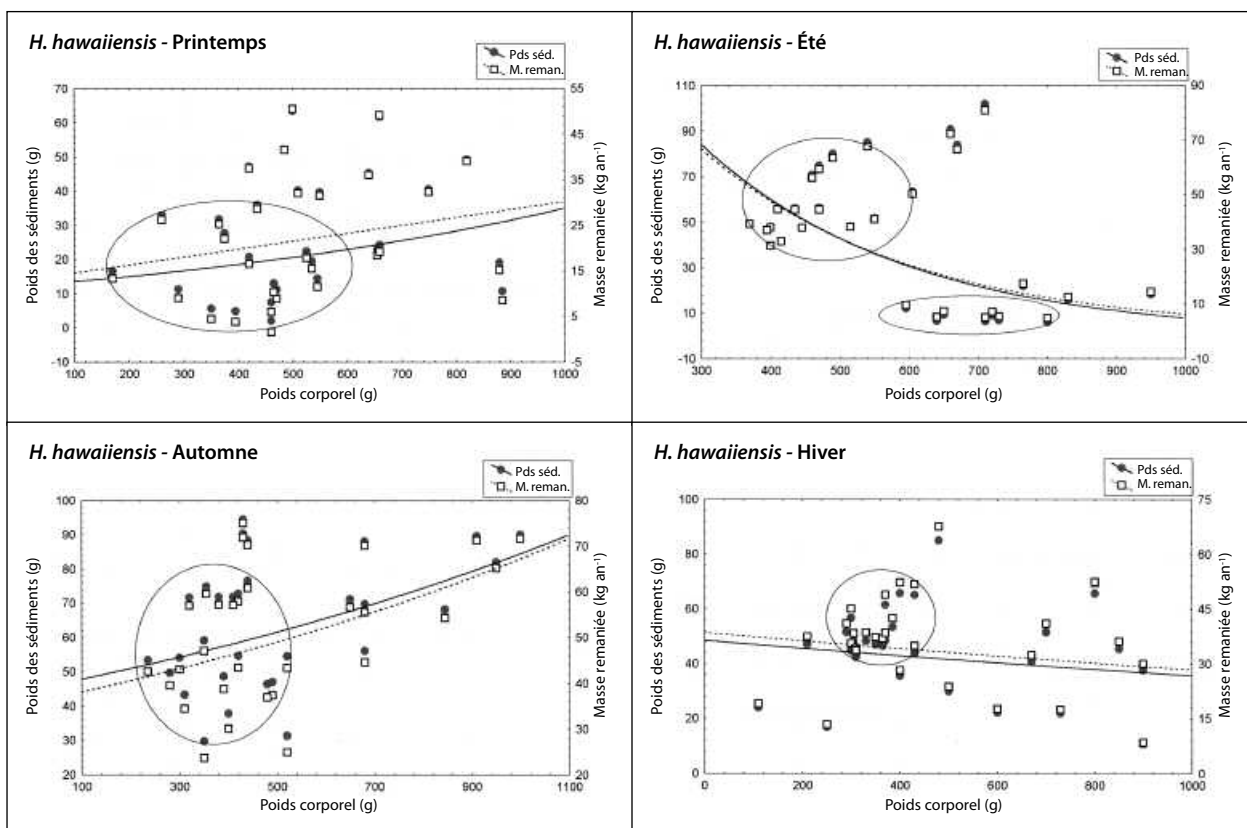


Figure 6. Rapport entre le poids corporel de *H. hawaiiensis*, le poids des sédiments et la masse de sédiments remaniée par *H. hawaiiensis* durant les différentes saisons.

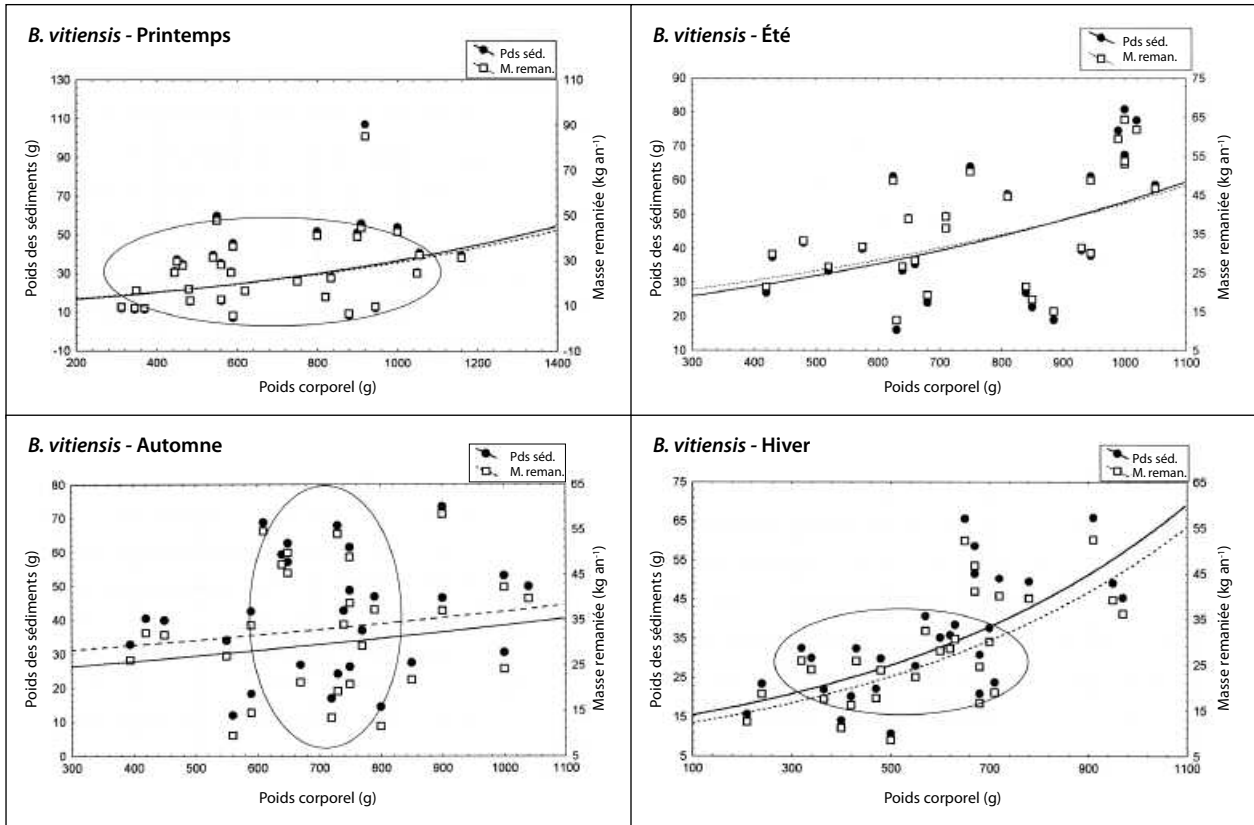


Figure 7. Rapport entre le poids corporel de *B. vitiensis*, le poids des sédiments et la masse de sédiments remaniée par *B. vitiensis* durant les différentes saisons.

les individus de poids moyen absorbent des particules de toutes tailles afin de trouver les éléments nécessaires à leurs activités organogènes. Il se peut que les sédiments grossiers soient non seulement une source d'alimentation, mais aussi un élément indispensable à certaines fonctions biologiques de l'animal, notamment au processus de contraction/motion qui régule la dynamique des dépositivores, contribue à la digestion et facilite la ponte.

Le comportement alimentaire sélectif des holothuries à travers les différentes saisons a montré que, si le contenu de l'appareil digestif des individus se compose principalement de sédiments grossiers quelle que soit la saison, la proportion de sédiments grossiers et de sédiments fins est variable. En effet, les individus choisissent de consommer l'une ou l'autre catégorie de sédiments durant les différentes saisons en fonction de leurs besoins organogènes et de la disponibilité des aliments. Le comportement alimentaire et le mécanisme d'alimentation des holothuries au cours des différentes saisons sont liés au stade de maturation sexuel de l'animal.

Le remaniement des sédiments s'intensifie à mesure que la quantité de sédiments ingérés par les holothuries augmente. La masse de sédiments remaniés dépend du nombre d'holothuries présentes, de leur taille et de leur stade de maturation sexuelle, ainsi que de la disponibilité des aliments et des conditions locales. Le remaniement intensif des sédiments par *H. atra*, *H. hawaiiensis* et *B. vitiensis* a débuté à la fin du printemps et s'est poursuivi jusqu'à la fin de l'automne.

Remerciements

Les auteurs tiennent à adresser leurs sincères remerciements et à témoigner leur reconnaissance au professeur Chantal Conand, de l'Université de La Réunion, pour ses conseils et sa révision du présent article.

Bibliographie

- Baskar B.K. 1994. Some observations on the biology of the holothurian *Holothuria scabra*. Bulletin of the Central Marine Fisheries Research Institute 46:39-43.
- Brenner M. and Binford M.W. 1988. Relationships between concentrations of sedimentary variables and trophic state in Florida Lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45:294-300.
- Conde E.C., Diaz H. and Sambrano A. 1991. Disintegration of holothurian fecal pellets in beds of the seagrass *Thalassia testudinum*. Journal of Coastal Research 7(3):853-862.
- Coulon P. and Jangoux M. 1993. Feeding rate and sediment reworking by the holothuroid *Holothuria tubulosa* (Echinodermata) in a Mediterranean seagrass bed of Ischia Island, Italy. Marine Ecology Progress Series 92:201-204.
- Dar M.A. 2004. Holothurians role in the marine sediments reworking processes. Sedimentology of Egypt 12:173-183.

- Folk R.L. 1974. Petrology of sedimentary rocks. University of Texas: Hemphill Publishing Co. 182 p.
- Hamel J.F. and Mercier A. 1998. Diet and feeding behavior of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* in the St. Lawrence estuary, eastern Canada. *Canadian Journal of Zoology* 76:1194–1198.
- Hammond L.S. 1982. Patterns of feeding activity in deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Bulletin of Marine Science* 32(2):549–571.
- Hauksøn E. 1979. Feeding biology of *Stichopus tremolus* a deposit feeding holothurian. *Sarsia* 64:155–159.
- Hudson I.A., Wigham B.D., Billett D.S. and Tyler P.A. 2003. Seasonality and selectivity in the feeding ecology and reproductive biology of deep-sea bathyal holothurians. *Progress in Oceanography* 59:381–407.
- Jumars P.A. and Self R.F. 1986. Gut-marker and gut-fullness methods for estimating field and laboratory effects of sediment transport on ingestion rates of deposit-feeders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 98(3):293–310.
- Kaufmann R.S. and Smith K.L. 1997. Activity patterns of mobile epibenthic megafauna at an abyssal site in the eastern North Pacific: results from a 17-month time-lapse photographic study. *Deep-Sea Research I*, 44:559–579.
- Klinger T.S., Johnson C.R. and Jell J. 1993. Sediment utilization, niche breadth and niche overlap of Aspidochirotida (Holothuroidea: Echinodermata) in the lagoon and reef flat of Heron Island, Great Barrier Reef. The 8th Echinoderm International Conference, 6–10 September, Dijon, France.
- Massin C. 1982. Effects of feeding on the environment: Holothuroidea. p. 493–497. In: Jangoux M. and Lawrence J.M. (eds). *Echinoderm nutrition*. Rotterdam: A.A. Balkema.
- Michio K., Kengo K., Yasunori K., Hitoshi M., Takayuki Y., Hideaki Y. and Hiroshi S. 2003. Effects of deposit feeder *Stichopus japonicus* on algal bloom and organic matter contents of bottom sediments of the enclosed sea. *Marine Pollution Bulletin* 47:118–125.
- Miller R.J., Smith C.R., DeMaster D.J. and Fornes W.L. 2000. Feeding selectivity and rapid particle processing by deep-sea megafaunal deposit feeders: A ²³⁴Th tracer approach. *Journal of Marine Research* 58:653–673.
- Moriarty D.J. 1982. Feeding of *Holothuria atra* and *Stichopus chloronotus* on bacteria, organic carbon and organic nitrogen in sediments of the Great Barrier Reef. *Australian Journal of Marine and Freshwater Resources* 33:255–263.
- Pawson D.L. 1966. Ecology of holothurians. p. 63–71. In: Booloottian R.A. (ed.). *Physiology of echinodermata*. New York: John Wiley & Sons.
- Powel E.N. 1977. Particle size selection and sediment reworking in funnel feeder, *Leptosynapta tenuis* (Holothuroidea, Synoptidae). *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 62:385–408.
- Rhoads D.C. and Young D.K. (1971). Animal sediment relations in Cap Cod Bay, Massachusetts. II. Reworking by *Molpadia oolitica* (Holothuroidea). *Marine Biology* 11:255–261.
- Roberts D., Moore H.M., Berges J., Patching J.W., Carton M.W. and Eardly D.F. 2001. Sediment distribution, hydrolytic enzyme profiles and bacterial activities in the guts of *Oneirophanta mutabilis*, *Psychropotes longicauda* and *Pseudostichopus villosus*: What do they tell us about digestive strategies of abyssal holothurians? *Progress in Oceanography*, 50(1–4), 443–458.
- Trefz S.M. 1958. The physiology of digestion of *H. atra* Jager with special reference to its role in the ecology of coral reefs. Ph.D. Thesis. University of Hawaii.
- Uthicke S. 1999. Sediment bioturbation and impact of feeding activity of *Holothuria (Holodeima) atra* and *Stichopus chloronotus*, two sediment feeding holothurians at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Bulletin of Marine Science* 64:129–141.
- Uthicke S. and Karez R. 1999. Sediment patch selectivity in tropical sea cucumbers (Holothuroidea: Aspidochirotida) analyzed with multiple choice experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 236(1):69–87.
- Wiedemeyer W.L. 1992. Feeding behaviour of two tropical holothurians, *Holothuria scabra* and *H. atra* from Okinawa, Japan. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*. Guam, vol. 2.
- Wigham B.D., Hudson I.R., Billett D.S.M. and Wolff G.A. 2003. Is long-term change in the abyssal Northeast Atlantic driven by qualitative changes in export flux? Evidence from selective feeding in deep-sea holothurians. *Progress in Oceanography* 59: 409–441.
- Yingst J.Y. 1976. The utilization of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit-feeding holothurian. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 23:55–69.