



DEPARTEMENT DES SCIENCES DE LA MER ET DE L'AQUACULTURE

MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES

Présenté par

Bourouba Kaouter et Kheddim Fatma Chaimae

Pour l'obtention du diplôme de

MASTER EN HYDROBIOLOGIE MARINE ET CONTINENTALE

Spécialité: Ressources Halieutiques

THÈME

Contribution à l'étude du régime et de la stratégie alimentaire chez quelques espèces d'holothurie de l'ordre des Holothuriida de la mer Méditerranée.

Soutenue le 27/09/2020

DEVANT LE JURY

Président M. Karim MEZALI

Professeur

U. Mostaganem

Encadreur M. Nor Eddine BELBACHIR

MCB

U. Mostaganem

Examineur M. Zoheir BOUZAZA

MCB

U. Mostaganem

REMERCIEMENTS

Nous remercions dieu le tout puissant de nous avoir donné la santé et la volonté d'entamer et de terminer ce mémoire.

Nous remercions très chaleureusement M. NOR EDDINE BELBACHIR Maitre de conférences B et chef de Département des Sciences de la Mer et de l'Aquaculture, pour avoir eu la gentillesse d'accepter l'encadrement de ce mémoire. Nous le remercions vivement.

Nos vifs remerciements s'adressent tout particulièrement à M. KARIM MEZALI, Professeur au Département des Sciences de la Mer et de l'Aquaculture et Directeur du Laboratoire Protection, Valorisation des Ressources Marines Littorales et Systématique Moléculaire, pour avoir accepté la présidence du jury.

Nous remercions du fond du cœur notre examinateur, Monsieur ZOHEIR BOUZAZA Maitre de Conférences B et adjoint au chef de Département des Sciences de la Mer et de l'Aquaculture, pour avoir accepté d'examiner ce travail.

Nos remerciements s'adressent également à tous nos enseignants pour leurs générosités et la grande patience dont ils ont su faire preuve malgré leurs charges pédagogiques et professionnelles. Un grand merci à tous ceux qui nous ont aidés, de près ou de loin, pour que nous puissions finaliser ce travail. Enfin, nos remerciements sont adressés plus particulièrement à nos familles et nos amis (es) qui ont su nous soutenir, nous encourager, nous aider et nous supporter tout au long des années.

DEDICACES

...La chose la plus belle dans la vie est qu'une personne réalise le souhait de lui-même et de ceux qui l'entourent et que le succès est atteint avec ses efforts et la satisfaction de ses parents...Louange à Allah, qui est le bénéficiaire de sa grâce.

A ma mère

....À ma façon et mon chemin vers le paradis au seul et précieux esprit que je lui apporte toujours et de présence d'amour et d'affection, Dame de toutes les femmes a dédié mon meilleur et mes connaissances à votre beauté et à vos sacrifices...

A mes frères et mes sœurs

...À mes frères Mohamed et Ahmed et Faicel et ma sœur Israe et ma cousine Dalal, je dédie ce travail dont le grand plaisir leurs revient en premier lieu pour leurs conseils, aides, et encouragements.

A tous mes amis de la promotion Master 2 Ressource Halieutique

C'était une grande fierté et honneur pour moi d'avoir été parmi vous.

Fatma Chaimae.

DEDICACES

C'est avec profonde gratitude et sincères mots,

Que je dédie ce travail de fin d'études à

A ma mère et mon père

, qui ont sacrifié leurs vies pour

Ma réussite et éclairé mon chemin par

leurs conseils judicieux

Je souhaite qu'Allah les prête du bonheur et une longue vie.

Je dédie aussi ce travail

À mes chers frères, et mes chères sœurs

À mes chères amies

Et en fin à toute la promotion M2 Rh 2019/2020.

Kaouter.

Résumé

Ce travail porte sur une analyse comparative de trois articles scientifiques portant sur le régime et le comportement alimentaire de quelques espèces d'holothuries de l'ordre des Holothuriida de la mer Méditerranée. Le premier article aborde le sujet avec une approche classique (analyse des contenus digestifs), tandis que le deuxième et le troisième article traite ce sujet moyennant une approche plus pointue, qui est celle des traceurs isotopique du carbone et de l'azote.

Les deux méthodes sont complémentaires entre elles et nous permettent de conclure que les holothuries étudiées utilisent différentes sources trophique. Ces organismes marins ont une large niche isotopique, indiquant un comportement alimentaire généraliste, ce qui leurs permet une meilleurs partition de la niche écologique. L'un des plus importants résultats obtenus par les auteurs des trois articles, réside dans le fait que la posidonie est consommée par l'ensemble des holothuries étudiées. Le régime alimentaire de *Holothuria poli* et *Holothuria tubulosa* des deux sites de Salamandre et de Torre Astura (Italie) est légèrement différent de ceux de *Stidia* ; au niveau de ce dernier site, les holothuries consomment des sources alimentaires appartenant à différents niveau trophiques.

Mots clés : Holothuries, régime alimentaire, isotope stable, contenu digestif, Mostaganem, Torre Astura.

Abstract

This study aimed to a comparative analysis of three scientific articles covering diet and feeding behavior of some Mediterranean Sea cucumbers. The first article treated the subject with a classic approach (digestive content analysis), while the second and third article treated this subject with a more focused approach, which is carbon and nitrogen isotopic tracers.

The two methods are complementary to each other and allow us to say that the studied holothurians use different trophic sources. These marine organisms have a large isotopic niche, indicating generalist behavior, which allows them a better ecological niche partition. One of the most important results obtained by the authors of the three articles is that all the studied sea cucumbers consume *Posidonia*. The diet of *Holothuria poli* and *Holothuria tubulosa* from the two sites of Salamandre and Torre Astura (Italy) is slightly different from those of *Stidia*, in which, sea cucumbers consume food sources belonging to different trophic levels.

Keywords: Sea cucumbers, diet, stable isotope, digestive content, Mostaganem, Torre Astura.

LISTE DES FIGURES

Figure 01 :	Classification des holothuries (In Neghli, 2014).....	6
Figure 02:	Anatomie externe d'une holothurie aspidochirote (D'après Samyne <i>et al</i> , 2006).....	8
Figure 03 :	Schéma de l'organisation interne d' <i>Holothuria tubulosa</i> : aa , anneau ambulacraire oral; bg , base de la gonade; cg , canal de la gonade (gonoducte); ct , canal transverse de communication entre les deux parties de la lacune marginale interne; e , estomac musculueux; la , lacune anastomotique avec la lacune externe; li , lacune interne; m , madréporite de l'un des tubes aquifères; md , mésentère dorsal; o , orifice génital; oa , orifice anal ; oad et oag , organes arborescents droit et gauche; oc , orifices de communication entre le coelome et l'espace péripharyngien; og , organe génital (gonade); pc , poche cloacale; r , début du rectum; v , vésicule de Poli; vp , vésicules des podia buccaux; t , tentacule (Cuenot, 1948).....	9
Figure 04 :	Tube digestif d'une holothurie, avec les différentes parties caractérisées par leurs fonctions physiologiques (In Mezali, 1998).....	12
Figure 05 :	Spicules d'holothuries vues au microscope optique (Sources : http://doris.ffessm.fr).....	13
Figure 06 :	<i>Holothuria tubulosa</i> (Holothuria).....	16
Figure 07 :	<i>Holothuria poli</i> (Roweothuria).....	17
Figure 08 :	<i>Holothuria (Panningothuria) forskali</i> projetant ses tubes de Cuvier.....	17
Figure 09 :	<i>Holothuria sanctori</i> (Platyperona).....	18
Figure 10 :	Bioturbation des sédiments par les holothuries. <i>Bohadschia argus</i> à moitié enfouie dans les sédiments d'un lagon de récifs coralliens (île Lizard, Australie) (A). <i>Holothuria lessoni</i> partiellement enfouie dans les sédiments d'un platier (Nouvelle-Calédonie) (B). <i>Bohadschia vitiensis</i> sortant des sédiments d'une baie abritée (Nouvelle-Calédonie) (C). <i>Actinopyga spinea</i> sortant des sédiments mous sur un récif peu profond (Nouvelle-Calédonie) (D). (Purcell <i>et al.</i> , 2016).....	21
Figure 11 :	Recyclage des nutriments par les holothuries (d'après Purcell <i>et al.</i> , 2016).....	22
Figure 12 :	Situations géographiques des sites de prélèvement de <i>Stidia</i> et de Salamandre (source : Belbachir, 2018).....	32

Figure 13 : Situation géographique du site de prélèvement de Torre Astura (source : Boncagni et al., 2019).....36

Figure 14 : Sources alimentaires (%) retrouvées dans le contenu digestif des holothurides du site de Stidia (A) et de Salamandre (B). Sp : spicules d'éponge ; Cr : crustacés ; Cq : coquilles de mollusques bivalves ; Fo : foraminifères ; Nm : nématodes ; Al : algues macrophytes ; Cy : cyanophycées ; Pm : feuilles mortes de posidonie ; Pv : feuilles vivantes de posidonie ; Do : débris organiques ; Dt : diatomées (sources : Belbachir et Mezali, 2018).....40

Figure 15 : Valeurs moyennes (\pm écart type) des rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$ en ‰) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) des quatre holothurides ainsi que de leurs sources alimentaires (feuilles mortes de posidonie, épiphytes de posidonie et meiofaune), au niveau du site de Stidia (symbole à fond clair) et du site de Salamandre (symbole à fond noir) (source : Belbachir et al., 2019)..... 42

Figure 16 : Niches isotopiques des quatre holothurides des sites de Stidia. Les lignes représentent les ellipses standards bivariées associées à chaque espèce d'holothurie (*H. sanctori*, *H. poli*, *H. forskali* et *H. tubulosa*, trait bleu, noir, rouge et vert respectivement) (source : Belbachir et al., 2019).....43

Figure 17 : Niches isotopiques des quatre holothurides des sites de Salamandre. Les lignes représentent les ellipses standards bivariées associées à chaque espèce d'holothurie (*H. sanctori*, *H. poli*, *H. forskali* et *H. tubulosa*, trait bleu, noir, rouge et vert respectivement) (source : Belbachir et al., 2019).....44

Figure 18 : Valeurs moyennes (\pm écart type) des rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$ en ‰) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) des deux holothurides ainsi que de leurs sources alimentaires [Magnoliophyte marines (= Seagrass), periphyton, macroalgues, sédiment marin et végétaux continentale (= Inland sources)], au niveau du site de Torre Astura (source : Boncagni et al., 2019).....45

Figure 19 : Niches isotopiques des deux holothurides des sites de Torre Astura. Les lignes épaisses représentent les ellipses standards bivariées (SEAc) associées à chaque espèce d'holothurie (source : Boncagni et al., 2019).....46

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 01 : Principales caractéristiques de différentes méthodes d'étude des régimes alimentaires des organismes (Trystram, 2016).....	26
--	----

SOMMAIRE

Introduction.....	1
--------------------------	----------

Chapitre 01:

Recherche bibliographique

I. Généralités sur les Échinodermes.....	3
---	----------

II. La classe des

Holothuries.....	4
-------------------------	----------

II.1. Généralités.....	4
------------------------	---

II.2. Taxonomie.....	4
----------------------	---

II.3. Répartition.....	7
------------------------	---

II.4. Morphologie.....	7
------------------------	---

II.4.1. Organisation externe.....	7
-----------------------------------	---

II.4.2. Organisation interne.....	9
-----------------------------------	---

II.4.2.1. La cavité coelomique.....	10
-------------------------------------	----

II.4.2.2. L'appareil ambulacraire.....	10
--	----

II.4.2.3. Les organes arborescents (arbres respiratoires).....	10
--	----

II.4.2.4. Les organes génitaux.....	10
-------------------------------------	----

II.4.2.5. Systèmes digestifs.....	10
-----------------------------------	----

II.4.2.6. Système nerveux.....	12
--------------------------------	----

II.4.2.7. L'anneau calcaire.....	13
----------------------------------	----

II.4.2.8. Endosquelette.....	13
------------------------------	----

II.4.2.9. Les tentacules.....	14
-------------------------------	----

II.5. Reproduction.....	14
-------------------------	----

II.6. Ecologie de quelques espèces d'holothuries.....	15
---	----

II.6.1. <i>Holothuria (Holothuria) tubulosa</i>	15
---	----

II.6.2. <i>Holothuria (Roweothuria) poli</i>	16
--	----

II.6.3. <i>Holothuria (Panningothuria) forskali</i>	17
---	----

II.6.4. <i>Holothuria (Platyperona) sanctori</i>	18
--	----

II.7. Régime et comportement alimentaire des holothuries.....	19
---	----

II.8. Importance écologique des holothuries.....	20
--	----

II.8.1. La bioturbation.....	20
------------------------------	----

II.8.2. Nettoyage du sédiment.....	22
------------------------------------	----

II.8.3. Recyclage des nutriments.....	22
---------------------------------------	----

II.8.4. Rôle dans les réseaux trophiques.....	23
II.9. Intérêt économique.....	24
II.10. Méthodes d'étude du régime alimentaire.....	25
II.10.1. Analyse des contenus stomacaux.....	27
II.10.2. Analyse des isotopes stables.....	28
II.10.2.1. Notion de niche isotopique.....	28

Chapitre 2 :

Matériel et méthodes

I. Objectif du travail.....	30
II. Article 01.....	31
II.1. Description des sites.....	33
II.3. Etude du régime alimentaire - Méthodes des contacts -.....	33
II.4. Etude de la sélectivité - Indice d'Ivlev -.....	33
III. Article 02.....	34
III.1. Description des sites d'études.....	34
III.2. Prélèvements.....	34
III.3. Etude du régime alimentaire - isotopes stables -.....	34
III.4. Analyse et traitement des données.....	35
IV. Article 03.....	35
IV.1. Description des sites d'études.....	36
IV.2. Prélèvements.....	36
IV.3. Etude du régime alimentaire - isotopes stables	37
IV.4. Analyse et traitement des données.....	37

Chapitre 3:

Résultats et discussion

I. Résultats.....	39
I.1. Article 01.....	39
I.2. Article 02.....	41
I.2.1. Composition isotopique.....	41
I.2.2. Caractéristiques des niches isotopiques.....	43
I.2.2.1. Stidia.....	43
I.2.2.2. Salamandre.....	44
I.3 Article 03.....	44
I.3.1. Composition isotopique.....	44

I.3.2. Caractéristiques des niches isotopiques.....	46
II. Discussion.....	47
Conclusion.....	49
Références bibliographiques.....	50

INTRODUCTION

Introduction

Les holothuries aspidochirotés constituent l'un des plus importants compartiments benthique de l'écosystème à *Posidonia oceanica* ; leur rôle dans le réseau trophique détritivore de cet écosystème est considérable (Zupo et Fresi, 1984). De nombreux travaux scientifiques ont axés leurs travaux sur le comportement alimentaire des holothuries ; les travaux effectués en Algérie évoquent un comportement alimentaire sélectif chez ces organismes marins (Mezali et Soualili 2013 ; Belbachir *et al.*, 2014). L'avantage de cette sélectivité est d'obtenir des aliments avec une grande valeur nutritionnelle, ce qui augmenterait leurs gains en énergie. La sélectivité chez les holothuries pourrait également être un moyen de partition de la niche écologique entre les différentes espèces qui vivent dans le même habitat (Belbachir, 2012 ; 2018). D'autres travaux se sont intéressés au régime alimentaire de ces organismes marins ; plusieurs espèces d'holothuries ont été étudiées et différentes méthodes ont été utilisées. En Algérie, les données sur le régime alimentaire des holothuries aspidochirotés sont peu nombreuses (Mezali *et al.*, 2003 ; Belbachir et Mezali, 2018 ; Belbachir *et al.*, 2019). Dans cette optique, nous estimons être importants d'aborder cet axe de travail, sur quelques espèces d'holothuries aspidochirotés de la zone côtière de Mostaganem.

Différentes techniques permettent d'étudier les relations trophiques entre les espèces. Il existe des méthodes traditionnelles qui se basent sur l'observation directe du comportement alimentaire des animaux, ou sur des approches plus indirectes comme l'analyse des contenus stomacaux. Néanmoins, ces méthodes classiques ne peuvent en aucun cas nous donner avec précision la nature de l'aliment qui est réellement assimilé ; d'où l'importance des marqueurs biochimiques tels que les isotopes stables du carbone et de l'azote. Ces marqueurs offrent une

méthode indirecte pour identifier avec précision les composantes du régime alimentaire des animaux.

Compte tenu de la situation sanitaire actuelle (COVID-19), la partie pratique de ce travail n'a pas été réalisée. Cependant, nous avons opté pour une analyse de trois articles scientifiques portant sur l'étude du régime alimentaire des holothuries. Le premier article qui est celui de **Belbachir et Mezali (2018)**, qui aborde cet axe de recherche moyennant la méthode classique de l'analyse des contenus stomacaux. Par ailleurs, les deux autres articles, à savoir **Boncagni et al ., (2019)** et **Belbachir et al., (2019)**, abordent le même axe de recherche, mais avec une approche beaucoup plus robuste qui est celle des isotopes stables du Carbone et de l'Azote.

CHAPITRE 1 :
RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE

I. Généralités sur les Échinodermes

En termes de nombre d'espèces, la partie la plus importante de la biodiversité connue sur terre est représentée par les invertébrés. Cet ensemble d'êtres vivants est constitué par plusieurs embranchements, dont le plus important est celui des Echinodermes.

Les Echinodermes existent depuis plus de 500 millions d'années ; on en compte environ 7000 espèces vivantes et 13000 espèces fossiles (Pawson, 2007). On les trouve dans toutes les mers, sous toutes les latitudes et à presque toutes les profondeurs. Ce groupe renferme différents animaux (Guille *et al.*, 1986). Cet embranchement présente trois caractères essentiels :

- Offrent une symétrie pentaradiée ;
- Possèdent un squelette externe (les holothuries possèdent des plaques osseuses et un anneau calcaire) formé de nombreuses plaques calcaires ;
- Présentent un appareil très particulier qui n'existe dans aucun autre groupe du règne animal ; l'appareil aquifère.

Le nom Echinoderme vient de deux termes grecs : échions (=épineux) et derma, qui signifie « peau de hérisson », dont l'aspect est dû à l'endosquelette situé juste sous le mince tégument et composé de plaques dures riches en calcium [*In* Neghli, (2014)]. Exclusivement marins, ils constituent l'un des phylums le mieux caractérisé du règne animal. Ces espèces vivent exclusivement en mer ; on ne connaît pas une seule espèce qui ait pénétré en eau douce ; ils supportent très difficilement une diminution dans la salinité de l'eau.

Les Echinodermes actuels se composent de cinq classes ; ces classes très différentes d'aspect sont : les astérides ou étoiles de mer (Classe Asteroidea), les ophiures (Classe Ophiuroidea), les échinides ou oursins de mer (Classe Echinoidea), les crinoïdes ou

lys de mer (Classe Crinoidea) et enfin les holothuries ou concombres de mer (Classe Holothuroidea) [In, Belbachir (2012)].

II. La classe des Holothuries

II.1. Généralités

Les Holothuries sont des animaux marins à symétrie pentaradiée (d'ordre 5) parfois masquée par une symétrie bilatérale, possédant un squelette intradermique formé de nombreuses plaques ou spicules calcaires. Ils présentent un appareil aquifère encore appelé système ambulacraire ; celui-ci est formé d'un système de canaux internes connectés à des extensions externes. Cet appareil particulier n'existe dans aucun autre groupe du règne animal, il assure principalement le mouvement et la nutrition (Meglitsch, 1975).

En milieu récifal elles sont considérées comme des éléments importants de la chaîne alimentaire à différents niveaux trophiques. Elles 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.

II.2. Taxonomie

Les *Holothuroidea* sont l'une des cinq classes appartenant à l'embranchement des Echinodermes. Ces derniers regroupent également les étoiles de mer (*Asteroidea*), les oursins (*Echinoidea*), les crinoïdes (*Crinoidea*) et les ophiures (*Ophiuroidea*) (Baker *et al.*, 1986). Les *Holothuroidea* constitue la deuxième classe la plus diversifiée des Echinodermes ; avec plus de 1400 espèces appartenant à 160 genres (Smiley, 1994 ; Navarro, 2012) ; cette classe est subdivisée en trois sous-classes : les *Apodacea*, les *Aspidochirota* et les *Dendrochirota* et six ordres (*apodida*, *molpadiida*, *aspidochirotida*, *elasipodia*, *dendrochirotida*, *dactylochirotida*). Ces ordres se distinguent d'après (Hendler *et al.*, 1995) :

Recherche bibliographique

- La présence, l'absence, la distribution et l'arrangement des pieds ambulacraires,
- La forme des tentacules buccaux (digités, dendritiques, pennés ou en forme de pelle),
- La présence ou l'absence de muscles rétracteurs oraux, d'arbres respiratoires et de tubes de Cuvier.

L'aspect général du corps, de la couronne calcaire et des spicules, sont également pris en considération afin de déterminer les différents ordres des holothuries (Pawson et Pawson, 2008 ; Mezali, 2008). Certaines espèces se ressemblant beaucoup, une étude des spicules peut permettre leur différenciation (Kerr *et al.*, 1993).

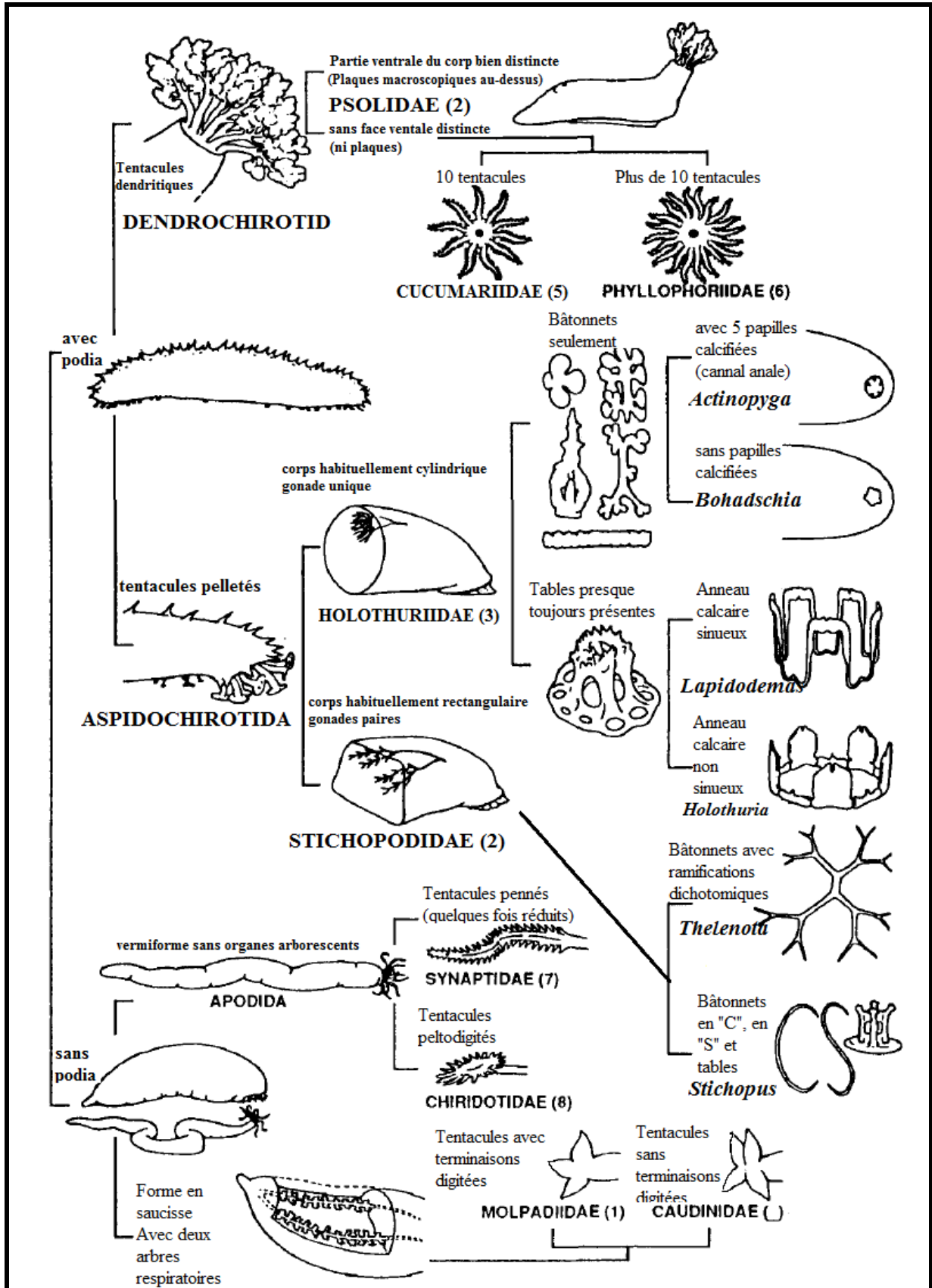


Figure 1 : Classification des holothuries (In Neghli, 2014).

II.3. Répartition

Les holothuries se trouvent dans de nombreux biotopes marins à toutes les latitudes, des zones intertidales aux plus grandes profondeurs. Elles sont généralement benthiques à l'exception de certaines Elaspodes pélagiques. Bien que certaines espèces se trouvent sur les substrats durs (roches, anfractuosités, récifs coralliens) ou en épibioses sur des végétaux ou des invertébrés, elles sont surtout caractéristiques des fonds meubles, pouvant vivre soit à leur surface, soit, de manière temporaire ou permanente dans le sédiment, n'exposant que leurs tentacules.

La répartition des différents groupes dans les zones littorales est marquée par la prédominance de l'ordre des Aspidochiotes dans les zones intertropicales et celle des Dendrochiotes aux latitudes tempérées et élevées. La diversité est maximale dans les zones littorales tropicales (Conand, 1994).

II.4. Morphologie

II.4.1. Organisation externe

Les holothuries sont généralement cylindriques, légèrement effilées aux extrémités. Leur taille très variable (de quelques mm à plus de 3 m) et leur corps peut être vermiforme, serpentiforme ou en forme de concombre (Khoukhi, 2002). Elles présentent souvent une symétrie bilatérale qui masque la symétrie pentaradiée (Massin et Van Den Spiegel, 1990) ; avec une face ventrale appelée trivium et une face dorsale appelée bivium (Fig. 2).

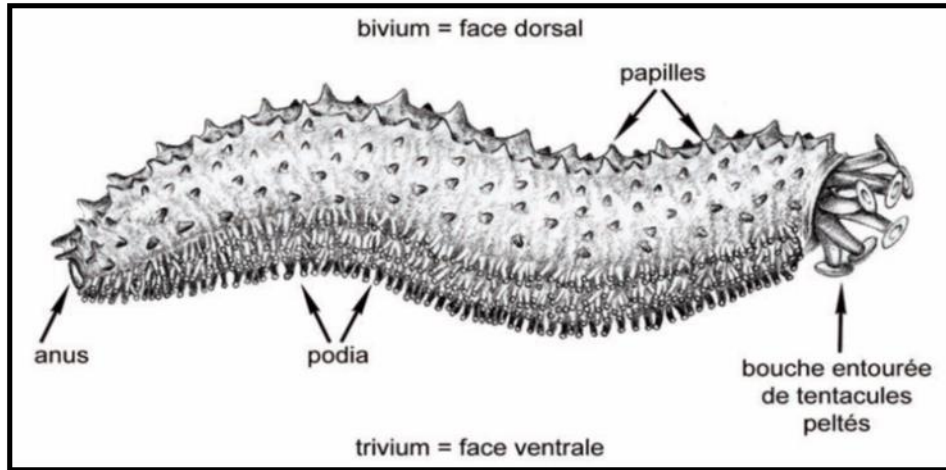


Figure 2 : Anatomie externe d'une holothurie aspidochirote (D'après Samyn *et al.*, 2006).

Le corps est constitué de cinq pièces inter-ambulacraires orientées de la bouche à l'anus ; il est marqué par la présence de pieds ambulacraires terminés par une ventouse (Samyn *et al.*, 2006). Ce sont ces structures qui permettent à l'animal de se fixer et de se déplacer sur le substrat. Sur le bivium, il existe également des podia sans ventouse, appelés papilles. Le nombre ainsi que l'arrangement des podia et des papilles varient selon le taxon.

Dans la plupart des cas, la face ventrale se différencie de la face dorsale de telle sorte que trois pièces ambulacraires s'allongent ventralement et constituent « le trivium » ou la « semelle rampante » sur laquelle l'animale se déplace. Par contre, les deux autres pièces ambulacraires s'allongent dorsalement pour constituer le « bivium » (In Mezali, 1998).

L'aspect du corps des holothuries vari du molle à l'état de relâchement au rigide et dure à l'état de contraction (Grasse, 1948 In Mezali, 1998) ; cette forme vari selon la contractilité du corps des holothuries (Fisher, 1987). La paroi du corps est dure et épaisse (Mezali, 1998).

II.4.2. Organisation interne

L'anatomie interne d'une holothurie est relativement simple (Fig. 3).

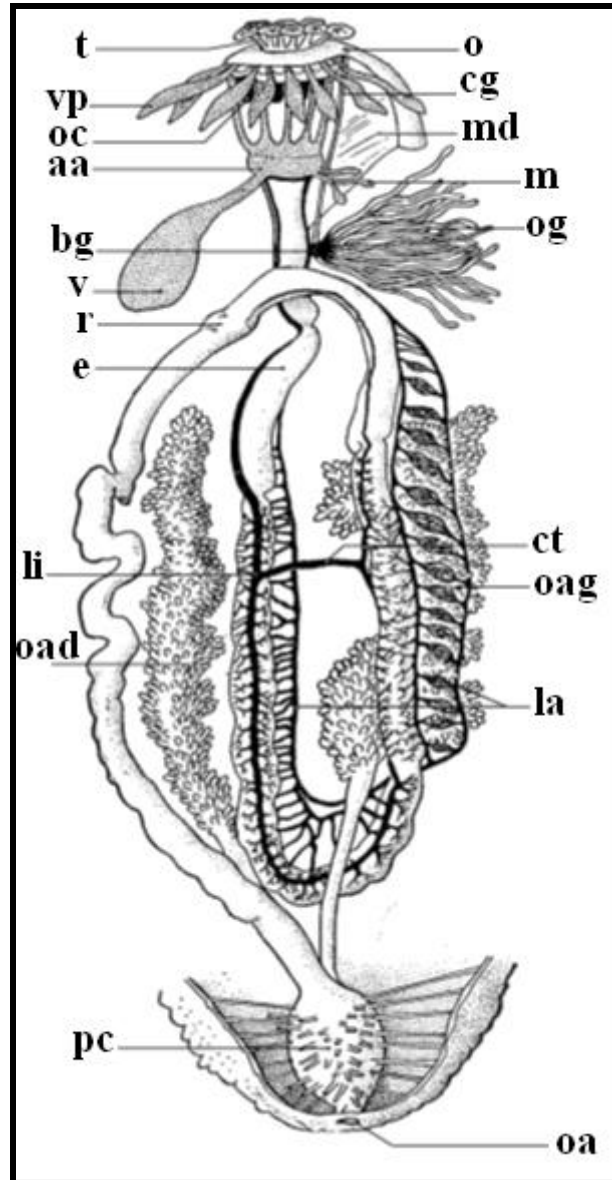


Figure 3 : Schéma de l'organisation interne d'*Holothuria tubulosa* : **aa**, anneau ambulacraire oral; **bg**, base de la gonade; **cg**, canal de la gonade (gonoducte); **ct**, canal transverse de communication entre les deux parties de la lacune marginale interne; **e**, estomac musculueux; **la**, lacune anastomotique avec la lacune externe; **li**, lacune interne; **m**, madréporite de l'un des tubes aquifères; **md**, mésentère dorsal; **o**, orifice génital; **oa**, orifice anal ; **oad** et **oag**, organes arborescents droit et gauche; **oc**, orifices de communication entre le coelome et l'espace péripharyngien; **og**, organe génital (gonade); **pc**, poche cloacale; **r**, début du rectum; **v**, vésicule de Poli; **vp**, vésicules des podia buccaux; **t**, tentacule (Cuenot, 1948).

Elle se caractérise par la présence de :

II.4.2.1. La cavité cœlomique

Représente la majorité du poids d'une holothurie ; elle contient le liquide cœlomique (Mezali, 1998).

II.4.2.2. L'appareil ambulacraire

L'appareil ambulacraire (ou aquifère) est un véritable système hydraulique, qui contribue au mouvement ou à l'alimentation de l'animal. Il consiste en un réseau de canaux hydrauliques comprenant un anneau central duquel partent cinq tubes radiaires s'étendant dans le corps et les bras (*In* Neghli, 2014).

II.4.2.3. Les organes arborescents (arbres respiratoires)

On peut dire qu'ils jouent le rôle de poumons, ils se localisent au niveau de la partie antérieure de la cavité cœlomique et débouchent sur le cloaque. Les arbres respiratoires (Fig. 3), peuvent se remplir d'eau de mer qui pénètre par l'anus ; elles contribuent dans la régulation de l'oxygène.

II.4.2.4. Les organes génitaux

Ils se localisent dans la partie antérieure de la cavité cœlomique (Fig. 3). Les sexes sont séparés, mais il existe dans certains cas des espèces hermaphrodites. La couleur des gonades se diffère selon le sexe (Mezali, 1998).

II.4.2.5. Systèmes digestifs

Le système digestif des Holothuries est formé d'un canal tubulaire. Il commence par une bouche sans dents plus au moins ronde entouré par une couronne de

tentacules, qui servent à l'exploitation du sédiment et la capture de la nourriture. La bouche est suivie d'un pharynx et d'un œsophage ; l'intestin qui suit est très long, ceci pour optimiser la digestion d'une alimentation peu énergétique (la digestion peut durer jusqu'à 36 heures chez certaines espèces) ; le gros intestin se termine par une poche cloacale (Fig. 3), où peuvent vivre certains symbiotes (Jans et Jangoux, 1990).

Il existe deux nomenclatures assignées aux différentes régions du tube digestif (Ferral et Massin, 1982). La première qui est plus détaillée, repose sur une étude de structures anatomiques et histologiques (Massin, 1980). La deuxième est plus sommaire, elle repose plutôt sur l'aspect fonctionnel et qui divise le tube digestif en trois parties (Ferral et Massin, 1982 ; Chekaba, 2002 ; Mezali *et al.*, 2003).

Massin et Jangoux (1976) ont subdivisé le tube digestif en trois parties pouvant être caractérisées par leurs fonctions physiologiques respectives (Fig. 4). La première partie, zone de stockage du sable s'étend de la bouche au sphincter marqué par l'inversion des couches musculaires de la paroi digestive. La deuxième partie, zone digestive correspond au segment digestif entouré par le réseau admirable. La dernière partie, zone d'élimination se compose de la quasi-totalité du deuxième tronçon digestif descendant.

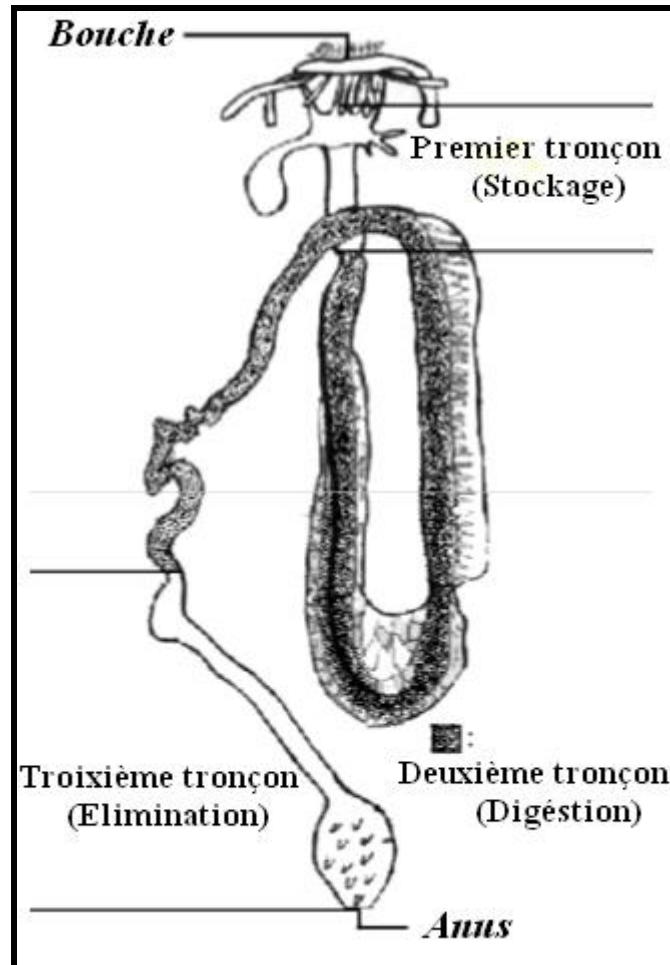


Figure 4 : Tube digestif d’une holothurie, avec les différentes parties caractérisées par leurs fonctions physiologiques (In Mezali, 1998).

II.4.2.6. Système nerveux

Le système nerveux est constitué comme chez tous les Echinodermes d'un anneau nerveux péri-stomacal, rond ou pentagonal, duquel partent cinq nerfs radiaux qui innervent tout le corps et notamment les aires ambulacraire. Les organes de sens des holothuries sont représentés par des cellules sensorielles réparties sur la surface du corps. Il existe également des taches pigmenté photosensibles sur leur corps (Demoor *et al.*, 2003).

II.4.2.7. L'anneau calcaire

Formé d'articles solides dont les particularités de structure, de position, de mode d'insertion, de rapports entre eux, fournissent de bons caractères de classification.

II.4.2.8. Endosquelette

Les holothuries se distinguent des autres classes d'échinidés par l'absence de plaques externes et par l'existence d'un squelette dermique ou endosquelette qui conserve chez l'adulte un état embryonnaire ; cet endosquelette est constitué par des sclérites (appelés également spicules ou ossicules) (Fig. 5) (Mezali, 1998). Ces sclérites ont des formes variées et sont utilisées dans la classification des différentes espèces.



Figure 5 : Spicules d'holothuries vues au microscope optique (Source : <http://doris.ffessm.fr>).

II.4.2.9. Les tentacules

La bouche est entourée de tentacules ramifiées (Fig. 3) ; ces tentacules correspondant à une modification des pieds ambulacraires « podia » hautement contractile, servant à collecter la nourriture sur le fond (Koehler, 1921).

II.5. Reproduction

Plusieurs travaux portant sur la reproduction des holothuries de la cote algérienne ont été abordés (Mezali *et al.*, 2014 ; Sliman Tamacha *et al.*, 2019). Dans la majorité des cas, les holothuries sont gonochoriques (soit mâles soit femelles), elles ne présentent pas de dimorphisme sexuel extérieur apparent. Le mode de reproduction sexuée est le principal moyen de reproduction chez la majorité des espèces d'holothuries connues ; mais il existe des cas d'hermaphrodisme chez certaines espèces (Smiley *et al.*, 1991; Mackey et Hentschel, 2001). En période de ponte, les animaux se rassemblent et émettent, après s'être dressé verticalement, leurs produits génitaux en pleine eau dans un synchronisme parfait (Neghli, 2014).

Les holothuries présentent également un mode de reproduction asexuée qui est la scissiparité ; après scission transversale l'individu régénère par la suite la partie manquante. Smiley *et al.*, (1991) décrivent trois modes de fission parmi les holothuries :

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

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

Le troisième mode de fission est similaire à la seconde en ce qu'il implique une constriction du corps, mais au lieu de se diviser en trois parties, le concombre de mer ne se divise qu'en deux moitiés.

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

II.6. Ecologie de quelques espèces d'holothuries

II.6.1. *Holothuria (Holothuria) tubulosa*

Essentiellement littorale, *Holothuria (H.) tubulosa* (Fig. 6) est l'une des espèces les plus communes de la méditerranée (Azzolina et Harmelin, 1989 In Mezali, 2008). Cette espèce peut être retrouvée entre -0.5 et -100 m de profondeur et fréquente différents biotopes tel que : sable, vase, sous les pierres, à la base des rochers côtiers ainsi qu'au niveau de l'herbier à *Posidonia oceanica* (Mezali, 2004 ; 2008). *Holothuria (H.) tubulosa* est souvent associées à *Holothuria (R.) poli* dans l'herbier de Posidonies ou sur le fond rocheux (Francour, 1990). C'est une holothurie cylindrique en forme grossière de concombre, mesurant jusqu'à 40 cm de long pour 6 cm de large. La bouche est située à l'extrémité antérieure, et comporte des tentacules buccaux courts et difficilement visibles, alors que le cloaque est situé à l'autre extrémité. Sa peau est de couleur brun clair tirant parfois sur le rouge ou le violacé, et il s'y dresse de grosses papilles caractéristiques, grossièrement pointues (mais molles). L'épiderme sécrète un mucus protecteur salissant, que l'animal renouvelle régulièrement. Sa face ventrale est largement tapissée de trois rangées de podia, qui sont les organes de la locomotion. Elle n'a pas de tubes de Cuvier.



Figure 6 : *Holothuria (Holothuria) tubulosa*

II.6.2. *Holothuria (Roweothuria) poli*

Holothuria (R.) poli (Fig. 7) est une espèce essentiellement méditerranéenne et littorale, vivant entre 0 et - 12 m de profondeur et peut même être retrouvée entre -80 et -250 m de profondeur (Cherbonnier, 1956 *In* Mezali, 2008). Cette espèce fréquente des biotopes très variés : sable, vase détritique, roche, Caulerpe et herbier de Posidonies (Francour, 1984).

C'est une holothurie cylindrique en forme grossière de concombre, mesurant jusqu'à 25 cm de long pour 5 cm de large. La bouche est située à l'extrémité antérieure, et est entourée d'une vingtaine de tentacules buccaux, alors que le cloaque est situé à l'autre extrémité. Sa peau contractile est irrégulière et rugueuse, constellée de tubercules et de rides ; elle apparaît généralement très sombre, avec une coloration plus ou moins homogène. Le plus souvent, elle sécrète un mucus qui agglomère sur sa peau du sable, des algues et toutes sortes de débris, lui permettant de se camoufler ou de décourager les éventuels prédateurs (voire de se protéger du soleil à faible profondeur). Elle ne possède pas de tubes de Cuvier. Sa face ventrale est largement tapissée de podias blancs, qui sont les organes de la locomotion.



Figure 7 : *Holothuria (Roweothuria) poli*

II.6.3. *Holothuria (Panningothuria) forskali*

Holothuria (P.) forskali (Fig. 8) est une espèce de concombre de mer de la famille des Holothuriidés. On les trouve en Atlantique nord-est et en Méditerranée, jusqu'à - 100 m de profondeur, bien qu'elle soit considérée comme espèce littorale (Azzolina et Harmelin, 1989 *In* Mezali, 2008).



Figure 8 : *Holothuria (Panningothuria) forskali* projetant ses tubes de Cuvier.

Cette espèce habite les rebords sublittoraux et les ravins (Astall et Johns, 1991 *In* Mezali, 2008) ; elle est souvent retrouvée fixée sur le substrat dur, sous les roches entre les pierres et dans l'herbier de Posidonies (Mezali, 2008).

II.6.4. *Holothuria (Platyperona) sanctori*

Holothuria (P.) sanctori (Fig. 9) est distribuée à travers la mer Méditerranée et l'Atlantique Est. Cette espèce préfère l'ombre des substrats rocheux (Pawson, 1978 *In* Mezali, 2008) et les tombants de mattes de l'herbier à *Posidonia oceanica* (Mezali, 2004).



Figure 9 : *Holothuria (Platyperona) sanctori*

Ce sont des holothuries benthiques à la silhouette cylindrique, vivant généralement dans des eaux peu profondes dont elles contribuent à la pureté en filtrant le sédiment. Leur corps est plus ou moins mou, et généralement hérissé de papilles dorsales ; la bouche est entourée d'une vingtaine de tentacules peltés qui servent à amener la nourriture (le sédiment) à la bouche. La plupart des espèces sont capables de se défendre en émettant des tubes de Cuvier.

II.7. Régime et comportement alimentaire des holothuries

La majorité des holothuries sont dépositives et détritivores, qui utilisent différentes stratégies pour puiser leurs aliments dans les cinq premiers millimètres de sédiments (Mezali, 1998 ; Chekaba, 2002) ; ceci à l'aide de ces tentacules péribuccaux. Les sédiments ingérés par les holothuries aspidochirotés, se composent principalement de matières inorganiques (débris de corail, test de foraminifères, restes de coquillages et restes inorganiques du benthos), de matières détritivores organiques (feuilles mortes de Posidonies, 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 ; Roberts *et al.*, 2000 ; Belbachir et Mezali, 2018). Au cours du cycle vital d'une espèce, un changement alimentaire peut se produire. Les juvéniles de *Stichopus japonicus* ingèrent plus de microalgues et de détritus que les adultes (Choe, 1963). C'est également le cas chez *Holothuria juscogilva*, dont les juvéniles vivent dans les prairies de phanérogames marines (Gentle, 1979).

Le rythme de nutrition est variable chez les holothuries, il peut aller d'un rythme en continu de jour et de nuit chez *Holothuria atra*, à un rythme nocturne ou en rapport avec le changement d'intensité lumineuse chez *Holothuria scabra* (Yamanouchi, 1956). Des rythmes saisonniers d'arrêt d'alimentation ont été observés chez des espèces tempérées (Choe, 1963 ; Yingst, 1974 ; Fankboner et Cameron, 1985).

Le sédiment avalé transite dans le tube digestif tubulaire, ce dernier présente trois tronçons dont chacun correspond à une fonction spécifique : le tronçon de stockage "Foregut", qui est capable d'emmagasiner de grandes quantités de sable ; le tronçon digestif "Midgut", à partir duquel se fait l'extraction et l'absorption de la matière organique ; enfin le tronçon d'élimination "Hindgut", où se condensent les chapelets de pelotes fécales (Mezali,

2008). Après avoir transité dans le tube digestif, le sédiment passe dans le cloaque et est rejeté par l'anus sous forme de fèces (Sloan, 1979 ; Massin, 1982).

De nombreuses recherches se sont focalisées sur la sélectivité des holothuries dans leurs alimentations. En effet, des observations de sélectivité chimique vis-à-vis de la matière organique ont été décrites par plusieurs auteurs, dont (Moriarty, 1982, Mezali, 2004 ; Mezali et soualili, 2013 et Belbachir *et al.*, 2014). Selon Massin et Jangoux, (1976), *Holothuria (H). tubulosa* est capable de reconnaître les particules revêtues de matière organique, selon leur richesse ; cette reconnaissance des particules est assurée par des récepteurs gustatifs présents à l'extrémité des tentacules péribuccaux. Cette stratégie de nutrition peut varier avec la saison et l'état du sédiment.

La sélectivité exercé par les Holothuries, pourrait non seulement les avantagé dans l'obtention des aliments avec une grande valeur nutritionnelle, mais aussi pourrait être un moyen de partition de la niche écologique, entre les différentes espèces qui vivent dans le même habitat (Sloan et Von Bodungen, 1980).

II.8. Importance écologique des holothuries

II.8.1. La bioturbation

La bioturbation fait référence à un mélange de couches de sédiments par des organismes vivant. La bioturbation des holothuries peut avoir de nombreux effets sur (Reise, 2002 ; Lohrer *et al.*, 2004) :

- La perméabilité des sédiments,
- Le gradient chimique des eaux interstitielles,
- La composition granulométrique des sédiments superficiels,

- Le flux des nutriments inorganique.

La remontée des couches sédimentaires inférieures vers la surface par le biais de la bioturbation, permet l'interaction du sédiment avec l'oxygène de la colonne d'eau ; ce qui génère un accroissement de la production primaire, ainsi qu'une augmentation de la biomasse et de la diversité de l'endofaune (Solan *et al.*, 2004).

Certaines espèces d'holothuries s'enfouissent partiellement ou totalement sous la surface des sédiments (Fig. 10) ; ce qui permet le mélange des sédiments sur quelques dizaines de centimètres de profondeur (Mercier *et al.*, 1999 ; Purcell *et al.*, 2016). Les holothuries aspidochirotés qui restent à la surface des sédiments, remanient la couche sédimentaire supérieure par l'ingestion et la libération des fèces et par leur locomotion en surface. Cette activité de bioturbation peut jouer un rôle important dans la redistribution des sédiments de surface (Uthicke, 1999).

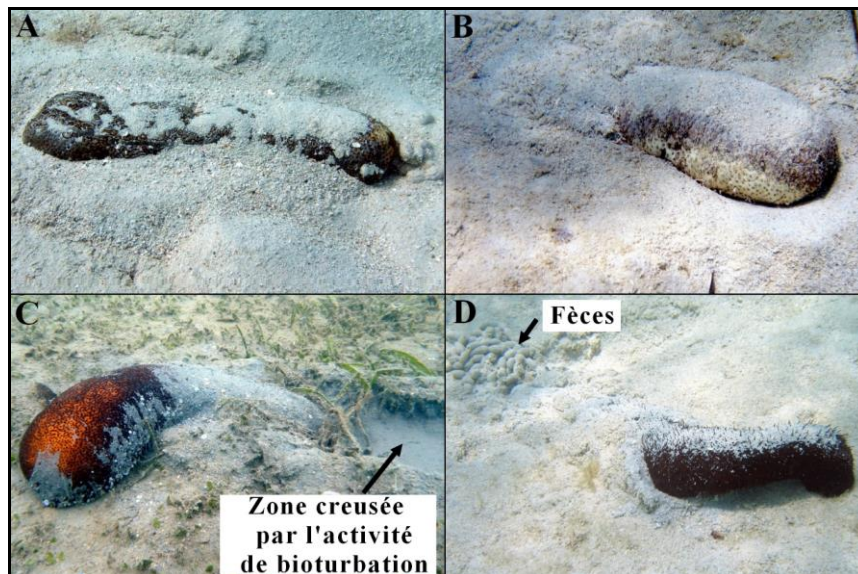


Figure 10 : Bioturbation des sédiments par les holothuries. *Bohadschia argus* à moitié enfouie dans les sédiments d'un lagon de récifs coralliens (île Lizard, Australie) (A). *Holothuria lessoni* partiellement enfouie dans les sédiments d'un platier (Nouvelle-Calédonie) (B). *Bohadschia vitiensis* sortant des sédiments d'une baie abritée (Nouvelle-Calédonie) (C). *Actinopyga spinea* sortant des sédiments mous sur un récif peu profond (Nouvelle-Calédonie) (D). (Purcell *et al.*, 2016).

II.8.2. Nettoyage du sédiment

Certaines holothuries aspidochirotés rejettent des fèces (Fig. 10D) qui sont souvent moins riches en matières organiques par rapport aux sédiments consommés ; ce qui permet de les considérer comme nettoyeurs de sédiments (MacTavish *et al.*, 2012 ; Yuan *et al.*, 2015). Le transit intestinal des sédiments ingérés par les holothurides aspidochirotés, semble également faciliter la décomposition de la matière organique par les bactéries des sédiments (MacTavish *et al.*, 2012).

II.8.3. Recyclage des nutriments

Le recyclage de la matière organique est l'une des principales fonctions des holothuries (Massin, 1982 ; Birkeland, 1988). La digestion des composés riches en azote (tel que les protéines) par des holothuries conduit à une conversion de l'azote organique en azote inorganique, qui à son tour peut être absorbé par les producteurs primaires en tant que nutriment (Fig. 11). Les holothuries aspidochirotés excrètent l'azote inorganique sous forme d'ammonium ; de petites quantités de phosphate sont également libérées (Uthicke, 2001a).

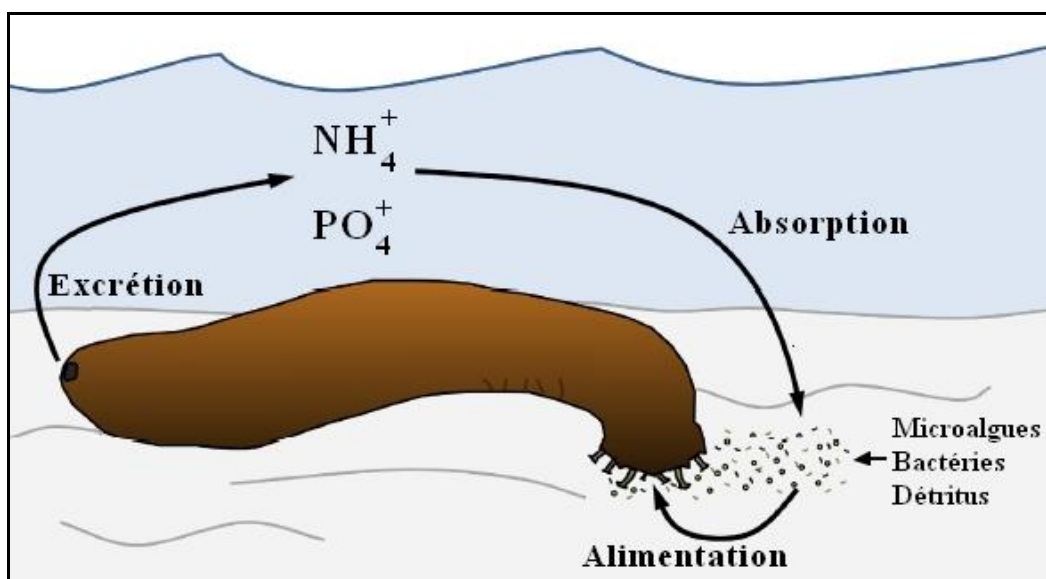


Figure 11 : Recyclage des nutriments par les holothuries (d'après Purcell *et al.*, 2016).

Certains auteurs ont remarqué une forte productivité du microphytobenthos, lorsqu'ils se trouvaient à proximité des holothuries (Uthicke et Klumpp, 1998) ; la communauté microphytobenthiques constitue à son tour une source de nourriture pour les holothuries (Purcell *et al.*, 2016). Ainsi, d'une part, les holothuries dépositives réduisent la biomasse du microphytobenthos en les consommant ; d'autre part, augmente leurs productivité en libérant les nutriments nécessaire à leurs photosynthèses (Uthicke, 2001b).

Les holothuries peuvent également digérer partiellement la matière organique la rendant plus disposée à la dégradation par les bactéries ou d'autres organismes appartenant à d'autres niveaux trophiques (Purcell *et al.*, 2016). *Holothuria tubulosa*, par exemple, consomme des débris de *Posidonia oceanica*, accélère la dégradation de ces débris et facilite leurs pénétration dans les sédiments, favorisant ainsi leurs recyclage et leurs disponibilité pour les communautés benthiques des herbiers (Costa *et al.*, 2014).

II.8.4. Rôle dans les réseaux trophiques

Les holothuries sont consommées par au moins 19 espèces d'étoiles de mer, 17 espèces de crustacées, plusieurs espèces de gastéropodes et environ 30 espèces de poissons (Francour, 1997 ; Dance *et al.*, 2003). Par conséquent, ces animaux marins peuvent constituer une importante source de nourriture pour des espèces appartenant à plusieurs niveaux trophiques. Dans les régions tropicales, une vaste gamme d'invertébrés et de poissons benthiques consomment avidement les holothuries. Dans certains cas, les concombres de mer offrent leurs organes internes au prédateur, après une éviscération volontaire (Purcell *et al.*, 2016). Les espèces appartenant au genre *Stichopus* peuvent éliminer des parties de leur paroi corporelle dans le but de distraire le prédateur (Kropp, 1982).

La littérature montre que le transfert de l'énergie à partir des holothuries se fait vers un grand nombre d'espèces prédatrices à la fois benthiques (crabes, gastéropodes et étoiles de mer) et benthopélagiques (mammifères et poissons). En prélevant le plancton de la colonne d'eau, les holothuries dendrochirotes suspensivores contribuent au couplage benthopélagiques (Hamel et Mercier, 1998). Les holothuries constituent une voie importante, par laquelle l'énergie provenant des détritiques et du plancton peuvent être transférés dans les réseaux trophiques benthiques et benthopélagiques (Purcell *et al.*, 2016).

II.9. Intérêt économique

Bien que les holothuries soient étudiées pour leurs propriétés pharmacologiques (certains composants isolés révèlent des propriétés antibactériennes, antiinflammatoires voir même anticoagulantes) ou physiques (certains organes comme les tubes de Cuvier possèdent des propriétés collantes), c'est pour leur utilisation en médecine traditionnelle et pour leur valeur culinaire que les holothuries sont le plus recherchées.

Certaines espèces sont ainsi consommées depuis très longtemps par les populations asiatiques. La préparation la plus simple est sans doute celle utilisé au Japon et en Corée où la peau et les muscles longitudinaux sont mangés crus accommoder d'une sauce au vinaigre de soja. D'autres organes comme les gonades, l'intestin et les poumons, après salage et/ou fermentation sont également considérés comme des mets de choix par certaine population asiatique. C'est néanmoins le tégument sec, appelé «bêche-de-mer» ou «trévang» (mot malais) ou «hai-som» (mot chinois), obtenu par cuisson et séchage, qui est le produit le plus utilisé dans les repas à base d'holothuries.

Dans certains pays, les holothuries constituent la ressource halieutique, la plus importante, pour l'économie de produits de la mer autres que les poissons. La majorité des

holothuries sont récoltées et exportées afin d’approvisionner le marché de la « bêche-de-mer », qui constitue le produit le plus utilisé dans les repas à base d’holothuries (Samyn *et al.*, 2006). Certaines espèces d’holothuries atteignent un prix de 15-40 USD le kilogramme (Bruckner, 2005). Mis-à-part le fait d’être riches en protéines, pauvres en lipides, riches en acides aminés et en oligo-éléments ; la chair d’holothuries est censée contenir des substances chimiques possédant des propriétés antibactériennes et antifongiques (Haug *et al.*, 2002).

II.10. Méthodes d’étude du régime alimentaire

Comprendre le fonctionnement des écosystèmes marins, passe inévitablement par une maîtrise de l’écologie trophique. Ceci a permis le développement de nombreuses techniques d’étude en écologie trophique, comportant chacune des avantages et des inconvénients (Tab. 1).

Tableau 1 : Principales caractéristiques de différentes méthodes d'étude des régimes alimentaires des organismes (Trystram, 2016).

Outil	Avantages	Inconvénients
Observations directes	Identification taxonomique des proies potentiellement précise et caractérisation des conditions de prédation.	Long Difficile à mettre en place sur beaucoup d'espèces
Contenus stomacaux	Identification taxonomique des proies potentiellement précise	Dernière prise alimentaire Taux de digestion variable d'une catégorie de proie à l'autre
Isotopes stables	Quantitatif Marqueur à long terme	Prérequis méthodologiques importants Faible précision taxonomique des proies
Acides gras	Quantitatif Marqueur à long terme	Prérequis méthodologiques Protocole complexe Faible précision taxonomique des proies
Éléments traces métalliques	Marqueur à long terme Liens avec les risques sanitaires	Protocole complexe Faible précision taxonomique des proies
Dissection de fèces	Identification taxonomique des proies potentiellement précise	Marqueur à court terme Très peu faisable sur les organismes marins

Dans le présent travail, nous nous intéresserons uniquement à deux méthodes : l'analyse des contenus stomacaux et l'analyses des isotopes stables.

II.10.1. Analyse des contenus stomacaux

C'est la plus simple des méthodes d'étude des régimes alimentaires chez les animaux. La qualité des résultats de cette méthode, dépend de la capacité de l'observateur à identifier les proies et /ou le restes de proies partiellement digérées (Trystram, 2016).

Le taux de digestion des proies constitue le principal inconvénient de cette méthode classique. De nombreuses études ont cherché à décrire les facteurs influençant le temps de résidence des proies dans le système digestif des prédateurs, produisant des résultats souvent différents d'une étude à l'autre. Les trois principaux facteurs influençant le temps de résidence des proies dans le tractus digestif des prédateurs sont la nature des proies, l'espèce de prédateur et la température du milieu (Klinger *et al.*, 2016). Généralement, la quantité d'aliments de petite taille facilement digérables, contenus dans l'estomac, décroît de manière exponentielle tandis que celle des aliments de grande taille et/ou difficilement digérables décroît linéairement en fonction du temps (Gruber et Cortes, 1990).

De manière générale, les contenus stomacaux ne renseignent que sur les comportements alimentaires à court terme (Hyslop 1980). La composition de l'estomac d'un prédateur de niveau trophique élevé à un instant donné n'est donc pas représentative de son régime alimentaire moyen. Dans le but de compenser ces problèmes, les études trophiques utilisent plusieurs méthodes complémentaires, associant notamment des traceurs chimiques à long terme aux contenus stomacaux, tels que les isotopes stables (Belbachir, 2018).

II.10.2. Analyse des isotopes stables

Les isotopes stables du carbone et de l'azote sont les outils appropriés pour l'identification des sources de la matière organique des réseaux trophiques, ainsi que des relations trophiques dans les écosystèmes (Fry et Sherr 1984, Peterson et Fry 1987). L'utilisation des isotopes stables comme traceurs trophiques repose sur le principe : « nous sommes ce que nous mangeons » (De Niro et Epstein 1977) ; ce qui veut dire que le ratio isotopique d'un organisme est directement lié à la composition isotopique de son alimentation ; (Fry et Arnold 1982). Selon la vitesse de régénération des tissus sur lesquels les mesures isotopiques sont effectuées, les ratios isotopiques apportent des informations à court terme (le plasma : une semaine) (Browning *et al.*, 2014) ou à plus long terme (collagène des os : des années) (Kernaleguen *et al.*, 2012).

II.10.2.1. Notion de niche isotopique

La niche écologique est un hypervolume à n dimensions, dont les n axes représentent les variables environnementales (facteurs biotiques et abiotiques dans l'environnement d'une espèce) (Hutchinson, 1957). La niche trophique d'une espèce est une composante de sa niche écologique ; elle réunit tous les aspects de la niche écologique qui ont un rapport avec l'alimentation d'un consommateur, soient : 1) une dimension caractérisée par les ressources (proies) qu'il exploite ; 2) une dimension spatiale composée par la zone d'alimentation (habitat) dans lequel il exploite ces proies ; 3) une dimension temporelle comprenant le rythme de son activité d'alimentation (Chouvelon, 2011). La niche trophique est un concept fondamental dans l'étude du rôle d'une espèce dans un écosystème (Begon *et al.*, 2005).

Dans le cadre d'une approche isotopique de l'alimentation des organismes, certains auteurs proposent les ratios isotopiques, dont celles du $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$, comme indicateurs directs de la niche trophique et de sa largeur chez les différentes espèces. Par extension du concept de niche trophique revisité par l'approche isotopique, Newsome *et al.*, (2007) ont défini le concept de « niche isotopique » ; cette dernière est donc la niche d'un consommateur visualisée dans un espace à deux dimensions constitué par le biplot largement utilisé en isotopie (valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ en abscisses, proxy de la zone d'alimentation ou habitat ; valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ en ordonnées, proxy de la position trophique) (Chouvelon, 2011).

CHAPITRE 2 :
MATERIEL ET METHODES

I. Objectif du travail

Lors de ce travail, trois articles scientifiques portant sur l'étude du régime alimentaire des holothuries ont été analysés et discutés, à savoir :

Article 01: Belbachir et Mezali, (2018). Food preferences of four aspidochirotid holothurians species (Holothuroidea: Echinodermata) inhabiting the *Posidonia oceanica* meadow of Mostaganem area (Algeria),

Article 02: Belbachir et al., (2019). Comparison of isotopic niches of four sea cucumbers species (Holothuroidea: Echinodermata) inhabiting two seagrass meadows in the southwestern Mediterranean Sea (Mostaganem, Algeria),

Article 03: Boncagni et al ., (2019). “Preferential assimilation of seagrass detritus by two coexisting Mediterranean sea cucumbers: *Holothuria polii* and *Holothuria tubulosa*”.

L'article 01 traite une étude du régime et du comportement alimentaire, selon une approche classique (analyse microscopique des contenus digestif), chez quelques espèces d'holothuries méditerranéennes. Cette méthode nous permet d'identifier avec précision les différentes sources alimentaires qu'utilisent les holothuries, au moment même du prélèvement.

Les articles 02 et 03 portent également sur le régime alimentaire de quelques espèces d'holothuries de la mer méditerranée ; mais avec une méthode beaucoup plus robuste, qui est celle des isotopes stables. Ces deux articles traitent également la largeur et les caractéristiques de la niche isotopique des holothuries, à travers certains paramètres. Boncagni

et al., (2019) ont utilisés les métriques de Layman pour chaque population (Layman *et al.*, 2007); ainsi que les méthodes bayésienne pour avoir les caractéristiques des niches isotopiques des holothuries. Par ailleurs, Belbachir *et al.*, (2019) ont abordés leurs axe de travail à travers le calcul de la zone des niches isotopiques et du chevauchement entre ces zones (les ellipses), uniquement à travers l'inférence bayésienne SEAc (Standard Ellipse Area corrected) (Jackson *et al.*, 2011).

Concernant les deux articles 01 et 02, nous nous somme focalisés uniquement sur l'analyse et à la discussion des paramètres communs, à savoir : régime alimentaire (à travers l'espace isotopique) et les caractéristiques des niches isotopiques (largeur et chevauchement). Concernant l'article de Boncagni *et al.*, (2019) (article 03), nous avons traité uniquement les résultats de la saison hivernal.

II. Article 01

II.1. Description des sites d'études

Belbachir et Mezali, (2018) avaient effectués une étude portant sur le régime alimentaire de quatre espèces d'holothuries aspidochirotés (*Holothuria poli*, *H. tubulosa*, *H. forskali* et *H. sanctori*), de deux localités de la zone côtière de Mostaganem (Stidia et Salamandre) (Fig. 12).

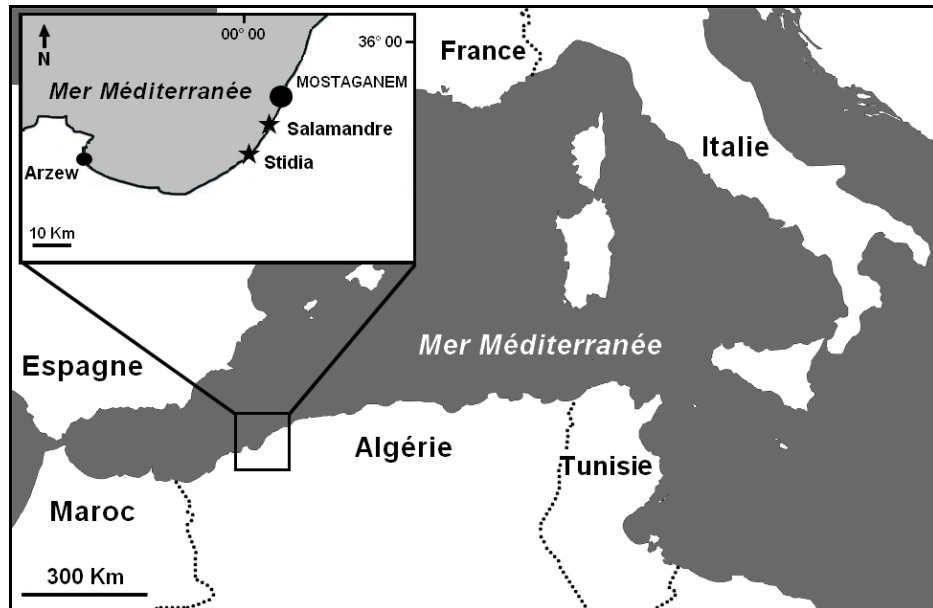


Figure 12 : Situations géographiques des sites de prélèvement de Stidia et de Salamandre (source : Belbachir, 2018).

Stidia est situé à une distance d'environ 20 Km au Sud-ouest de la ville de Mostaganem (Coordonnées géographiques : $35^{\circ} 49' N$; $0^{\circ} 01' O$). Ce site présente une zone à caractère rocheux interrompue par quelques criques, parfois sableuses. Stidia est situé entre deux grands ports, celui de Mostaganem et le terminal d'Arzew ; ce qui constitue deux sources potentielles de pollution (Belbachir, 2012).

Le site d'étude de la Salamandre est situé à 5 km à l'Ouest du chef-lieu de la wilaya de Mostaganem ; c'est un site à caractère rocheux, avec une orientation vers l'ouest (Coordonnées géographiques : $35^{\circ} 55' N$; $0^{\circ} 03' E$). Ce site est limitrophe au port de pêche et celui de commerce de Mostaganem, il est caractérisé par une importante zone d'habitations, ainsi que par la présence de plusieurs usines [production de lait (orolait), pâtes alimentaires (safina) et produits cosmétique] (Belbachir, 2018).

II.2. Prélèvements

Des prélèvements de 10 individus de chacune des quatre espèces d'holothuries, ont été effectués en hiver, à 03 m de profondeur. Les premiers millimètres du sédiment du biotope où se trouvaient ces holothuries ont été également prélevés, afin de pouvoir estimer le taux de sélectivité de chaque espèce, vis-à-vis des différentes sources alimentaires.

II.3. Etude du régime alimentaire - Méthodes des contacts -

Au laboratoire, après dissection longitudinale des holothuries, le tube digestif de chaque individu est ouvert par une incision longitudinale et le contenu digestif est collecté. La méthode des contacts de Jones, (1968), modifiée par Nedelec, (1982) a été utilisée pour l'analyse des contenus digestifs. Pour ce faire, un sous-échantillon d'1g du contenu digestif de chaque individu prélevé est ajouté à 10 ml d'eau de mer formolé (10 %). Ensuite 1ml de cette préparation est mis sur une lame pour son observation au microscope photonique, au grossissement x40. La préparation placée sous l'objectif du microscope, est déplacée au hasard. A chaque position, l'espèce (végétale ou animale) se trouvant exactement au centre du champ visuel est identifiée ; il s'agit d'un contact. Dix contacts ont été réalisés pour dix lames, soit 100 contacts pour l'ensemble d'un contenu digestif. La somme des contacts pour un aliment, établis le pourcentage de sa présence dans le contenu digestif. Cette méthode a été également utilisée pour le sédiment du biotope des holothuries.

II.4. Etude de la sélectivité - Indice d'Ivlev -

Belbachir et Mezali, (2018) avaient abordés l'aspect de la sélectivité à travers le calcul de l'Indice d'électivité d'Ivlev [$E' = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$]; Avec : E' = Indice d'électivité ; r_i = pourcentage des items du contenu digestif ; p_i : pourcentage des items dans le sédiment du biotope]. Lorsque $E' = 0$, cela signifie qu'il n'existe pas de sélectivité ;

lorsqu'il est compris entre $-1 < E' < 0$, ceci indique qu'il y a un rejet ; lorsque E' est compris entre $0 < E' < 1$, indique une préférence (Ivlev, 1961 ; Whitlatch, 1974 ; Stadhuis *et al.*, 1998).

III. Article 02

III.1. Description des sites d'études

Belbachir *et al.*, (2019) avaient effectués une étude portant sur le régime et le comportement alimentaire, à travers une comparaison de la niche isotopique (proxy de la niche trophique établie par les isotopes stables) de quatre espèces d'holothuries aspidochirotés (*Holothuria poli*, *H. tubulosa*, *H. forskali* et *H. sanctori*), de deux localités de la zone côtière de Mostaganem (Stidia et Salamandre) (Fig. 12).

III.2. Prélèvements

L'échantillonnage a été réalisé durant la saison d'Automne 2016 au niveau de deux sites de Salamandre et de Stidia, à 3m de profondeur. Dans chaque site, dix individus de chacune des quatre espèces d'holothuries aspidochirotés *Holothuria poli*, *H. tubulosa*, *H. forskali* et *H. sanctori*, ainsi que leurs potentielles sources de nourriture ont été prélevées. Les trois sources alimentaires pris en considération lors de ce travail sont : **(1)** les feuilles mortes de posidonie (Pm) ; **(2)** la Meiofaune (Me) à partir du sédiment du biotope, où les holothuries ont été prélevés et **(3)** les épiphytes des feuilles de Posidonie (Ep). Ces derniers ont été obtenus après un grattage complet des feuilles de posidonie vivante avec une lame de rasoir (Dauby et Poulicek, 1995).

III.3. Etude du régime alimentaire - isotopes stables -

Belbachir *et al.*, (2019) avaient effectués leur expérimentation selon le protocole suivant :

Les muscles rétracteurs des holothuries ont été prélevés puis séchés séparément à l'étuve à 50°C pendant 48h. Ensuite, ces muscles sont broyés au mortier et au pilon. Chacune des quatre sources alimentaires est broyée séparément dans un broyeur à billes (Retsch Mixer Mill MM301), ceci pour obtenir une poudre très fine et homogène. Afin d'éliminer les carbonates (HCO_3^{2-}) contenus dans les muscles rétracteurs, ces derniers ont été décalcifiés à la vapeur d'acide chlorhydrique (HCl) à 37% pendant 24h. Les échantillons d'épiphytes de Posidonie ont été également décalcifiés directement dans l'HCl à 1 N pendant 24h. Les rapports isotopiques du C et de N ont été mesurés sur spectromètre de masse (EA-IRMS) (Isoprime 100, Isoprime, UK) couplé à un analyseur élémentaire N-C-S (Vario Microcube, Elementar, Germany. Laboratoire d'Océanologie, Université de Liège, Belgique).

III.4. Analyse et traitement des données

Le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a été utilisé afin de tester une la différence des rapports isotopiques du C et de l'N entre les espèces d'holothuries étudiées, ainsi qu'entre les trois sources de nourritures. Les différents paramètres de la niche isotopique ont été calculés avec le package SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R, Version 4.2 ; Jackson *et al.* 2011). Les traitements statistiques ont été effectués avec le logiciel R v3.4.1.

IV. Article 03

Boncagni *et al.*, (2019) avaient effectués une étude portant sur le régime et le comportement alimentaire, à travers une comparaison de la niche isotopique de deux espèces d'holothuries aspidochirotes (*Holothuria poli* et *H. tubulosa*), de la localité de Torre Astura (Mer Tyrrhénienne. Italie).

IV.1. Description des sites d'études

La localité de Torre Astura (Mer Tyrrhénienne. Italie) (coordonnées géographiques : 41° 24' 29" N ; 12° 45' 51" E), à environ 1 km de l'embouchure de la rivière Astura (Fig. 13). Une partie de ce site est à caractère sableux et abrité vers le large par un récif sous-marin, caractérisé par la présence de quelques touffes de *Cymodocea nodosa* et de *Posidonia oceanica* (Ardizzone et Belluscio, 1996 ; Iberite, 1996 ; Spada *et al.*, 2001). Le fond dur est de ce site de prélèvement est principalement couvert de faciès d'algues vertes et brunes (Iberite, 1996).

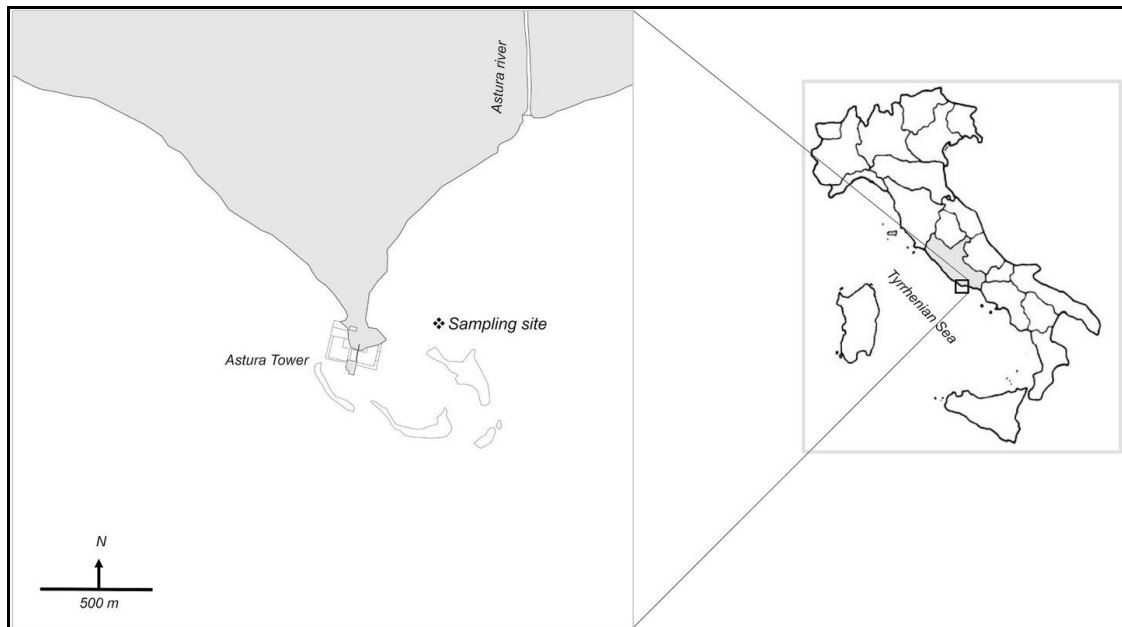


Figure 13 : Situation géographique du site de prélèvement de Torre Astura (source : Boncagni *et al.*, 2019).

IV.2. Prélèvements

L'échantillonnage a été réalisé durant les deux saisons Été 2015 et Hiver 2016, entre 2 m et 6 m de profondeur. Pendant chacune des deux saisons, dix individus de *Holothuria poli* et de *H. tubulosa* ont été prélevés. Les potentielles sources alimentaires des

holothuries ont été prélevées, à savoir : Les macroalgues (*Codium sp*, *Cystoseira sp*, *Sargassum sp*, périphyton), plantes marines (*Posidonia oceanica* et *Cymodocea nodosa*), sédiment. En raison de la présence de la rivière d’Astura près du site d’échantillonnage, Boncagni *et al.*, (2019) avaient également fait des prélèvements de sources alimentaires d’origine continentale (végétation riparienne dont *Phragmites australis* et *Arundo donax*, sédiment fluviaux).

IV.3. Etude du régime alimentaire - isotopes stables –

Avant l'analyse, les sources alimentaires d’origine végétale ont été rincées à l'eau distillée, afin d’éliminer les épiphytes et les sédiments. Les concombres de mer ont d'abord été égouttés afin de prélever le contenu intestinal, puis, un échantillon de tissu a ensuite été prélevé de la partie médiane de leur paroi corporelle pour effectuer l’analyse isotopique. Les sources potentielles de nourriture, le contenu intestinal et les tissus de la paroi corporelle des holothuries, ont tous été séchés à 60°C entre 24 et 36 h, avant d’être broyés à l'aide d'un mortier et d'un pilon. Les échantillons ont été décalcifiés (HCl 2N) avant analyse pour éliminer les carbonates (Bunn *et al.*, 1995 ; Bosley et Wainright, 1999 ; Chanton et Lewis, 1999). Les analyses isotopiques du C et de N ont été mesurées sur spectromètre de masse (IRMS) (Thermo-Electron Delta Plus XP) couplé à un analyseur élémentaire (Thermo-Electron Flash EA 1112. Stable Isotope Ecology Laboratory. Université de Palermo. Italie).

IV.4. Analyse et traitement des données

Une ANOVA à deux facteurs (temps/espèces) a été utilisé afin de tester la différence des rapports isotopiques du C et de l’N entre les deux espèces d’holothuries étudiées. Le modèle de mélange des isotopes stables SIAR v4.2 (Stable Isotope Analysis in R) a été utilisé pour estimer la contribution relative des différentes sources de nourritures dans le régime alimentaire des holothuries (Parnell et Jackson, 2013). D’autre part, les différents

paramètres de Layman *et al.*, (2007), portant sur la description de la niche isotopique, ont été calculés avec le package SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R).

CHAPITRE 3 :
RESULTATS ET DISCUSSION

I. Résultats

I.1. Article 01

Belbachir et Mezali, (2018) estiment que les holothuries étudiées consomment essentiellement des : diatomées (Dt), cyanophycées (Cy), algues macrophytes (Al), feuilles de posidonie vivantes (Pv), feuilles de posidonie mortes (Pm), foraminifères (Fo), crustacés (Cr), spicules d'éponge (Sp), nématodes (Nm), ainsi que des coquilles de mollusques bivalve (Cq) (Fig. 14). Les résultats obtenus lors de cette étude montrent que ce sont les diatomées et les spicules d'éponge qui constituent les aliments les plus consommés par les holothuries des deux sites étudiées. Selon Belbachir et Mezali, (2018), les plus importantes proportions des diatomées sont obtenues chez *H. poli* (38,66% et 34,44% respectivement à Stidia et Salamandre) (Fig. 14) ; alors que celles des spicules d'éponges sont obtenues chez *H. forskali* (25%) et *H. sanctori* (23,33%) du site de Salamandre (Fig. 14B). Par contre, selon ces auteurs, la préférence pour les diatomées n'est observées qu'au niveau du site de Stidia, représentée par un faible indice d'électivité d'Ivlev (E' : 0,11, 0,07 et 0,07 respectivement chez *H. poli*, *H. forskali* et *H. sanctori*).

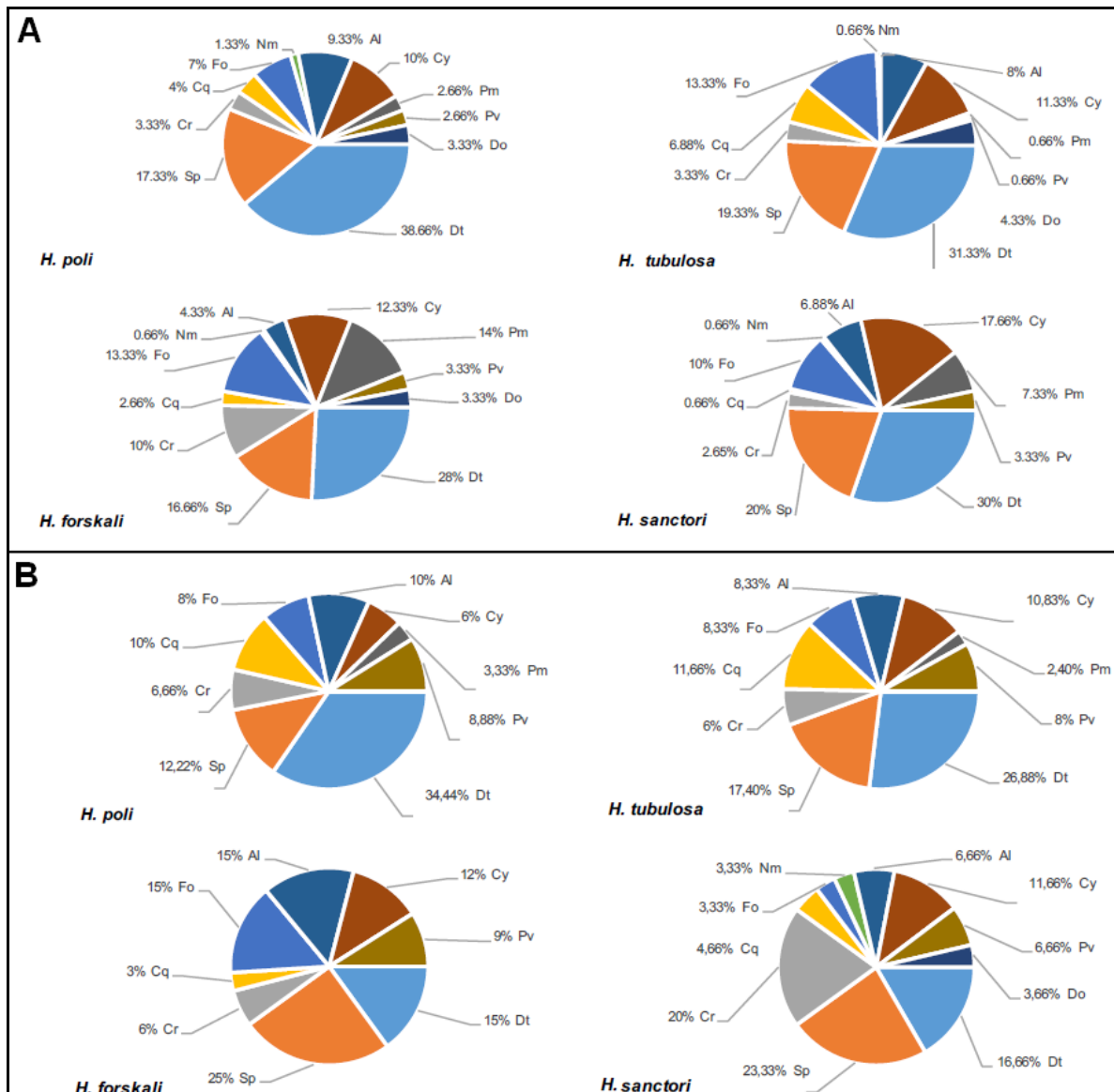


Figure 14 : Sources alimentaires (%) retrouvées dans le contenu digestif des holothuries du site de Stidia (A) et de Salamandre (B). Sp : spicules d'éponge ; Cr : crustacés ; Cq : coquilles de mollusques bivalves ; Fo : foraminifères ; Nm : nématodes ; Al : algues macrophytes ; Cy : cyanophycées ; Pm : feuilles mortes de posidonie ; Pv : feuilles vivantes de posidonie ; Do : débris organiques ; Dt : diatomées (sources : Belbachir et Mezali, 2018).

Les résultats de Belbachir et Mezali, (2018) montrent que l'ensemble des holothuries étudiées, consomment de faibles quantités de feuilles (mortes et vivantes) de posidonie et que c'est l'espèce *H. forskali* qui consomme le plus de feuilles de posidonie (Fig. 14), ceci de manière préférentielle (Stidia : $E' = 0,69$ pour les feuilles mortes et 1 pour les

feuilles vivantes de Posidonie. Salamandre : $E' = 0,2$ pour feuilles mortes et 1 Pv pour feuilles vivantes de Posidonie). Selon Belbachir et Mezali, (2018), les crustacés est la plus appréciées des sources trophiques chez les holothuries étudiées, elle présente un indice d'électivité très important chez la majorité des espèces. Par ailleurs, les nématodes est l'aliment préféré des holothuries du site de Stidia ($E' = 1$ chez *H. poli*, *H. tubulosa* et *H. sanctori*), même si leur contribution dans le contenu digestif est très faible (Fig. 14).

I.2. Article 02

I.2.1. Composition isotopique

Belbachir *et al.*, (2019) ont obtenus une différence significative entre les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$, ainsi qu'entre les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ des différentes sources alimentaires (Kruskal-Wallis ; $P < 0.05$), consommées par les holothuries du site de Stidia. Les résultats de Belbachir *et al.*, (2019) montrent que les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varie également entre les espèces d'holothuries du site de Stidia (Kruskal-Wallis ; $P < 0.05$) (Fig. 15) ; ces valeurs varient entre 13.2‰ et 16.8‰, 12.9‰ et 15.2‰, 12‰ et 15.6‰ ; ainsi qu'entre 12.5‰ et 15‰ respectivement chez *H. sanctori*, *H. poli*, *H. forskali* et *H. tubulosa* . D'autre part, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient entre -17‰ et -15.7‰, -17.2‰ et -15‰, -17.1‰ et -16.1‰ ; ainsi qu'entre -17.3‰ et -16.2‰ respectivement chez *H. tubulosa*, *H. forskali*, *H. sanctori* et *H. poli*. Le test statistique de Kruskal-Wallis montre qu'il existe une différence significative entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des holothuries du site de Stidia ($P < 0.05$) (Belbachir *et al.*, 2019).

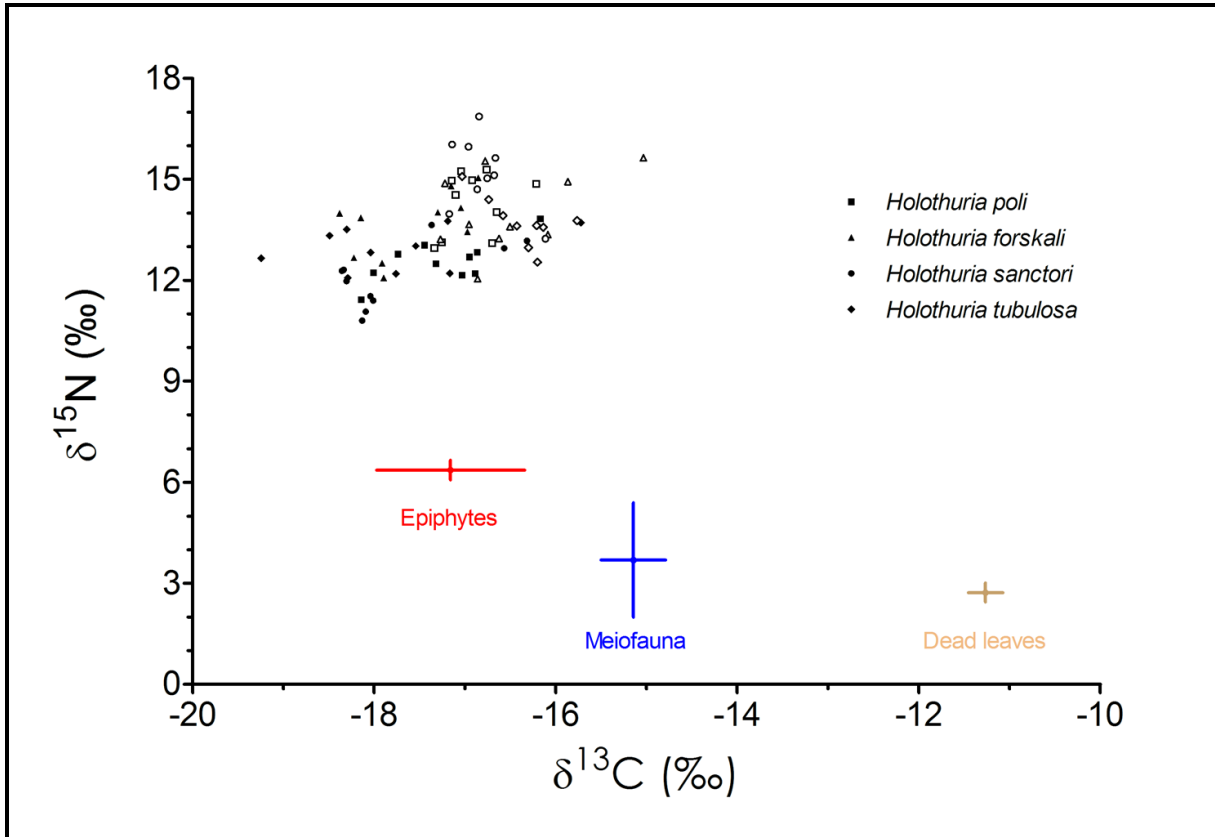


Figure 15 : Valeurs moyennes (\pm écart type) des rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$ en ‰) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) des quatre holothurides ainsi que de leurs sources alimentaires (feuilles mortes de posidonie, épiphytes de posidonie et meiofaune), au niveau du site de Stidia (symbole à fond claire) et du site de Salamandre (symbole à fond noir) (source : Belbachir *et al.*, 2019).

Selon Belbachir *et al.*, (2019), la valeur du $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ des trois sources alimentaires consommées par les holothuries du site de Salamandre présentent une différence significative (Kruskal-Wallis ; $P < 0.05$) (Fig. 15). Ces auteurs ont également obtenus une différence significative entre le $\delta^{15}\text{N}$ des holothuries (Kruskal-Wallis ; $P < 0.05$) (Fig. 15), les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$, obtenue par Belbachir *et al.*, (2019), varient entre 11.4‰ et 13.8‰, 12‰ et 15‰, 10.7‰ et 13.6‰ ; ainsi qu'entre 12‰ et 13.7‰ respectivement chez *H. poli*, *H. forskali*, *H. sanctori* et *H. tubulosa*. Par contre, Belbachir *et al.*, (2019) n'ont trouvé aucune différence entre les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ des quatre espèces d'holothuries étudiées (Kruskal-Wallis ; $P > 0.05$) (Fig. 15) ; ces les valeurs varient entre -18.1‰ et -16.1‰, -18.3‰ et -

16.8‰, -18.3‰ et -16.3‰ ; ainsi qu'entre -19.2‰ et -15.7‰ respectivement chez *H. poli*, *H. forskali*, *H. sanctori* et *H. tubulosa*.

I.2.2. Caractéristiques des niches isotopiques

I.2.2.1. Stidia

Les résultats de Belbachir *et al.*, (2019) montrent que la plus large niche isotopique est celle de l'espèce *H. forskali* ($SEAc : 2.56 \text{ ‰}^2$), suivie par celles de *H. sanctori*, *H. poli* et *H. tubulosa* ($SEAc : 1.11 \text{ ‰}^2$, 1.05 ‰^2 et 0.73 ‰^2 respectivement) (Fig. 16). Les niches isotopiques des quatre espèces d'holothuries se chevauchent entre elles (Fig. 16) ; avec le plus important recouvrement entre *H. poli* et *H. forskali* (6.18 ‰^2) et le plus faible recouvrement entre *H. poli* et *H. tubulosa* (2.59 ‰^2) (Fig. 16).

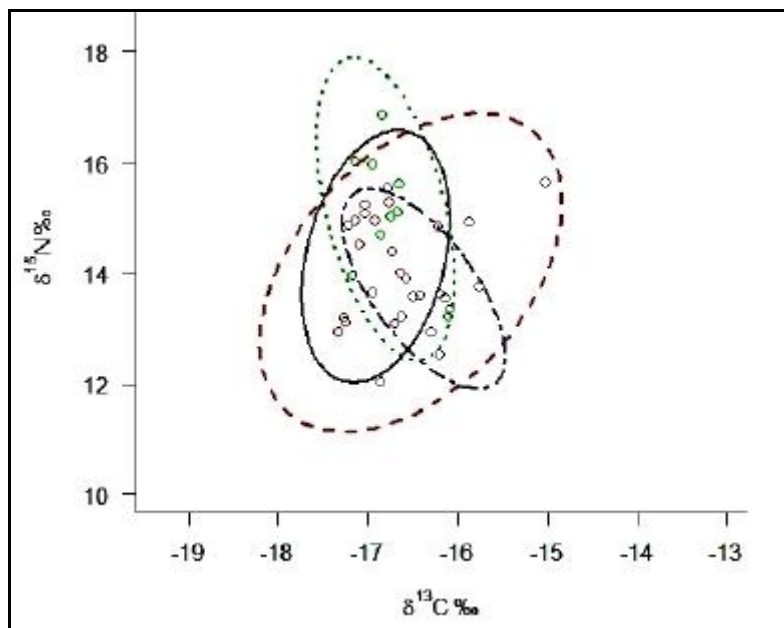


Figure 16 : Niches isotopiques des quatre holothurides des sites de Stidia. Les lignes représentent les ellipses standards bivariées associées à chaque espèce d'holothurie (*H. sanctori*, *H. poli*, *H. forskali* et *H. tubulosa*, trait bleu, noir, rouge et vert respectivement) (source : Belbachir *et al.*, 2019).

I.2.2.2. Salamandre

H. tubulosa occupe la plus large niche isotopique ($SEAc : 2.03 \text{ ‰}^2$), suivie par *H. sanctori*, *H. forskali* et *H. poli* (avec $SEAc : 1.86 \text{ ‰}^2$, 1.66 ‰^2 et 0.98 ‰^2 respectivement) (Fig. 17). C'est entre *H. sanctori* et *H. tubulosa* que le taux de recouvrement de la niche isotopique est le plus important (7.57 ‰^2) ; tandis que le moins important recouvrement est observé entre *H. poli* et *H. forskali* (3.81 ‰^2) (Fig. 17).

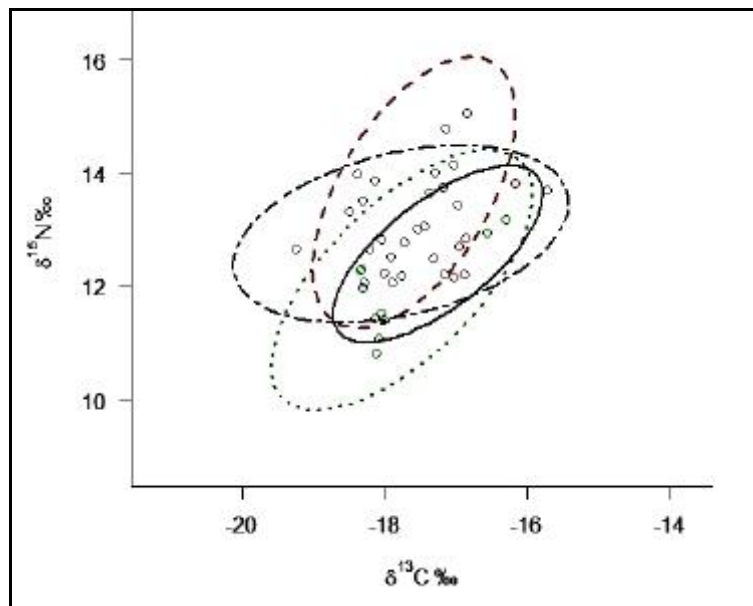


Figure 17 : Niches isotopiques des quatre holothurides des sites de Salamandre. Les lignes représentent les ellipses standards bivariées associées à chaque espèce d'holothurie (*H. sanctori*, *H. poli*, *H. forskali* et *H. tubulosa*, trait bleu, noir, rouge et vert respectivement) (source : Belbachir *et al.*, 2019).

I.3 Article 03

I.3.1. Composition isotopique

Les sources alimentaires potentielles des holothuries étudiées par Boncagni *et al.*, (2019), occupent une large gamme de valeurs du $\delta^{13}C$ (Fig. 18). Selon ces auteurs, les sédiments fluviaux et les plantes terrestres (végétation riparienne) ont montré des valeurs

appauvries par rapport aux périphyton, herbiers marins et aux macroalgues ; alors que les sédiments marins ont montré des valeurs intermédiaires entre les producteurs terrestres et marins. En revanche, les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ des sources alimentaires ne montrent pas une grande variabilité telle que celle du $\delta^{13}\text{C}$. Les plus importantes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ obtenues par Boncagni *et al.*, (2019) sont représentées par les macroalgues, tandis que les plantes terrestres et les sédiments fluviaux présentent les valeurs les moins enrichies.

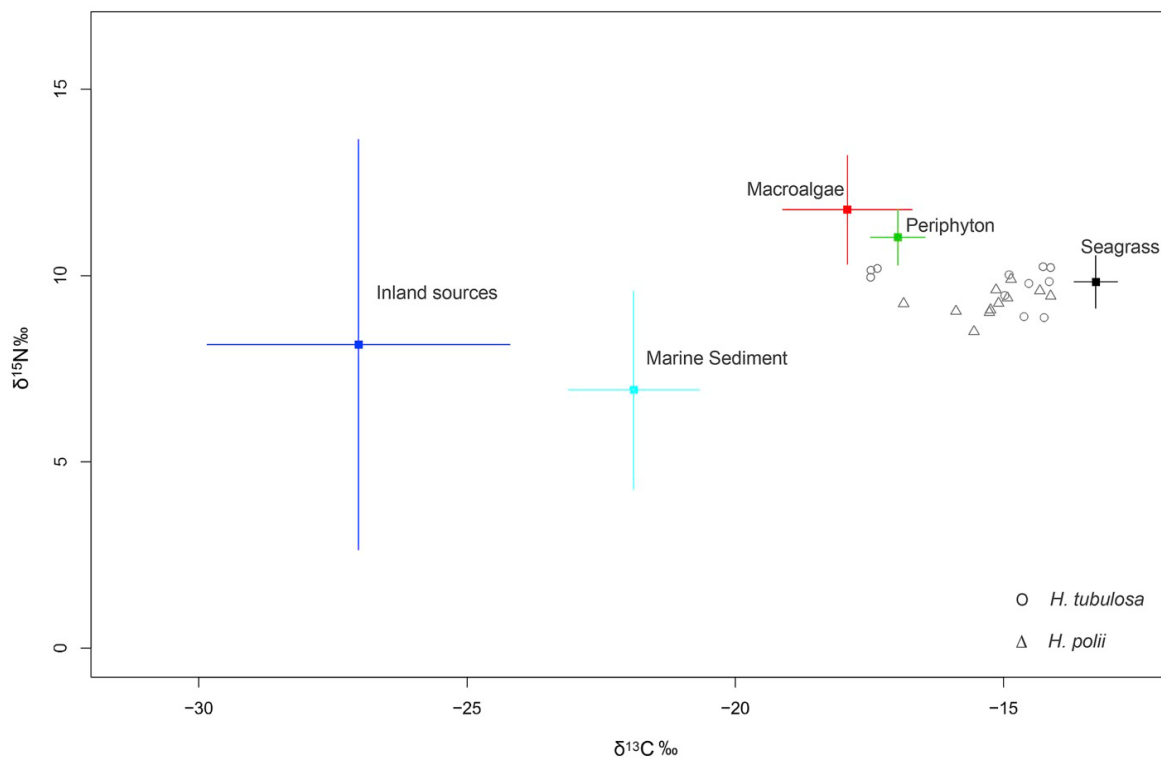


Figure 18 : Valeurs moyennes (\pm écart type) des rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$ en ‰) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) des deux holothurides ainsi que de leurs sources alimentaires [Magnoliophyte marines (= Seagrass), périphyton, macroalgues, sédiment marin et végétaux continentale (= Inland sources)], au niveau du site de Torre Astura (source : Boncagni *et al.*, 2019).

Selon Boncagni *et al.*, (2019), les valeurs isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ obtenues chez l'espèce *H. poli*, varient respectivement entre -16.9 ‰ et -12.2 ‰ et entre 6.3 ‰ et 9.9 ‰ ; tandis que pour *H. tubulosa*, elles varient entre -17.5 ‰ et -12.0 ‰ et entre 6.8

‰ et 10.2 ‰ (Fig. 18). Les résultats de l'ANOVA obtenue par Boncagni *et al.*, (2019), montrent une différence significative entre les deux espèces d'holothuries, uniquement pour le $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA ; $P < 0.05$). Les valeurs isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des deux espèces d'holothuries (*H. poli* et *H. tubulosa*) obtenues par Boncagni *et al.*, (2019), sont beaucoup plus proches de celles des sources alimentaires d'origine marine, que celles des sources alimentaires d'origine continentale (Fig. 18).

I.3.2. Caractéristiques des niches isotopiques

Les résultats de Boncagni *et al.*, (2019) montrent que la niche isotopique de l'espèce *H. tubulosa* ($\text{SEAc} : 2.29 \text{ ‰}^2$) est plus large que celle de l'espèce *H. poli* ($\text{SEAc} : 0.88 \text{ ‰}^2$) (Fig. 19). Ces auteurs observent un taux de recouvrement de la niche isotopique entre les deux espèces d'holothuries entre 0.29 ‰^2 et 0.81 ‰^2 .

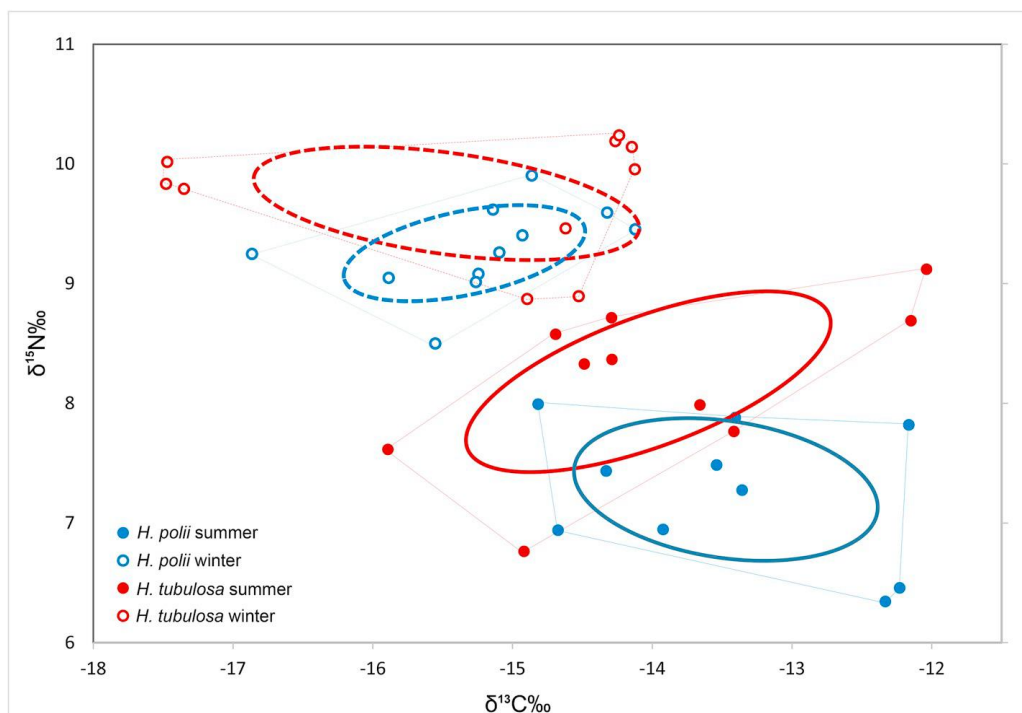


Figure 19 : Niches isotopiques des deux holothurides des sites de Torre Astura. Les lignes épaisses représentent les ellipses standards bivariées (SEAc) associées à chaque espèce d'holothurie (source : Boncagni *et al.*, 2019).

II. Discussion

Les fortes proportions de sources alimentaires d'origine végétale dans le contenu digestif des différentes espèces d'holothuries étudiées par Belbachir et Mezali, (2018), peuvent avoir un effet bénéfique sur le transfert de la production primaire, vers les maillons supérieurs. La consommation de feuilles de posidonie vivante par ces holothuries, constitue un résultat très intéressant, du moment que très peu d'animaux marin les consomment. D'après les résultats de Belbachir et Mezali, (2018), les sources alimentaires d'origine animale ne sont que peu consommée, mais parfois, nettement préférées aux autres sources alimentaires, ce qui pourrait être bénéfique en termes d'apport énergétique. Cependant, le résultat issu de l'analyse des contenus digestifs reste incertain, puisqu'il ne confirme pas si l'aliment est réellement assimilé par le consommateur ou non, d'où l'intérêt de l'analyse isotopique.

Les résultats de l'analyse isotopique de Boncagni *et al.*, (2019) et de Belbachir *et al.*, (2019), montrent que les valeurs isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des espèces d'holothuries (notamment *H. poli* et *H. tubulosa*), sont très proches de celles des feuilles de posidonie. Ceci confirme la préférence des holothuries pour les feuilles de posidonie, signalé par Belbachir et Mezali, (2018). Les résultats de Belbachir *et al.*, (2019) confirme encore plus cette constatation, puisqu'ils obtiennent des valeurs isotopiques des épiphytes de posidonie très proche de celles des holothuries.

Les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ chez les holothuries étudiées par Belbachir *et al.*, (2019) sont nettement supérieures à celles des holothuries étudiées par Boncagni *et al.*, (2019). Ceci laisse supposer que les sources utilisées par les holothuries de *Stidia* et de Salamandre appartiennent à des niveaux trophiques supérieurs à celles utilisées par les holothuries de *Tore Astura*. Les valeurs élevées de $\delta^{15}\text{N}$ obtenues par Belbachir *et al.*, (2019), peut également être

due aux apports anthropiques. Il est également important de signaler que Boncagni *et al.*, (2019) avaient fait leurs analyses isotopiques sur les téguments des holothuries, contrairement à Belbachir *et al.*, (2019), qui eux, avaient fait leurs analyses sur les muscles rétracteurs des holothuries, ce qui peut être à l'origine des différents résultats.

La largeur des niches isotopiques des deux espèces *H. poli* et *H. tubulosa* de Salamandre et de Tore Astura sont très similaires et se caractérisent par une grande variabilité du $\delta^{13}\text{C}$. Belbachir *et al.*, (2019) estiment que la variabilité du $\delta^{13}\text{C}$ indique l'utilisation de plusieurs sources trophiques par les holothuries, ainsi qu'une plasticité trophique chez ces espèces. Par contre, une plus importante variabilité du $\delta^{15}\text{N}$ est observée chez les holothuries de Stidia, ce qui suggère, selon Belbachir *et al.*, (2019), que les holothuries utilisent des sources alimentaires appartenant à différents niveaux trophiques. Par ailleurs, le recouvrement des niches isotopiques est beaucoup plus important chez les holothuries des sites de Stidia et de Salamandre, par rapport à celui des espèces de Tore Astura.

CONCLUSION

Conclusion

Deux différentes méthodes d'étude du régime alimentaires ont été abordées lors de ce travail ; la méthode classique de l'analyse du contenu digestif et celle des analyses isotopique. La première méthode est très importante, dans le sens où elle nous permet de distinguer avec précision l'aliment consommé ; la deuxième méthode nous permet de connaître avec certitude ce qui est réellement assimilé par les holothuries. Ceci nous permet de conclure que les deux méthodes sont complémentaires entre elles.

A l'issue de ce travail, nous constatons que les holothuries étudiées utilisent plusieurs sources trophiques (d'origine végétale et animale). Les trois articles s'accordent sur le fait que la posidonie constitue une source alimentaire utilisée par toutes les espèces d'holothuries étudiées. Ces dernières possèdent une niche isotopique plus au moins large, indiquant un caractère généraliste et une plasticité trophique, permettant de ces animaux marins une meilleure adaptation aux conditions du milieu. Le chevauchement entre les niches isotopiques des holothuries étudiées est également important.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

A

Ardizzone, G.D., Belluscio, A. (1996). Le praterie di *Posidonia oceanica* lungo le coste laziali. *In: Il Mare del Lazio*. Università di Roma La Sapienza and Regione Lazio, pp. 194–217.

Astall C.M., Johns M.B. (1991). Respiration and biometry in *Holothuria forskali*. *J. Mar. Biol.*, **71** : 73-81.

Azzolina J. F., Harmelin J. G. (1989). Répartition et fluctuation de trois espèces littorales d'holothuries à Port-Cros (Méditerranée. France). International Workshop on *Posidonia* beds, Boudouresque C.F., Meinesz A., Fresi E., Gravez V., édit., GIS Posidonie publ., Fr., **2** : 219-230.

B

Begon M, Townsend C.R., Harper J.L. (2005). Ecology: from individuals to ecosystems, 4th ed., *Oxford, Blackwell Science*. 750 p.

Belbachir N. (2012). Contribution à l'étude écologique de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile (1813) de la frange côtière de Mostaganem : Etat de santé et relation entre plante et échinoderme. *Mémoire de Magister en Biologie*. Université Abdelhamid Ibn Badis-Mostaganem. 181 p.

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 Abdelhamid Ibn Badis-Mostaganem*. 167 p.

Belbachir N., Mezali K., Soualili D.L. (2014). Selective feeding behaviour 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). Préférences alimentaires de quatre espèces d'holothuries Aspidochirotés (Holothuroidea : Echinodermata) inféodées aux herbiers de posidonies de la région de Mostaganem (Algérie). *SPC Bêche-de-mer Information Bulletin*, **(38)** : 25-30.

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 Zoologie*, **149 (1)** : 95-106.

Birkeland C. (1988). The influence of echinoderms on coral-reef communities. *Echinoderm Studies*, **3** : 1-79.

Boncagni P., Rakaj A., Fianchini A., Vizzini S. (2019). Preferential assimilation of seagrass detritus by two coexisting Mediterranean sea cucumbers: *Holothuria polii* and *Holothuria tubulosa*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **231**: 106464.

Browning N.E., Dold C., I-Fan J., Worthy G.A.J. (2014). Isotope turnover rates and diet-tissue discrimination in skin of ex situ bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Experimental Biology*, **217**: 214-221.

Bosley, K.L., Wainright, S.C. (1999). Effects of preservatives and acidification on the stable isotope ratios ($^{15}\text{N} : ^{14}\text{N}$, $^{13}\text{C} : ^{12}\text{C}$) of two species of marine animals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 2181–2185.

Bunn, S.E., Loneragan, N.R., Kempster, M.A. (1995). Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implications for food-web studies using multiple stable isotopes. *Limnol. Oceanogr.* **40** : 622–625.

C

Chanton, J.P., Lewis, F.G. (1999). Plankton and dissolved inorganic carbon isotopic composition in a River-dominated estuary: apalachicola Bay, Florida. *Estuaries*, **22** : 575–583.

Chekaba B. (2002). Analyses granulométrique et chimiques du contenu digestif de cinq espèces d'Holothuries spidochirotes (Holothuroidea :Echinodarmata) de trois sites littoral :sidi-Fredj, Tamentfoust et figuier plage-algérie.memoir DEA islâm, Alger Algérie, :1-55p.

Choe S. (1963). Biology of the Japanese Common Sea Cucumber *Stichopus japonicus*, Selenka. *Pusan National University press*, Pusan: 1-226.

Chouvelon T. (2011). Structure et fonctionnement des réseaux trophiques par l'utilisation de traceurs écologiques (isotopes stables, métaux) en environnement marin ouvert : le cas du Golfe de Gascogne. *These de Doctorat*. Sciences agricoles. Université de La Rochelle. 1-374.

Conand C. (1994). Les holothuries : ressource halieutique des lagons. *Rapports Scientifiques Techniques Biologie Marine*, (**65**) : 1-86.

Costa V., Mazzola A., Vizzini S. (2014). *Holothuria tubulosa* Gmelin 1791 (Holothuroidea, Echinodermata) enhances organic matter recycling in *Posidonia oceanica* meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **461**: 226-232.

Cuenot L. (1948). Anatomie, éthologie et systématique des Échinodermes. *In* : Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie Vo 1 Tome XI (ed. P-P GRASSÉ), Paris (VI).3-272.

D

Dance S.K., Lane I., Bell J.D. (2003). Variation in short-term survival of cultured sandfish (*Holothuria scabra*) released in mangrove-seagrass and coral reef flat habitats in Solomon Islands. *Aquaculture*, **220**: 495-505.

Dauby P., Poulicek M. (1995). Methods for removing epiphytes from seagrasses: SEM observations on treated leaves. *Aquatic Botany*, **52** : 217-228.

DeMoor S., Waite H.J., Jangoux M. J., Flammang P. J. (2003). Characterization of the adhesive from Cuvierian tubules of the sea cucumber *Holothuria forskali* (Echinodermata, Holothuroidea). *Mar. Biotechnol.* **5(1)**: 45-75.

DeNiro M.J., Epstein S. (1977). Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*, **197**: 261-263.

F

Fankboner P.V., Cameron J.L. (1985). Seasonal atrophy of the visceral organs in a sea cucumber. *Can. J. Zool.*, **63** : 2888-2892.

Feral J.P., Massin C. (1982). Structure and function of the digestive organs: Holothuroidea. p. 191–212. *In* : Jangoux M. and Lawrence J. (eds). Echinoderm's nutrition. Balkema, Rotterdam.

Fisher W. (1987). Identification des espèces pour les besoins de la pêche (révision 1). Méditerranée et mer noire. Zone de pêche 37. Volume I. Végétaux et invertébrés. *Publication préparée par la F.A.O, résultat d'un accord entre la F.A.O et la C.E.E.*, Rome, F.A.O., Vol. 1-760.

Francour P. (1984). Biomasse de l'herbier à *Posidonia oceanica* : données préliminaires pour les compartiments "matte", Echinodermes et poissons. *Mémoire Diplôme Etudes Approfondies Océanologie Biologique, Université Pierre et Marie Curie, Paris*: 1-72.

Références bibliographiques

Francour P. (1997). Predation on holothurians: a literature review. *Invertebrate Biology*, **116**: 52-60.

Francour P. (1990). Dynamique de l'écosystème à *Posidonia oceanica* dans le Parc national de Port-Cros. Analyse des compartiments "matte", litière, faune vagile, échinodermes et poissons. *Thèse Doct. Océanol. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI*, Fr.: 1-373.

Fry B., Arnold C. (1982). Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia*, **54 (2)**: 200-204.

Fry B., Scherr E.B. (1984). $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Control Marine Sciences*, **27**: 13-47.

G

Gentle M.T. (1979). The fisheries biology of bêche-de-mer. *South Pac. Bull.*, **29 (4)**: 25-27.

Guille A., Laboute P., Menou J.L. (1986). Guide des étoiles de mer, oursins et autres échinodermes du Lagon de Nouvelle-Calédonie. Paris : ORSTOM, (25), 238 p. (Faune Tropicale ; 25).

H

Hamel J.F., Mercier A. (2000). Cuvierian tubules in tropical holothurians: usefulness and efficiency as a defence mechanism. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, **33**: 115-139.

Hendler G., Miller J.E., Pawson D.L., Kier P. M. (1995). Echinoderms of Florida and the Caribbean. Sea Stars, sea urchins and allies. *Smithsonian Institution Press*, Washington & London. 1-390.

Hyslop E.J. (1980). Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, **17**: 411-429.

I

Iberite, M. (1996). Ambienti di particolare interesse natura. *In*: Dinelli, A.G.P.M. (Ed.), Roma: 195–198.

Ivlev V.S. (1961). Experimental ecology of the feeding of fishes. *Yale University Press*. New Haven. 302 pp.

J

Jackson A.L., Inger R, Parnell A.C., Bearhop S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, **80 (3)**: 595-602.

Jans D., Jangoux M. 1990. Structures fines des sphérulocytes de l'holothuride *Holothuria tubulosa*. p. 261–267. *In* : C. De Ridder, Ph. Dubois, M.C. Lahaye and M. Jangoux (eds). Echinoderm Research. Balkema : Rotterdam.

Jones R.S. (1968). A suggested method for quantifying gut content in herbivorous fishes. *Micronesica*, **4 (2)**: 369-371.

K

Kernaléguen L., Cazelles B., Arnould J.P., Richard P., Guinet C., Cherel Y. (2012). Long-term species, sexual and individual variations in foraging strategies of fur seals revealed by stable isotopes in whiskers. *PloS One*, **7(3)**: e32916.

Kerr A.M., Stoffel E.M., Yoon R.L. (1993). Abundance distribution of Holothuroids (Echinodermata: Holothuroidea) on a windward and leeward fringing coral reef, Guam, Mariana Islands. *Bulletin of Marine Science*. **52**: 780-791.

Khoukhi. (2002). Révision de la systématique et essai de détermination de la caryologie de quelque espèces d'Holothuries aspidochirotés (Holothuroidea : Echinodermata) de la région littoral de Salamandre (Mostaganem). *Mémoire d'ingénieur*. 70 p.

Klinger D.H., Dale J.J., Gleiss A.C., Brandt T., Estess E.E., Gardner L., Machado B., Norton A., Rodriguez L., Stiltner J., Farwell C., Block B.A. (2016). The effect of temperature on postprandial metabolism of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **195**: 32-38.

Koehler. (1921). Faune de France 1. Echinoderms .p. Lechevalier edit. Paris. 210 pp.

Kropp R.K. (1982). Responses of five holothurian species to attacks by a predatory gastropod, *Tonna pernix*. *Pacific Science*, **36**: 445-452.

L

Lohrer A.M., Thrush S.F., Gibbs M.M. (2004). Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. *Nature*, **431**: 1092-1095.

M

Mackey A., Hentschel B. (2001). Factors that influence the reproduction of sea cucumbers. San Diego State University. San Diego.

Mactavish T., Stenton-Dozey J., Vopel K., Savage C. (2012). Deposit feeding sea cucumbers enhance mineralization and nutrient cycling in organically-enriched coastal sediments. *PLoS One*, **7(11)**: e50031.

Massin C. (1980). Morphologie fonctionnelle du tube digestif d'*Holothuria tubulosa* Gmel. (Echinodermata, Holothuroidea). p. 261–270. In: Jangoux M. (ed). Echinoderms present and past. Balkema, Rotterdam.

Références bibliographiques

Massin C. (1982). Food and feeding mechanisms: Holothuroidea. *In: Echinoderm nutrition. Jangoux M et Lawrence J.M., Balkema A.A., Publ., Rotterdam, Netherlands: 43-55.*

Massin C., Jangoux M. (1976). Observations écologiques sur *Holothuria tubulosa*, *H. polii* et *H. forskali* et comportement alimentaire de *Holothuria tubulosa*. *Cahier de Biologie Marine France. 17: 45-59.*

Massin C., Van den spiegel D. (1990). Holothuries. Des microcosmes ambulants. *Oceanorama 15: 5-10.*

Meglitsch P. A. (1975). Zoologie des Invertébrés III. Arthropodes, Mandibulates et Deutérostomiens. *Doin édit. 1-362.*

Mercier A., Battaglione S.C., Hamel J.F. (1999). Daily burrowing cycle and feeding activity of juvenile sea cucumbers *Holothuria scabra* in response to environmental factors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 239: 125-156.*

Mezali K. (1998). Contribution à la systématique, la biologie, l'écologie et la dynamique de cinq espèces d'holothuries aspidochiotes [*Holothuria (Holothuria) tubulosa*, *Holothuria (Lessonothuria) polii*, *Holothuria (Holothuria) stellati*, *Holothuria (Panningothuria) forskali* et *Holothuria (Platyperona) sanctori*] de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L) Delile de la Presqu'île de Sidi-Fredj. Thèse Magister. Alger, Algérie ,238p.

Mezali K. (2004). Feeding behavior of *Holothuria tubulosa* and *Holothuria polii* of Tamentefoust area - Algeria. *Rapports P.V. du 37eme Congrès de la Commission International Pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée : Barcelone Vol. 37, p 535.*

Mezali K. (2008). Phylogénie, Systématique, dynamique des populations et nutrition de quelques espèces d'holothuries aspidochiotes (Holothuroidea: Echinodermata) inféodées aux herbiers de Posidonies de la côte algéroise. *Thèse de Doctorat d'état. Institut des Sciences Biologiques / Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, Alger, Algérie. 1- 208.*

Mezali K., Chekaba B., Zupo V. (2003). Comportement alimentaire de cinq espèces d'holothuries aspidochirotés (Holothuroidea ; Echinodermata) de la presqu'île de Sidi Fredj-Algérie. *Mer. Soc. Zool. Fr. Paris, France*.

Mezali K., Soualili D.L. (2013). Capacité de sélection des particules sédimentaires et de la matière organique chez les holothuries. *SPC Bêche-de-mer Information Bulletin*, **33**: 38-43.

Mezali K., Soualili D. L., Neghli L., Conand C. (2014). Reproductive cycle of the sea cucumber *Holothuria (Platyperona) sanctori* (Holothuroidea: Echinodermata) in the southwestern Mediterranean Sea: Interpopulation variability. *Invertebrate reproduction and development*. **58 (3)**: 179-89.

Moriarty D.J.W. (1982). Feeding of *Holothuria atra* and *Stichopus chloronotus* on bacteria, organic carbon and organic nitrogen in sediments of the Great Barrier Reef. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **33**: 255-263.

N

Navarro P.G., Garcia-Sanz S., Tuya F. (2012). Reproductive biology of the sea cucumber *Holothuria sanctori* (Echinodermata: Holothuroidea). *Scientia Marina*, **76**: 741-752.

Nedelec H. (1982). Ethologie alimentaire de *Paracentrotus lividus* dans la baie de Galéria (Corse) et son impacte sur les peuplements phytobenthiques. *Thèse Doct. 3eme Cycle océanogr. Boil., Univ. Paris 6, Fr.*: 1-175.

Neghli L. S. (2014). Cycles de reproduction et exploitation des holothuries Aspidochirotés (Holothuroidea : Echinodermata) inféodées aux herbiers à *Posidonia oceanica* de la côte algéroise. Mémoire de Magistère. Univ. Mostaganem, 88p.

Newsome S.D., Martínez del Rio C., Bearhop S., Phillips D.L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ*, **5**: 429-436.

P

Parnell, A., Jackson, A. (2013). Stable Isotope Analysis in R. R Package “Siar”. <http://cran.r-project.org/web/packages/siar/index.html>.

Pawson D.L. (2007). Phylum Echinodermata. *In* : Zhang, Z.Q. & Shear, W.A. (Eds) Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy. *Zootaxa*, **1668**: 749-767.

Pawson D.L., Pawson D.J. (2008). An illustrated key to the sea cucumbers of the South Atlantic Bight. *Southeastern Regional Taxonomic Center, South Carolina Department of Natural Resources, Charleston, South Carolina*. 1-37.

Peterson B.J., Fry B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 293-320.

Purcell S.W., Conand C., Uthicke S., Byrne M. (2016). Ecological roles of exploited sea cucumbers. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, **54**: 367-386.

R

Reise K. (2002). Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research*, **48**: 127-141.

Roberts D., Gebruk A., Levin V., Manship B.A.D. (2000). Feeding and digestive strategies in deposit-feeding Holothurians. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **38**: 257-310.

S

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

Slimane Tamacha F., Mezali K., Soualili D. (2014). Reproductive biology of *Holothuria (Roweothuria) poli* (Holothuroidea: Echinodermata) from Oran Bay, Algeria. *SPC Bêche-de-mer Information Bulletin*, **39**: 47-53.

Sloan N.A. (1979). Microhabitat and resource utilization in cryptic rocky intertidal Echinoderms at Aldabra Atoll, Seychelles. *Marine Biology*, **54**: 269-279.

Sloan N.A., Von Bodungen B. (1980). Distribution and feeding of the sea cucumber *Isostichopus badiionotus* in relation to shelter and sediment criteria of the Bermuda Plattorm. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **2 (3)**: 257-264.

Smiley F. S. (1994). Holothuroidea. *In* : E W. Harrison (eds.). *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, 14: 401-471. Wiley. New York.

Smiley F. S., McEuen F. S., chaffe C., Krishnan S. (1991). Echinodermata: Holothuridea *In* : Giese A., Pearse J., Pearse V.B. (eds) , *Reproduction of marine invertebrates*, vol, VI Echinoderms and lophophorates. Boxwood Press, Pacific Grove, CA, pp, 663-750.

Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L., Srivastava D.S. (2004). Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, **306**: 1177-1180.

Spada, E., Diviacco, G., Lamberti, C.V. (2001). Descrizione e cartografia dei prati di *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson antistanti le coste laziali. *Acqua Aria*, **3**: 97-98.

Stamhuis E.J., Videler J.J., de Wilde P.A.W.J. (1998). Optimal foraging in the thalassinidean shrimp *Callinassa subterranean* Improving food quality by grain size selection. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **228**: 197-208.

T

Trystram C. (2016). Ecologie trophique de poissons prédateurs et contribution à l'étude des réseaux trophiques marins aux abords de La Réunion. *These de Doctorat. Biologie animale. Université de la Réunion.* 1-344.

U

Uthicke S. (1999). Sediment bioturbation and impact of feeding activity of *Holothuria (Halodeima) atra* and *Stichopus chloronotus*, two sediment feeding holothurians, at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Bulletin of Marine Science*, **64**: 129-141.

Uthicke S. (2001a). Nutrient regeneration by abundant coral reef holothurians. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **265**: 153-170.

Uthicke S. (2001b). Interactions between sediment-feeders and microalgae on coral reefs: Grazing losses versus production enhancement. *Marine Ecology Progress Series*, **210**: 125-138.

Uthicke S., Klumpp D.W. (1998). Microbenthos community production in sediments of a near shore coral reef: seasonal variation and response to ammonium recycled by holothurians. *Marine Ecology Progress Series*, **16**: 1-11.

W

Whitlatch R.B. (1974). Food resource partitioning in the deposit feeding polychaete *Pectinaria gouldii*. *Biological Bulletin*, **147**: 227-235.

Y

Yamanouchi T. (1956). The daily activity rhythms of the holothurians in the coral reefs of the Palao Islands. *Publ. Seto Marine Biol. Lab.*, **5**: 347-362.

Yingst J. (1974). The utilization of organic detritus and associated microorganisms by *Parastichopus parvimensis*, a benthic deposit-feeding holothurian. *PhD. Thesis, Univ. South California*: 1-154.

Yuan X., Zhou Y., Mao, Y. (2015). *Apostichopus japonicus*: A key species in integrated polyculture systems. In: *The Sea Cucumber Apostichopus japonicus: History, Biology and Aquaculture*, H. Yang et al. (eds.). *London: Academic Press*, 323-332.

Z

Zupo V., Fresi E. (1984). A study of the food web of the *Posidonia oceanica* ecosystem: Analysis of the gut contents of Echinoderms. p. 373-379. In: *Jeudy de Grissac C.F. et Olivier A.J. (eds). International workshop on Posidonia oceanica beds. Boudouresque GIS Posidonie publication. France.*