

La nutrition d'échinodermes abyssaux I. Alimentation des holothuries*

A. Khripounoff et M. Sibuet

Centre National pour l'Exploitation des Océans, Centre Océanologique de Bretagne; Boîte Postale 337, F-29273 Brest-Cédex, France

Abstract

The Nutrition of Abyssal Echinoderms I. Feeding of Holothuroids

In deep waters, deposit-feeding holothurians represent a high percentage of the total abyssal biomass and play an important ecological role in sediment modification. The feeding of these organisms, which inhabit a nutritively poor environment, has been studied by means of analyses of intestinal contents. Four abundant species: *Psychropotes longicauda* Theel, *Paroriza pallens* (Koehler), *Benthogone rosea* Koehler and *Molpadia blakei* (Theel), collected between 2000 and 4500 m in the Bay of Biscay during three cruises organized by CNEOX-COB, were chosen for this study. The morphological characteristics of the ingested alimentary particles are described and the results of analyses of the organic matter in the guts reported. The species studied do not exhibit a strict alimentary diet; 16 types of presumably nutritive particles were distinguished in the foregut. The nutritional sources for these holothurians mainly consist of organo-mineral aggregates, faecal matter and organic incrustations on mineral particles. Selection is for those detritus particles which are richest in bio-available compounds; a negative selection for living organisms is apparent. The finest fraction of the sediment (which is also the richest in organic matter) is also ingested. The concentrations of organic carbon and nitrogen in the sediment found in the foreguts are about 4 times and 6 times greater, respectively, than the concentrations in the environmental sediment. During passage through the intestines, assimilation of organic carbon and nitrogen is 15 and 22%, respectively; assimilation is maximal in the ascending intestine loop.

Introduction

L'étude de la nutrition des échinodermes abyssaux n'a été abordée que rarement à partir de l'analyse de contenus digestifs. Les holothuries abyssales sont essentiellement limivores et représentent une fraction importante de la biomasse abyssale totale (Pawson, 1966; Filatova, 1969; Menzies *et al.*, 1973), parfois plus de 50% de celle-ci dans certains secteurs du Golfe de Gascogne (Khripounoff *et al.*, 1980; Sibuet et Lawrence, in preparation). Elles ont un rôle écologique important et contribuent au remaniement et à la modification du sédiment (Rowe, 1974; Paul, 1977). Les résultats obtenus par Sokolova (1958) et Hansen (1975), à partir de l'observation de contenus digestifs, indiquent la présence de fragments d'organismes dans le sédiment ingéré. Ces grosses particules sont rencontrées en quantité très faible au sein d'une boue argileuse et correspondent à des coquilles, des tests de diatomées, de foraminifères, des spicules d'éponges. Cet ensemble, à faible pouvoir énergétique, ne paraît pas de nature à satisfaire les besoins nutritionnels de ces organismes. L'alimentation et les besoins énergétiques des organismes abyssaux restent une énigme, dans un milieu caractérisé par la rareté des composés nutritifs. La quantité et la fréquence des apports organiques encore peu connus (Wiebe *et al.*, 1976; Bishop *et al.*, 1977; Honjo, 1978; Rowe et Gardner, 1979; Rowe et Staresinic, 1979) et les données fragmentaires montrant l'existence d'un métabolisme très bas chez certains organismes abyssaux (Smith et Teal, 1973; Smith et Hessler, 1974; Smith, 1978a, b), conduisent à s'interroger sur la physiologie de la nutrition des organismes vivant aux grandes profondeurs. Les possibilités d'étude dans ce domaine restent dépendantes de l'analyse de contenus digestifs d'organismes récoltés par des engins traînants (chaluts ou dragues) et ramenés moribonds.

Nous avons étudié les caractéristiques morphologiques des particules ingérées, et leurs teneurs en matière organique tout au long du tube digestif d'holothuries récoltées dans le Golfe de Gascogne (Sibuet, 1977). Une estima-

* Contribution Nr. 690 du Centre Océanologique de Bretagne

Tableau 1. Liste des espèces d'holothuries disséquées pour l'observation et l'analyse granulométrique des contenus intestinaux

Espèces	Profondeur (m)	Stations (missions «Biogas»)	Nr. d'individus étudiés
<i>Psychropotes longicauda</i> Theel	2900–4600	2–3–4–5	74
<i>Paroriza pallens</i> (Koehler)	2100–2900	2–6	26
<i>Benthogone rosea</i> (Koehler)	2100–4200	1–2–3–6	158
<i>Molpadia blakei</i> (Theel)	2900–4600	2–3–4–5–6	67
Total:			325

tion de l'assimilation totale et de la sélection de la nourriture a été évaluée. La comparaison de ces données avec celles du sédiment environnant est possible lorsqu'il s'agit de prélèvements effectués dans un même secteur géographique, où l'uniformité des caractéristiques physico-chimiques du sédiment est vérifiée.

Matériel et méthodes

Les holothuries considérées dans cette étude proviennent des récoltes effectuées dans le Golfe de Gascogne au cours des missions «Biogas 4» et «Biogas 6» en 1974 (Sibuet, 1977) et «Intercalibration» en 1977 organisées par le Centre Océanologique de Bretagne. Le matériel choisi correspond aux espèces les plus abondantes: *Psychropotes longicauda* Theel (ordre: Elasipoda; famille: Psychropotidae), *Paroriza pallens* (Koehler) (ordre: Aspidochirota; famille: Synallactidae), *Benthogone rosea* Koehler (ordre: Elasipoda; famille: Laetmogonidae), *Molpadia blakei* (Theel) (ordre: Molpadonia; famille: Molpadiidae). Les prélèvements ont été réalisés par chalut et drague épibenthique entre 2100 et 4600 m sur la pente continentale au Nord et au Sud du Golfe de Gascogne aux 6 stations de prélèvements intensifs du programme «Biogas» (Laubier et Sibuet 1977, 1979). Les coordonnées de ces stations sont les suivantes: Station 1, 2100 m de profondeur, par 47°33'N, 8°40'W; Station 2, 3000 m de profondeur, par 47°31'N, 9°5'W; Station 3, 4200 m de profondeur, par 43°33'N, 9°5'W; Station 3, 4700 m de profondeur, par 44°25'N, 4°51'W; Station 5, 4400 m de profondeur, par 44°25'N, 4°50'W; Station 6, 2000 m de profondeur, par 44°07'N, 4°12'W. Des spécimens conservés dans l'éthanol ont permis des observations au microscope optique et électronique, et des analyses granulométriques des contenus intestinaux (Tableau 1).

Pour chaque individu, le sédiment contenu dans la partie antérieure du tube digestif et dans le cloaque a été séparé puis réparti en 5 fractions destinées aux préparations suivantes:

Coloration au réactif acide périodique de Schiff (APS) spécifique des glucides suivant la méthode de Gordon (1970) améliorée par Whitlatch et Johnson (1974).

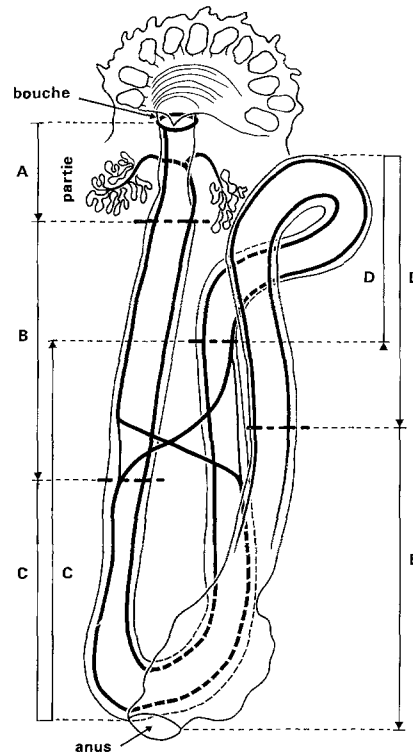


Fig. 1. Schéma représentant les 5 parties de tube digestif étudiées chez les holothuries

Coloration par la méthode de Hartig-Zacharias au ferrocyanure de potassium (Gabe, 1968), spécifique des protéines. Le sédiment traité par ces deux méthodes est mis entre lame et lamelle dans quelques gouttes de glycérol. Les particules sont identifiées et comptées sur l'ensemble de deux lames pour chaque échantillon (microscope optique $\times 200$). Dans cette étude au microscope optique, seules les particules dont le diamètre est supérieur à 5 μm ont été prises en considération. L'APS, ainsi que le réactif de Hartig-Zacharias contiennent de l'acide chlorhydrique qui peut réagir avec les particules carbonatées. Le sédiment de la troisième fraction a été monté et étudié sans coloration pour servir de témoin.

Observation au microscope électronique à balayage. Le sédiment est remis en suspension dans de l'eau distillée. Une aliquote de cette solution est filtrée lentement sur filtre Millipore de 1 cm de diamètre et de porosité 0,45 μm ; le filtre est ensuite séché dans un dessiccateur à vide puis métallisé à l'or à l'aide d'un métalliseur par pulvérisation cathodique (Siemens), et enfin monté sur un porte-objet pour l'observation au microscope électronique à balayage (Cambridge S 4).

Granulométrie — le sédiment est d'abord lavé sur tamis 63 μm . La fraction sableuse est séchée puis pesée. La fraction fine est passée au compteur de particules Coulter Counter (modèle T.A.) afin d'obtenir le spectre de répartition volumique des particules ingérées.

Pour l'analyse chimique élémentaire (carbone organique et azote total) des contenus intestinaux, une trentaine d'individus appartenant aux espèces *Psychropotes*

Tableau 2. Fréquence (%) d'apparition des différentes particules organiques ingérées chez 4 espèces d'holothuries — : non mesurables

Types de particules	Dimensions des particules mesurables (μm)	Fréquence d'apparition chez			
		<i>Psychropotes longicauda</i>	<i>Paroriza pallens</i>	<i>Benthogone rosea</i>	<i>Molpadia blakei</i>
Nannoplancton (coccolithes)	1–10	100	100	100	100
Foraminifères pélagiques (globigérines)	20–600	100	100	100	100
Agrégats organo-minéraux	—	100	100	100	100
Quartz encroûtés	25–460	100	100	100	100
Pelotes fécales:					
bivalves	20–345	100	69	100	48
crustacés	35–515	72	0	59	20
autres	30–150	100	100	100	100
Foraminifères benthiques	65–3,5 mm	100	100	100	89
Débris chitineux et tégumentaires	—	82	72	84	66
Diatomées	20–150	84	59	72	51
Radiolaires	35–175	67	63	81	77
Epines et spicules	—	79	72	84	59
Meiofaune:					
nématodes	40–560	100	100	100	96
copépodes	180–1200	87	14	82	0
Débris de macrofaune	500–5 mm	43	9	49	16
Fragments végétaux	—	13	13	4	0
Tubes de polychètes	—	6	9	0	0
Pollen et spores	—	6	0	0	0
Cystes et œufs	—	0	4	8	0

longicauda, *Paroriza pallens* et *Benthogone rosea* est disséquée à bord du navire «Jean Charcot», aussitôt après la récolte. Le contenu intestinal est divisé en 5 parties suivant la configuration du tube digestif: (A) partie antérieure de la bouche jusqu'à la première constriction; (B) partie descendante du tube digestif jusqu'au niveau de la connection transverse du sinus hémal; (C) partie descendante et ascendante jusqu'au niveau de la connection transverse du sinus hémal; (D) boucle formée par la partie ascendante et descendante; (E) fin du tube digestif et cloaque (Fig. 1). Chaque fraction de sédiment est prélevée de façon à éviter toute altération de la paroi digestive et est conservé à -30°C . Au laboratoire, la carbone organique total est dosé à l'aide d'un autoanalyseur Leco après avoir décarbonaté par HCl 2 N un poids connu de sédiment sec. Le carbone total et l'azote total sont déterminés à l'aide de l'autoanalyseur CHN Hewlett Packard modèle 185B. Pour *B. rosea* les analyses d'azote des contenus intestinaux ont été obtenues à l'aide de l'autoanalyseur Coleman.

Résultats

Description des particules ingérées par les holothuries

Seize types de particules ont été distinguées au niveau de la bouche dans les contenus digestifs. Le Tableau 2 présente la fréquence d'apparition des différentes particules ingérées par les holothuries: *Psychropotes longicauda*, *Paroriza pallens*, *Benthogone rosea*, *Molpadia blakei*. Ces particules diffèrent les unes des autres par la forme et l'intensité de la coloration en présence

d'APS et du réactif de Hartig-Zacharias. Leur classification est, de ce fait, en partie subjective. Aucune distinction n'a été faite en fonction de la taille des composés ingérés.

Le nanoplancton représente, en particulier sous forme de coccolithes, la grande majorité du matériel particulaire ingéré par les holothuries du Golfe de Gascogne (Fig. 2A). Son importance nutritionnelle reste très hypothétique. Nous n'avons constaté aucune dissolution des tests sous l'action des sucs digestifs. L'APS les colore légèrement mais non les colorants spécifiques des protéines. Ceci laisse supposer l'existence d'une très faible quantité de matière organique. Le nanoplancton ne constitue donc pas un apport notable pour l'alimentation du benthos abyssal.

Les agrégats organo-minéraux sont présents dans tous les tubes digestifs étudiés. Ils représentent de 28 à 82% des particules colorées (nanoplancton exclu). Ils consistent en une matrice organique dans laquelle s'incrustent en quantité variable des débris minéraux tels que les tests calcaires d'origine nanoplanctonique (Fig. 2B, 2F). Ils sont en général de couleur brune. Leur diamètre varie de 5 à 250 μm avec un maximum de distribution aux alentours de 20 à 65 μm . L'aspect de ces agrégats rappelle ceux décrits par Rhoads (1973) dans les courants de turbidité ou ceux observés par Johnson (1974) dans le sédiment côtier. Les colorations par l'APS et le ferrocyanure de potassium sont intenses. Elles révèlent la présence aussi bien de sucres que de protéines. Après un passage dans une solution contenant de l'eau oxygénée, la matière organique est dégradée en quelques heures. Ce traitement libère plus facilement les grosses particules, tandis que les plus fines restent en amas. Dans ce cas, la

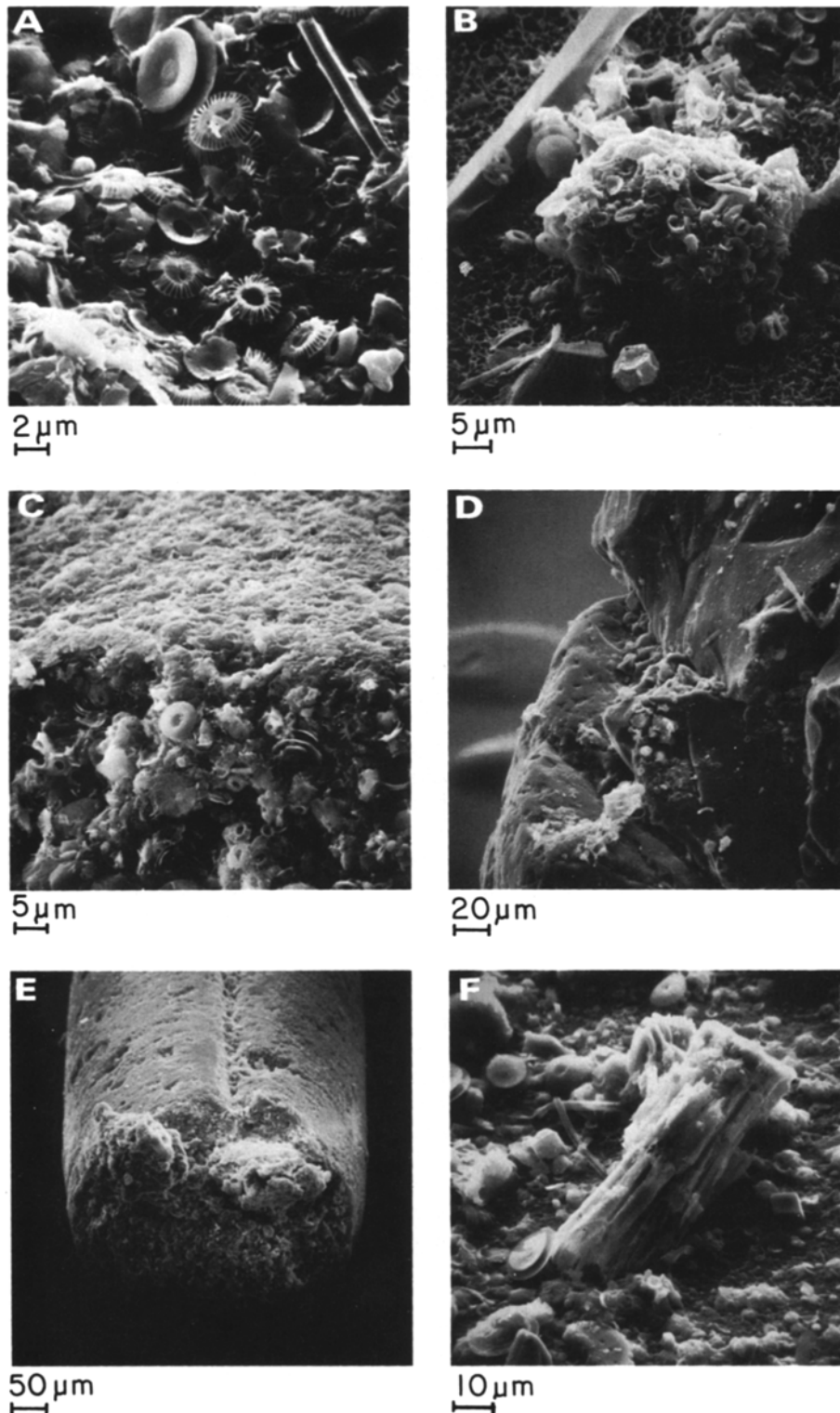


Fig. 2. Observation au microscope électronique à balayage des contenus digestifs. (A) Contenu intestinal typique des holothuries constitué de nanoplancton. (B) Agglomérat organo-minéral contenu dans le tube digestif de *Psychropotes longicauda*. (C) Détail d'une pelote fécale observée dans le tube digestif de *Psychropotes longicauda*. (D) Détail d'un quartz encroûté par la matière organique dans la cavité buccale de *Paroriza pallens*. (E) Pelote fécale d'un bivalve de la famille des Nuculanidae observée dans le tube digestif de *Psychropotes longicauda*. (F) Débris suggérant une origine végétale (bois?) dans le contenu de *Benthogone rosea*

coloration s'atténue nettement mais non complètement, ce qui indique une fraction non négligeable de matière organique réfractaire. Ces agrégats ont une origine qui reste controversée; Johnson (1974) pense qu'en milieu littoral, ils résultent de la décomposition des pelotes fécales des invertébrés limivores, susceptibles d'être

réintégrées avant complète désagrégation. Gordon (1970) a décrit des particules organiques en suspension à proximité du fond, qui ont une réaction positive à l'APS; cependant, leur caractère réfractaire (Menzel et Goering, 1966) ne correspond pas à celui des agrégats présents dans les tubes digestifs. L'hypothèse d'une aggloméra-

tion *in situ* de microparticules organiques et minérales par action bactérienne proposée par Riley *et al.* (1964) et par Sheldon *et al.*, (1967), peut être appliquée à la formation des agrégats organo-minéraux du sédiment abyssal. Les agrégats ingérés en grandes quantités peuvent constituer la nourriture de base des organismes benthiques limivores.

Les particules minérales encroûtées sont composées en majorité de grains de quartz. Ceux-ci représentent 4 à 45% des particules selon le lieu des prélèvements. Les Stations 5 et 6 du Sud du Golfe de Gascogne sont plus riches en débris terrigènes que les stations du Nord du Golfe (Auffret et Pastouret, 1977); 1 à 36% des grains de quartz sont encroûtés de matière organique se colorant fortement par l'APS. Cette matière amorphe peut soit envelopper complètement le quartz, soit se limiter aux interstices (Fig. 2D). Les grains de quartz d'origine terrigène ont pu être entraînés avec leurs incrustations, du continent vers la plaine abyssale par les courants de turbidité; la vitesse élevée de cette sédimentation permet de conserver une quantité appréciable de matière organique labile accrochée à ces particules. Les observations sur les cumacés de Steele et Baird (1968), sur les polychètes de Whitlach (1974) et, sur certaines espèces de nématodes (Tietjen, 1969) ont montré que cette matière organique liée aux minéraux serait la nourriture principale de certaines espèces littorales. Les holothuries abyssales du Golfe de Gascogne peuvent ingérer des quantités importantes de ces grains de quartz, jusqu'à 56% des particules colorées, d'après nos observations sur des individus provenant de la Station 5.

Les matières fécales sont présentes dans tous les contenus intestinaux des holothuries étudiées. La forme des pelotes fécales permet de les classer en 3 groupes différents. Les plus fréquentes (42 à 76% du total des pelotes fécales) de forme cylindrique, comportent un sillon longitudinal (Fig. 2E); elles ressemblent aux fèces de bivalves du groupe des Nuculanidae (d'après la classification des fèces d'Arakawa, 1970). On observe également des pelotes fécales ovoïdes qui proviendraient de crustacés pélagiques, ainsi que des amas sans forme bien précise (Fig. 2C) ressemblant au matériel fécal décrit par Bishop *et al.* (1977). Bien que minoritaire dans les contenus intestinaux (3 à 21% des matières colorées), la matière fécale a une forte teneur en composés nutritifs (Honjo, 1978); elle doit être, à ce titre, considérée comme une source alimentaire potentielle importante. Frankenberg et Smith (1967) considèrent que la coprophagie est un mécanisme de transfert d'énergie important dans l'écosystème marin, car elle permet le recyclage continu de la matière organique. Comme pour les agrégats organo-minéraux, l'origine de ces fèces n'est pas évidente. Si les pelotes fécales des bivalves sont d'origine autochtone, les autres types peuvent avoir été produits dans les zones supérieures (Bishop *et al.*, 1977).

Les organismes vivants ingérés régulièrement par les holothuries sont essentiellement des foraminifères benthiques et de la méiofaune. Bakus (1973) considère les foraminifères comme l'une des sources principales de nourriture, avec les bactéries, pour les holothuries litto-

rales en zone tropicale. Dans le sédiment du Golfe de Gascogne, les foraminifères pélagiques (principalement les globigérines) dominent en nombre, mais sont sous forme de tests calcaires vides. Vinogradov (1961) a signalé qu'à partir de 2000 m, les tests des foraminifères pélagiques comme ceux des ptéropodes ne contiennent plus de matière organique. En revanche, les foraminifères benthiques, retrouvés dans le tractus digestif des holothuries (1 à 9% des particules organiques ingérées) ont pu être ingérés vivants. Certains filaments appartenant aux foraminifères Komokiacea semblent être une source régulière de matière vivante. Les taxons majeurs de la méiofaune (nématodes et copépodes) sont retrouvés en quantité variable dans tous les tubes digestifs des holothuries.

L'existence d'une flore bactérienne dans les tubes digestifs d'holothuries prélevées par 5000 m de profondeur a été démontrée par Bianchi *et al.* (1979) et par R. Colwell (communication personnelle). Un enrichissement en bactéries dans les tubes digestifs par rapport au sédiment environnant a été observé; la concentration bactérienne (nombre de bactéries viables par ml de sédiment) est près de 50 fois supérieure dans les tractus digestifs, à celle du sédiment environnant. Il n'est pas encore possible de préciser si ces bactéries ont été ingérées ou si elles sont symbiotiques.

Les débris chitineux et tégumentaires sont constitués de «carcasses» de copépodes et de fragments de macrofaune. Wheeler (1967) signale, à de grandes profondeurs, la présence de «carcasses» de copépodes pélagiques qui renferment encore des quantités appréciables de tissus internes. Il en est de même pour les carapaces de copépodes benthiques, bien représentées dans tous les intestins d'holothuries. Nous avons dénombré jusqu'à 400 carapaces au niveau buccal chez *Benthogone rosea*. Enfin, dans quelques cas, nous avons trouvé de gros débris de macrofaune (fragments d'holothuries de polychètes et d'ophiures). Ces fragments tégumentaires constituent le dernier maillon de la décomposition des organismes morts avant complète dissolution. En terme d'abondance, ces débris sont rares par rapport aux autres particules organiques déjà citées, mais ils doivent représenter une forte concentration de matière nutritive.

Sélection des particules organiques ingérées

Le pouvoir de sélection de la nourriture par les holothuries peut être exprimé en comparant la composition du sédiment dans la bouche et celle du sédiment environnant. Cette comparaison apporte une indication qui n'est valable que dans la mesure où le milieu est relativement homogène, ce qui est une approche acceptable dans les cas de la plaine abyssale envasée.

Les teneurs en carbone organique et en azote connues pour les différentes stations explorées (Laubier et Sibuet, 1977, 1979), montrent une relative homogénéité autour des valeurs moyennes de 0,44% de carbone organique et de 0,05% d'azote. La comparaison de ces données avec les analyses de carbone organique et d'azote du sédiment

Tableau 3. Concentration (% du poids sec) en carbone organique (C. org.) et en azote (N) dans le sédiment prélevé au niveau de la bouche de 3 espèces d'holothuries abyssales à différentes profondeurs et dans le milieu environnant. —: non mesurables

Station 3 (profondeur moyenne 4200 m)				Station 2 (profondeur moyenne 3000 m)				Station 1 (profondeur moyenne 2100 m)	
Sédiment environnant (11 prélèvements)		<i>Psychropotes longicauda</i> (7 individus)		Sédiment environnant (9 prélèvements)		<i>Paroriza pallens</i> (4 individus)		Sédiment environnant (11 prélèvements)	<i>Benthogone rosea</i> (9 individus)
C. org.	N	C. org.	N	C. org.	N	C. org.	N	N	N
0,418	0,046	1,50	0,211	0,57	0,048	1,61	0,294	0,038	0,245
0,45	0,048	1,91	0,390	0,49	0,054	1,495	0,264	0,064	0,189
0,50	0,057	2,65	0,431	0,33	0,038	1,53	0,257	0,058	0,178
0,44	0,050	1,49	0,214	0,57	0,077	1,625	0,285	0,058	0,215
0,41	0,046	1,34	0,221	0,34	0,042	—	—	0,059	0,183
0,46	0,039	1,51	0,247	0,47	0,060	—	—	0,065	0,260
0,39	0,047	1,34	0,212	0,39	0,041	—	—	0,059	0,183
0,44	0,046	—	—	0,24	0,029	—	—	0,061	0,160
0,41	0,053	—	—	0,46	0,051	—	—	0,056	0,213
0,43	0,041	—	—	—	—	—	—	0,055	—
0,45	0,044	—	—	—	—	—	—	0,540	—
$\bar{x} =$	$\bar{x} \ll$	$\bar{x} =$	$\bar{x} =$	$\bar{x} =$	$\bar{x} =$	$\bar{x} =$	$\bar{x} =$	$\bar{x} =$	$\bar{x} =$
0,437	0,047	1,68	0,275	0,43	0,05	1,56	0,275	0,057	0,203
$\pm 0,03$	$\pm 0,005$	$\pm 0,47$	$\pm 0,094$	$\pm 0,11$	$\pm 0,01$	$\pm 0,06$	$\pm 0,017$	$\pm 0,007$	$\pm 0,033$

prélevé au niveau de la bouche chez 3 espèces d'holothuries: *Psychropotes longicauda*, *Paroriza pallens* et *Benthogone rosea* récoltées à des profondeurs distinctes, est présentée dans le Tableau 3. Les teneurs en carbone organique et en azote au niveau de la bouche chez les espèces *Psychropotes longicauda* et *Paroriza pallens* sont, respectivement, près de 4 et 6 fois supérieures à celles du sédiment environnant. L'espèce *B. rosea*, pour laquelle seuls les dosages d'azote ont été effectués, montre également des teneurs environ 4 fois supérieures à celles du milieu. Ces résultats démontrent les possibilités de sélection de la matière organique. Les holothuries ingèrent des particules qui sont substantiellement enrichies en composés organiques. Une surévaluation des valeurs obtenues au niveau de la bouche peut être éventuellement due à la présence d'enzymes digestives, mais elle ne peut quantitativement justifier une telle différence. Sokolova (1958) a classé différents genres et familles d'holothuries plus ou moins sélectives en fonction du rapport du pourcentage de carbone organique du sédiment dans le tube digestif et dans le sédiment. Elle considère que l'ordre des *Elasipoda* comprend les espèces présentant une sélection assez grossière de la nourriture. En effet, elles utilisent le film superficiel du sédiment et se distinguent des holothuries fouisseuses non sélectives de la famille des *Molpadidae*. Bordovskiy *et al.*, en 1974, ont montré qu'une espèce du genre *Psychropotes* pouvait concentrer des teneurs en carbone organique 8 fois supérieures à celles du sédiment. En milieu littoral, l'espèce *Holothuria tubulosa* peut concentrer environ 3 fois la matière organique du sédiment (Massin, 1978). Cette capacité de sélection, qui découle du comportement des différentes espèces, est répandue à toutes les profondeurs.

Tableau 4. Valeur de la médiane (en μm) des courbes granulométriques du sédiment environnant et du sédiment contenu dans les tubes digestifs au niveau de la bouche de 4 espèces d'holothuries prélevées aux 6 stations «Biogas». —: non mesurables

Sta- tions	Sédiments (μm)	<i>Psychro- potes longicauda</i>	<i>Paroriza pallens</i>	<i>Bentho- gone rosea</i>	<i>Molpadia blakei</i>
1	9,4–47	—	—	7–9,5	—
2	> 60	30–44	34–54	—	> 60
3	13–45	6,9–8	—	—	10, 1–16
4	10–36	6,2–7,4	—	—	8,2–12
5	14–23	6,9–7,6	—	—	8,2–13,3
6	8–26	6,9–7,6	8–14	8,5–14	7,9–9,2

La comparaison des caractéristiques granulométriques du sédiment environnant et de celui prélevé au niveau de la bouche chez les 4 espèces considérées, est présentée dans le Tableau 4 en terme de valeur de la médiane des courbes granulométriques. On remarque que les holothuries, à l'exception de l'espèce fouisseuse *Molpadia blakei*, ont tendance à sélectionner de manière préférentielle la fraction fine du sédiment qui est également la plus riche en matière organique.

L'ingestion sélective des particules organiques décrites précédemment a été mise en évidence par un coefficient de sélection utilisé par Whitlatch (1974) sur une polychète littorale. Ce coefficient a été recherché chez une vingtaine d'individus de l'espèce *Benthogone rosea*, pour les 5 particules les plus abondantes (Fig. 3). Tous les individus proviennent de la Station 6 au Sud du Golfe de Gascogne par 2.000 m de profondeur. D'après les résultats exprimés

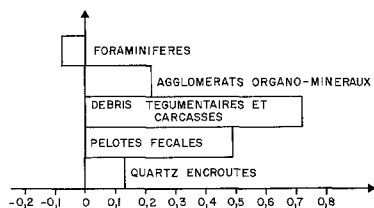


Fig. 3. *Benthogone rosea* (Station 6). Coefficients de sélection des différentes particules organiques ingérées (valeur moyenne sur 20 individus)

dans la Fig. 3, cette espèce semble sélectionner les composés les plus énergétiques (débris tégumentaires, carcasses, pelotes fécales). Les grains de quartz encroûtés ont un indice de sélectivité plus faible, mais correspondent à un type de particule relativement abondant dans le sédiment de la Station 6 (17 à 32% des particules du sédiment d'après Auffret et Pastouret, 1977). Enfin, les tests calcaires des foraminifères pélagiques paraissent peu recherchés par l'animal (sélectivité négative). Des résultats à peu près identiques ont été obtenus pour les espèces *Psychropotes longicauda* et *B. rosea*, alors que le contenu digestif de l'espèce *Molpadia blakei* reflète davantage la composition du sédiment environnant. Cependant, le mode de vie enfoui des Molpadidae les met en contact avec un sédiment appauvri par rapport au sédiment superficiel. La méiofaune, principalement représentée par les nématodes, a été retrouvée dans tous les tubes digestifs d'holothuries. A. Dinet (communication personnelle) a réalisé un comptage systématique de celle-ci dans les cinq parties du canal alimentaire de 3 *P. longicauda* de la Station 3 (Tableau 5); le coefficient de sélectivité de la méiofaune

est négatif chez cette espèce. Hansen (1975) a déjà signalé qu'il n'existe pas d'indications permettant d'établir chez les holothuries Elaspoda une quelconque sélection préférentielle envers les petits animaux comme les crustacés ou les mollusques. Les nématodes retrouvés dans le tube digestif font tous partie de deux familles (*Desmoscolecidae* et *Ceramonematidae*) dont les téguments sont particulièrement épais. *P. longicauda* semble soit éviter l'ingestion de tout animal vivant à l'exception des foraminifères benthiques, soit digérer très rapidement la méiofaune au niveau de la cavité buccale, ne laissant intacts que les nématodes les plus résistants aux enzymes digestives.

Absorption des particules organiques ingérées

Les possibilités d'absorption ont été recherchées à partir des variations tant qualitatives que quantitatives de la matière organique contenue le long du tube digestif.

L'étude des variations granulométriques du sédiment ingéré entre la cavité buccale et le cloaque montre chez *Psychropotes longicauda* une décroissance moyenne de 2,5 μm de la médiane due à une diminution du nombre de particules de 20 à 60 μm et à l'augmentation de celles de 4,5 à 10 μm (Fig. 4). La digestion semble conduire au fractionnement d'une petite partie du contenu intestinal chez cette espèce. Par ailleurs, aucune variation granulométrique n'a été discernée chez *Paroriza pallens*, *Benthogone rosea* et *Molpadia blakei*. Ce phénomène n'est donc pas généralisable.

L'estimation de la teneur en carbone organique et en azote du sédiment contenu dans 5 parties du tube digestif d'individus de 3 espèces (7 *Psychropotes longicauda*, 4

Tableau 5. *Psychropotes longicauda* à la Station 3. Méiofaune (nombre d'individus) présente dans le tube digestif de l'holothurie (A. Dinet, communication personnelle). Densité normale du méiobenthos dans les sédiments: 370 ± 39 individus dans 60 cm^3 , soit $6,17$ individus cm^{-3}

Référence holothurie et parties du tube digestif	Nr. de nématodes	Nr. de copépodes	Nr. de nauplii	Total	Volume de sédiment (cm^3)	Nr. d'individus cm^{-3}
Spécimen 1						
A	19		1	20	30	0,67
B	13			13	20	0,65
C	9			9	26	0,33
D	20		2	22	32	0,69
E	10			10	42	0,24
Spécimen 2						
A	8		1	9	10	0,90
B	39			39	46	0,85
C	27			27	39	0,69
D	22			22	30	0,73
E	2			2	4	0,50
Spécimen 3						
A	50	2	1	53	47	1,13
B	28			28	53	0,53
C	16	1		17	25	0,68
D	9			9	55	0,17
E	23	1	1	25	57	0,44

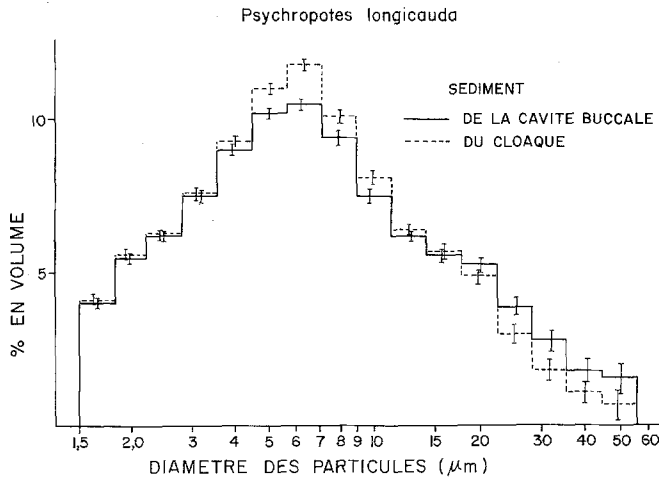


Fig. 4. *Psychropotes longicauda* (Station 3). Courbe granulométrique du sédiment $< 63 \mu\text{m}$ de la cavité buccale et du cloaque (valeur moyenne sur 10 individus)

Paroriza pallens, et 9 *Benthogone rosea*) donne une idée de l'assimilation globale de la matière organique chez ces animaux. L'efficacité avec laquelle le carbone et l'azote présents sont utilisés est déterminée en comparant leurs concentrations le long du canal alimentaire (Fig. 5). L'absorption totale est calculée entre la bouche et l'anus. *Psychropotes longicauda* utilise en moyenne $14,3 \pm 9,7\%$ du carbone organique ingéré, ce qui ne diffère pas significativement du résultat obtenu chez *Paroriza pallens* ($16,6 \pm 5,5\%$). L'absorption de l'azote est supérieure à celle du carbone organique, chez ces 2 espèces; elle est respectivement de $21,2 \pm 8,9\%$ chez *Psychropotes longicauda* et de $24,6 \pm 6,2\%$ chez *Paroriza pallens*. Chez *Psychropotes longicauda*, la concentration en carbone orga-

nique et en azote augmente de la bouche jusqu'à la connexion transverse (partie B, cf. Fig. 1), puis décroît régulièrement jusqu'au cloaque. Il en est de même pour *B. rosea*. Cet enrichissement en carbone ne semble pas dû à une dissolution de la fraction minérale (test de foraminifères) comme le suggèrent Bordovskiy *et al.* (1974), car la teneur en carbone minéral ne varie pas le long du tube digestif (Fig. 5). Elle pourrait être due à une sécrétion digestive, ou à une accumulation de bactéries. La diminution du rapport carbone organique:azote jusqu'à la partie B comprise, confirme cet apport protéique (Fig. 5). Chez *Paroriza pallens*, la décroissance de la concentration en carbone organique est continue tout le long du tractus alimentaire. Le rapport C.org./N est de 5,7 dans la cavité buccale, ce qui est nettement plus faible que dans le sédiment environnant, où il se situe entre 8 et 10. Une sécrétion enzymatique dans la partie antérieure du tube digestif déjà constatée chez *Trachythyone elongata* (Fish, 1967), peut éventuellement expliquer cette différence. L'absorption des composés digérés se fait chez ces 3 espèces tout le long du tube digestif; elle augmente au niveau de l'anse ascendante, comme chez *Holothuria tubulosa* (Massin, 1978).

Conclusions

D'après nos observations relatives aux différentes particules organiques présentes dans le tube digestif d'holothuries *Psychropotes longicauda*, *Paroriza pallens*, *Benthogone rosea* et *Molpadia blakei* du Golfe de Gascogne, il apparaît que les détritiques, c'est-à-dire la matière organique morte, représentent la source nutritive essentielle de ces animaux. Cette nourriture particulière, absorbée sous forme de matière organique amorphe, peut provenir de 3 sources distinctes: les apports continentaux (incrustations organiques sur les grains de quartz, débris végétaux), la couche euphotique (agglu-

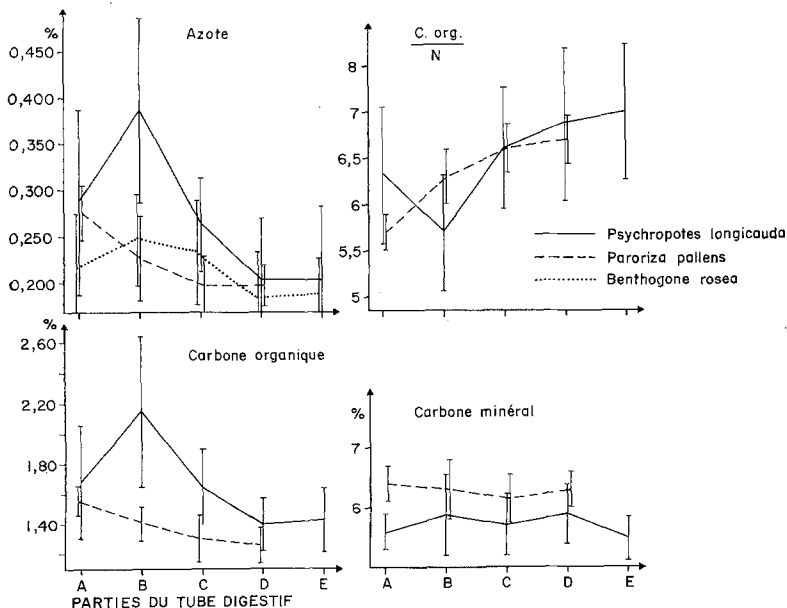


Fig. 5. Variations de la concentration, par rapport au poids sec de sédiment, en azote, carbone organique, carbone organique/azote et carbone minéral dans les 5 parties du contenu intestinal chez 3 espèces d'holothuries abyssales

mérats organo-minéraux, matière fécale, nanoplancton: diatomées, radiolaires), la matière organique autochtone (une partie de la matière fécale et la plus grande fraction des débris chitineux et tégumentaires). Les animaux étudiés n'ont pas de régime alimentaire très défini. Ils semblent sélectionner les particules les plus riches en composés assimilables quelles qu'en soient la forme ou la provenance. Les gros débris d'animaux rencontrés parfois dans les tubes digestifs démontrent que la nécrophagie peut être accessoirement choisie par des animaux limivores. Toutes les espèces étudiées ont une sélectivité négative pour les organismes vivants. Seuls certains protozoaires coloniaux, tels les foraminifères benthiques, peuvent se retrouver régulièrement dans le contenu intestinal des holothuries (Sokolova, 1958). Les travaux de Wiebe *et al.* (1976), Bishop *et al.* (1977), Honjo (1978) ont mis en évidence l'importance du matériel fécal, qui peut représenter 95% du flux vertical des particules vers les abysses. Sa sédimentation rapide (10 à 15 jours pour atteindre une profondeur de 4000 m; Bishop *et al.*, 1977), permet un transport sans dégradation bactérienne importante. En y ajoutant la production autochtone, le matériel fécal apparaît aussi comme un chaînon essentiel dans la chaîne alimentaire abyssale comme dans celle du benthos littoral (Frankenberg et Smith, 1967; Fenchel, 1972; Rhoads, 1973). Ceci est confirmé par nos analyses des contenus digestifs où l'on trouve 34 à 62% de la matière organique particulaire supérieure à 5 μm sous forme de fèces ou d'agglomérats organo-minéraux. Sokolova (1958) observe cette même prédominance chez plusieurs holothuries abyssales du Pacifique.

Dans cette étude, il n'a pas été possible d'apprécier la contribution de la matière organique en solution, ni celle des microorganismes dans l'alimentation des limivores abyssaux. Les bactéries représentent l'intermédiaire nutritionnel majeur dans l'écosystème benthique (Newell, 1965; Yingst, 1976) soit comme aliment *sensu stricto*, soit comme symbiontes permettant la dégradation des molécules organiques difficilement assimilables directement par les métazoaires. Les particules organiques retrouvées dans les tubes digestifs peuvent être considérées, soit comme une source alimentaire immédiate (c'est-à-dire que les enzymes digestives de l'animal attaquent directement le composé organique), soit comme un substrat permettant le développement bactérien. Tout le matériel ingéré peut subir plusieurs cycles «ingestion-éjection» par les limivores. A chaque passage, la reconstitution d'un film bactérien est envisageable, enrichissant ainsi les fèces en composés labiles.

La nutrition des animaux benthiques abyssaux pose deux problèmes distincts: d'une part la recherche de l'aliment, d'autre part son absorption par l'animal. On peut penser que, dans ce milieu aux faibles ressources nutritives, la sélection des particules organiques joue un rôle prépondérant de façon à maintenir un rendement digestif suffisant. D'après nos propres résultats et ceux de Bordovskiy *et al.* (1974), les holothuries abyssales étudiées ont le pouvoir de sélectionner les particules organiques les plus riches. Cependant, cette sélection n'est pas propre aux espèces abyssales puisque Massin

(1978) observe chez *Holothuria tubulosa* le même phénomène. En revanche, *Parastichopus parvimensis* et des espèces fouisseuses du genre *Trochostoma* étudiés respectivement par Sokolova (1958) et Yingst (1976), ne semblent pas concentrer la matière organique environnante. Une adaptation à sélectionner la nourriture chez les holothuries en fonction de la richesse nutritive du milieu reste à démontrer. D'après nos estimations, les holothuries abyssales étudiées absorbent environ 15% du carbone organique et 22% de l'azote. Les quelques valeurs de pourcentage d'absorption intestinale de différentes espèces littorales, résumées par Massin (1978), et obtenues chez *Stichopus tremulus* par Hanksson (1979) sont supérieures aux nôtres. Cependant, la comparaison des résultats obtenus par des méthodes différentes reste délicate. L'absorption de la matière organique dépend non seulement de la quantité d'éléments nutritifs dans le milieu, mais également de la composition chimique des particules absorbées. En milieu profond, les sources nutritives sont réduites et les particules organiques sont considérées, d'après Sanders *et al.* (1965), comme réfractaires, en grande partie, aux hydrolyses enzymatiques; ceci peut expliquer les différences des résultats obtenus sur des holothuries littorales et abyssales. Une approche plus détaillée à partir de l'analyse de la composition des molécules organiques présentes dans le sédiment du tube digestif donnerait une information plus précise sur l'absorption.

Littérature citée

- Arakawa, K. Y.: Scatological studies of the bivalves (Mollusca). *Adv. mar. Biol.* 8, 310–398 (1970)
- Auffret, G. A. et L. Pastouret: Sur les modalités de la sédimentation profonde actuelle dans le Golfe de Gascogne. *Bull. Soc. géol. Fr.* 19, 243–248 (1977)
- Bakus, G. J.: The biology and ecology of tropical holothurians. *In: Biology and geology of coral reefs. Vol. 2. Biology* 1, 10, pp 325–367. Ed. by O. A. Jones and R. Endean. New York: Academic Press 1973
- Bianchi, A. J., M. Bianchi, P. M. Scoditti et M. G. Bensoussan: Distribution des populations bactériennes hétérotrophes dans les sédiments et les tractus digestifs d'animaux benthiques recueillis dans la faille Vema et les plaines abyssales de Demerara et de Gambie. *Vie mar.* 1, 7–12 (1979). (Fondation océanographique Ricard, Marseille)
- Bishop, J. K. B., J. M. Edmond, D. R. Ketten, M. P. Bacon and W. B. Silver: The chemistry, biology and vertical flux of particulate matter from the upper 400 m of the equatorial Atlantic ocean. *Deep-Sea Res.* 24, 511–548 (1977)
- Bordovskiy, O. K., M. N. Sokolova, B. A. Smirnov, Y. A. Akhmet' Yeva and O. N. Zezina: Evaluation of the role of bottom fauna in the transformation of organic matter in sediments (with specific reference to the deep sea detritus feeders in the Kuril Kamchatka trench). *Oceanology, Wash.* 14, 128–132 (1974)
- Fenchel, T.: Aspects of decomposer food chains in marine benthos. *Verh. dt. zool. Ges.* 65, 14–22 (1972)
- Filatova, Z. A.: The quantitative distribution of deep sea bottom fauna. *In: Tikii Okean [the Pacific Ocean] Vol. 2. The deep-sea bottom fauna.* Pleuston, [En Russe] pp 202–216. Ed. by L. A. Zenkevich. Moscow: Nauka 1969
- Fish, J. D.: The digestive system of the holothurian *Cucumaria elongata*. II. Distribution of digestive enzymes. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 132, 354–361 (1967)

- Frankenberg, D. and K. L. Smith, Jr. Coprophagy in marine animals. *Limnol. Oceanogr.* 13, 443–450 (1967)
- Gabe, M.: Techniques histologiques, 239 pp. Paris: Masson et Cie 1968
- Gordon, Jr., D. C.: A microscopic study of organic particles in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.* 17, 175–185 (1970)
- Hanksson, E.: Feeding biology of *Stichopus tremulus*, a deposit-feeding holothurian. *Sarsia* 64, 155–160 (1979)
- Hansen, B.: The systematics and biology of the deep sea holothurians. Part 1. Elaspoda. *Galathea Rep.* 13, 183–195 (1975)
- Honjo, S.: Sedimentation of materials in the Sargasso Sea at a 5367 m deep station. *J. mar. Res.* 36, 469–492 (1978)
- Johnson, R. G.: Particulate matter at the sediment-water interface in coastal environments. *J. mar. Res.*, 32, 313–330 (1974)
- Khripounoff, A., D. Desbruyères et P. Chardy: Les peuplements benthiques de la faille Vema: données quantitatives et bilan d'énergie en milieu abyssal. *Oceanol. Acta* 3, 187–198 (1980)
- Laubier, L. et M. Sibuet: Résultats des campagnes BIOGAS, août 1972 – 2 novembre 1974. Résultats des campagnes à la mer. *Publ. Cent. natn. Exploit. Océans* II, 1–80 (1977). (ISSN réf. nr. 0339-2902)
- Laubier, L. and M. Sibuet: Ecology of the benthic communities of the deep North East Atlantic. In: *The deep-sea – Ecology and exploitation.* *Ambio* 6, 37–46 (1979)
- Massin, C.: Etude de la nutrition chez les holothuries Aspidochirotes (echinodermes). Comportement alimentaire, structure et fonctions de l'appareil digestif, 204 pp. Thèse, Doctorat Université Bruxelles 1978
- Menzel, D. W. and J. J. Goering: The distribution of organic detritus in the ocean. *Limnol. Oceanogr.* 11, 333–337 (1966)
- Menzies, R. J., R. Y. George and G. T. Rowe: *Abyssal environment and ecology of the world oceans*, 488 pp. New York: Wiley-Interscience 1973
- Newell, R.: The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the protobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc. zool. Soc. Lond.* 144, 24–45 (1965)
- Paul, A. Z.: The effect of benthic biological processes on the CO₂ carbonate system. In: *The fate of fossil fuel CO₂ in the oceans.* *Marine science*, Vol. 6 B, pp 45–354. Ed. by N. Z. Andersen and A. Malakoff. New York: Plenum Press 1977
- Pawson, D. L.: Ecology of holothurians. In: *Physiology of Echinodermata*, pp 63–72. Ed. by R. A. Booloottian. New York: Wiley-Interscience 1966
- Rhoads, D. C.: The influence of deposit feeding benthos on water turbidity and nutrient recycling. *Am. J. Sci.* 273, 1–22 (1973)
- Riley, G. A., P. J. Wangersky and D. Van Hemert: Organic aggregates in tropical and subtropical surface waters of the North Atlantic Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 9, 546–550 (1964)
- Rowe, G. T.: The effects of the benthic fauna on the physical properties of deep-sea sediments. In: *Deep-sea sediments*, pp 381–400. Ed. by A. L. Inderbitzen. New York: Plenum Publishing Corp. 1974
- Rowe, G. T. and W. D. Gardner: Sedimentation rates in the slope of the north west Atlantic Ocean measured directly with sediment traps. *J. mar. Res.* 37, 581–600 (1979)
- Rowe, G. T. and N. Staresinic: Sources of organic matter to the deep-sea benthos. In: *The deep-sea – ecology and exploitation.* *Ambio* 6, 19–25 (1979)
- Sanders, H. L., R. R. Hessler and G. R. Hampson: An introduction to the study of deep-sea benthic faunal assemblages along the Gay Head-Bermuda transect. *Deep-Sea Res.* 12, 845–867 (1965)
- Sheldon, R. W., T. P. T. Evelyn and T. R. Parsons: On the occurrence and formation of small particles in sea water. *Limnol. Oceanogr.* 12, 367–375 (1967)
- Sibuet, M.: Répartition et diversité des échinodermes (holothurides et astérides) dans le Golfe de Gascogne. *Deep-Sea Res.* 24, 549–563 (1977)
- Sibuet, M. and J. M. Lawrence: Organic content and biomass of abyssal holothuroids (Echinodermata) from the Bay of Biscay (in preparation)
- Smith, K. L., Jr.: Metabolism of the abyssal-pelagic rattail *Coryphaenoides armatus* measured *in situ*. *Nature, Lond.* 274, 362–364 (1978a)
- Smith, K. L., Jr.: Benthic community respiration in the N. W. Atlantic Ocean: *in situ* measurements from 40 to 5200 m. *Mar. Biol.* 47, 337–347 (1978b)
- Smith, K. L., Jr. and R. R. Hessler: Respiration of benthopelagic fishes: *in situ* measurements at 1230 m. *Science, N.Y.* 184, 72–73 (1974)
- Smith, K. L., Jr. and J. M. Teal: Deep-sea benthic community respiration: an *in situ* study at 1850 m. *Science, N.Y.* 179, 282–283 (1973)
- Sokolova, M. N.: Alimentation des invertébrés détritivores en milieu abyssal. [En Russe]. *Trudy Inst. Okeanol.* 27, 123–153 (1958)
- Steele, J. H. and I. E. Baird: Production ecology of a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.* 13, 14–25 (1968)
- Tietjen, J. H.: The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia* 2, 251–291 (1969)
- Vinogradov, M. E.: Origine de la nourriture absorbée par la faune abyssale. [En Russe]. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* 138, 1439–1442 (1961)
- Wheeler, E. J., Jr.: Copepod detritus in the deep sea. *Limnol. Oceanogr.* 12, 697–702 (1967)
- Whitlatch, R. B.: Food resource partitioning in the deposit feeding polychaete *Pectinaria gouldii*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 147, 227–235 (1974)
- Whitlatch, R. B. and R. G. Johnson: Methods for staining organic matter in marine sediments. *J. sedim. Petrol.* 44, 1310–1312 (1974)
- Wiebe, P. H., S. H. Boyd and C. Winget: Particulate matter sinking to the deep-sea floor at 2000 m in the Tongue of the Ocean, Bahamas, with a description of new sedimentation trap. *J. mar. Res.* 34, 341–354 (1976)
- Yingst, J. Y.: The utilisation of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit-feeding holothurian. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 23, 55–69 (1976)

Date of final manuscript acceptance: September 5, 1980.

Communicated by J. M. Pérès, Marseille