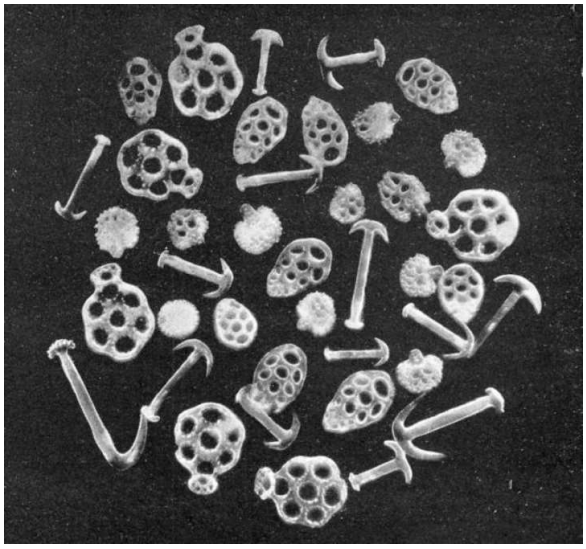
Les Holothuries

/!\ il est conseillé de lire l'article « Les échinodermes » afin de comprendre tous les termes utilisés.

Les Holoturoïdes (classe **Holoturoidea**) sont communément appelés « concombres de mer ». Ce nom vient de leur corps allongé dans le sens oral-aboral. Ici, nous utiliserons le terme « holothuries » pour désigner ces animaux car le nom « concombre de mer » ne se rapporte qu'à certaines espèces. Les holothuries se caractérisent également par une réduction du squelette. Celui-ci qui n'est plus formé que par des ossicules minuscules insérés dans la paroi du corps (le tégument) nommés « sclérites ». Formés de carbonate de calcium, elles mesurent quelques micromètres atteignant parfois le millimètre, et constituent un très bon critère taxonomique. Elles sont généralement tridimensionnelles à la surface de l'épiderme (formes de « tables », de « roues ») et bidimensionnelles en profondeur (formes de « bâtons », de « boutons » ou encore d' « ancres»). Il existe des cas où le squelette est complètement absent ou d'autre où celui-ci s'est renforcé en plaques dures. L'autre partie minéralisée de l'animal est l'anneau calcaire situé dans la cavité corporelle près de la bouche. Les sclérites dérivent principalement du squelette extraxial perforé, les éléments d'origine axiale comprenant seulement l'introvert (des tentacules nourriciers). Cette réduction du système axial vient du fait que ces animaux sont « paedomorphes » : le développement du système axial avorte précocement car la métamorphose entre la larve et l'adulte est quasiment inexistante. Un autre caractère particulier des holothuries est leur madréporite en situation interne (sauf chez certaines espèces). Les holothuries se caractérisent également par un organe de défense nommé « organe de Cuvier » qui sera détaillé plus loin. Enfin, la monophylie du groupe est démontrée par les phylogénies moléculaires.





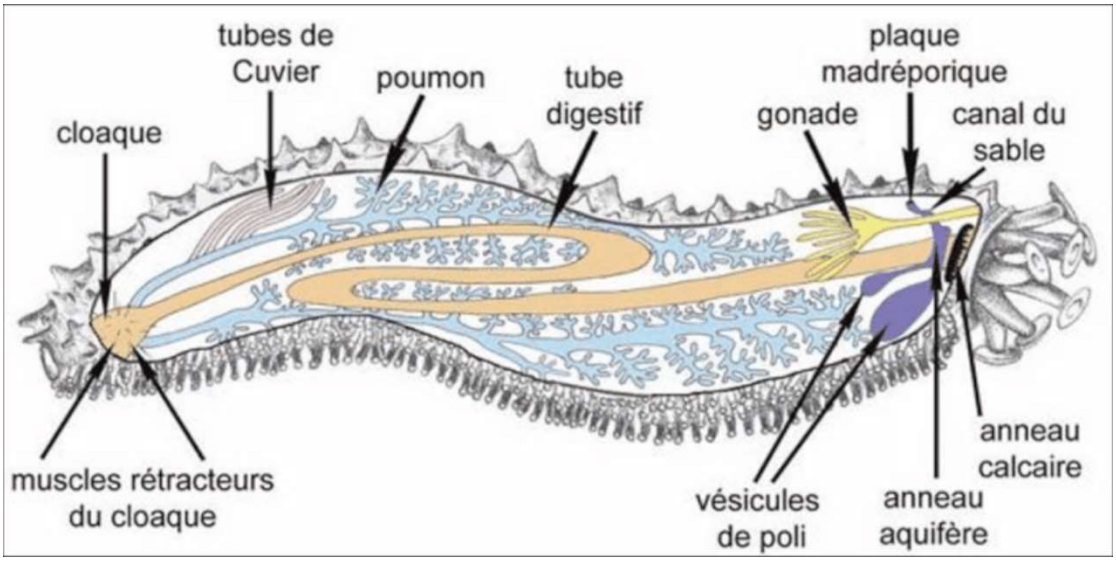
<^ Le squelette des holothuries est réduit à de simples ossicules nommés « sclérites » (à gauche : sclérites en roue et en ancre). Seules certaines espèces ont développées un squelette constitué de plaques dures comme *Psolus squamatus* (à droite : Psolidae, Dendrochirotida)

Le corps des holothuries ne s'oriente pas en des faces aborale ou orale, mais repose sur le côté du fait de sont allongement. Leur forme vat de globulaire pour les « pomme de mer » à serpentiforme pour les « holothuries-serpents » en passant par toutes sortes de variantes en forme de boudin pour ceux qu'on appel « concombres de mer » et « cochons de mer ». Leur longueur est généralement de 10 à 30 cm, mais les plus petits mesurent à peine quelques millimètres tendis que les plus gros atteignent jusqu'à 3 m. La bouche se trouve à l'une des deux extrémités de l'animal en position plus ou moins ventrale, tendis que l'anus situé à l'autre extrémité est en position postéro-dorsale. La bouche est entourée de l'introvert constitué de podia modifiés en 10 à 30 tentacules parfois complexes et pouvant être rétractées. En arrière de cette structure dans la cavité corporelle se trouve un anneau interne d'ossicules nommé « anneau calcaire » qui sert de support aux tentacules buccaux ainsi qu'à 5 bandes musculaires longitudinales qui longent les axes ambulacraires. A ceux-ci s'ajoutent des muscles circulaires et des muscles rétracteurs de l'introvert. La symétrie pentaradiée caractéristique des échinodermes est matérialisée par 5 sillons ambulacraires internes (des « radius ») d'où s'élances les podia. Ainsi, ont peut observer chez les plus part des holothuries 5 rangées de podia longitudinales disposées selon une symétrie pentaradiée. Cependant, les apodides (ordre **Apodida**) les ont perdus. De plus, certaines espèces présentent une symétrie bilatérale se superposant à la symétrie pentaradiée avec la différenciation d'une face « ventrale » et d'une face « dorsale ». La face orientée vers le sol porte généralement 3 rangées de podia d'où la dénomination « trivium », tendis que la face opposée qualifiée de « bivium »possède les deux autres rangées de podia. Enfin, d'autres espèces présentent des podia plus dispersés et les sillons ne sont plus visibles.



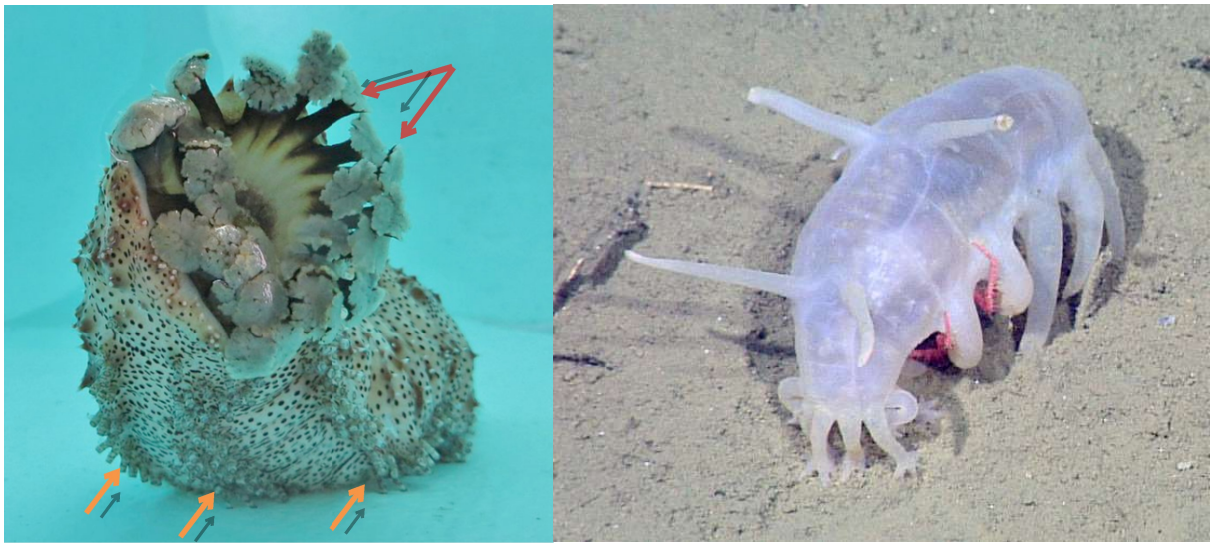
^ Quelques holothuries particulières. A gauche : les espèces du genre *Pseudocolochirus* comme ce *P. violaceus* (Cucumariidae, Dendrochirotida) sont appelées « pommes de mer » à cause de leur forme globulaire. Au centre : avec ses 3 m de long, l'holothurie-serpent (*Synapta maculata*, Synaptidae, Apodida) est l'une des plus grandes espèces d'holothuries. A droite : *Rhabdomolgus ruber* (Synaptidae, Apodida) ne dépasse guère 1 cm et fait partie des plus petites espèces d'holothuries.

Après la bouche, le tube digestif long consiste généralement en un pharynx, un œsophage, un estomac et un intestin opérant trois tours dans les cavité corporelle. Celui-ci s'ouvre ensuite en une chambre cloacale puis par un anus. La chambre cloacale contient également l'entrée d'une paire d'arborescences respiratoires. L'eau nécessaire à la respiration de l'animal est donc aspirée et expirée par l'anus. Le dioxygène se diffuse à traves la proie des tubules de l'arborescence, puis il atteint les fluides de la cavité générale. Certaines espèces sont dépourvues d'appareil respiratoire et l'oxygène passe à travers leur peau. Concernant le système aquifère propre aux échinodermes, celui des holothuries est développé et leur anneau ambulacraire est situé derrière l'anneau calcaire autour du pharynx, position classique quant ont observe par exemple celui des astérides situé autour de la bouche. Outre le système ambulacraire aquifère, les holothuries possèdent comme tous les échinodermes un système hémal remplissant les fonctions d'un système circulatoire avec ses cellules discoïdes contenant de l'hémoglobine. C'est pourquoi le liquide coelomique et le liquide hémal (ou « sang ») est souvent de couleur rouge chez holothuries. Ce système circulatoire entoure l'intestin en un plexus hémal afin d'enrichir le « sang » en nutriments. Le système hémal est également le siège de la production de coelomocytes qui forment le système immunitaire. Ces cellules phagocytaires sont présentes dans les systèmes hémal et aquifère ainsi que dans la cavité corporelle.



^ Anatomie interne d'une holothurie. La bouche équipée des tentacules de l'introvert est à droite, l'anus précédé par la chambre cloacale (le « cloaque ») est à gauche. Les arborescences respiratoires en bleu sont légendées « poumons » sur le schéma. Le tube digestif est en orange. Le système aquifère en violet est partiellement représenté et le système hémal est absent. Les tubes de Cuvier représentent un moyen de défense.

Le système nerveux consiste en un anneau nerveux rond ou pentagonal entourant la cavité buccale d'où partent des nerfs vers l'introvert et le pharynx ainsi que 5 nerfs radiaires courant le long de chaque sillon ambulacraire. Les holothuries sont sensibles au toucher, aux variations lumineuses et à certains composés chimiques. Certaines espèces possèdent des taches photosensibles à la base des tentacules tendis que quelques espèces d'aplodides possèdent un statocyte (organe de l'équilibre). Les podia servent surtout à la locomotion puisque les holothuries reposent sur leur « flanc ». Ils sont actionnés par le système aquifère mais aussi grâce à un collagène rigidifié sous commande nerveuse présent dans la paroi corporelle. La face bivium peut également porter des papilles qui sont des projections dermiques au bout desquelles se tient un podium sensoriel. Chez certaines espèces, ces sortes d'antennes sont très développées à l'image de l'étrange cochon de mer, une espèce abyssale se rencontrant entre 6 000 er 9 000 m de profondeur.



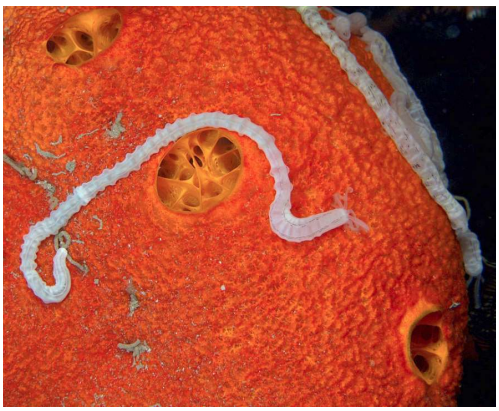
^ Des podia aux multiples fonctions. A gauche : cette *Pearsonothuria graeffei* (Holothuriidae, Holothuriida) permet de montrer les 3 rangées de podia locomoteurs (flèches vertes) de sa face « ventrale » (ou trivium). Les tentacules nourriciers de l'introvert (flèches rouges) entourant la bouche sont également des podia modifiés. A droite : ce cochon de mer (*Scotoplanes globosa*, Elpidiidae, Elasipodida) présente 2 rangées de 2 longues « antennes » sur sa face « dorsale » (ou divium) au bout desquelles se tient un podium sensoriel. Cette étrange créature abyssale présente des tentacules en forme de mains autour de sa bouche (en bas à gauche) et seulement deux rangées de podia locomoteurs.

Les holothuries sont surtout des animaux benthiques présent sur les fonds marins de tous les océans à toutes les profondeurs. Leur diversité reste identique de la surface jusqu'au-delà de 5 000 m de profondeur tandis que celle de tous les autres échinodermes a déjà largement décru. Le spécimen le plus profond jamais observé fait partie du genre *Myriotrochus* et à été identifié à 10 687 m de profondeur. Les holothuries peuvent parfois former des populations très denses, particulièrement dans les grands fonds où on peut trouver plus d'un millier d'individus par mètre carré. Il semble même qu'elles représentent 90 % de la biomasse macrofaune abyssale. En accord avec leur mode de vie benthique, la majorité des holothuries rampes sur les fonds marins parmi les algues, s'enfouissent dans le sédiment ou logent dans des anfractuosités rocheuses. Certaines vivent en symbiose sur d'autres organismes comme les espèces du genre *Synaptula* qui s'observent presque exclusivement sur des éponges. Les holothuries sont ainsi peu mobiles se déplaçant lentement (entre 5 et 50 cm/h) à l'aide de leurs podia locomoteurs qui leur permettent par ailleurs d'adhérer aux fond afin de se maintenir même dans un courant important. D'autres dépourvus de podia (ordre Apodida) se déplacent en rampant lentement sur des fonds calmes à la rugosité élevée. Il arrive également que les holothuries soient sessiles menant une vie fixée. Cependant, il existe une minorité d'espèces capables de nager un court

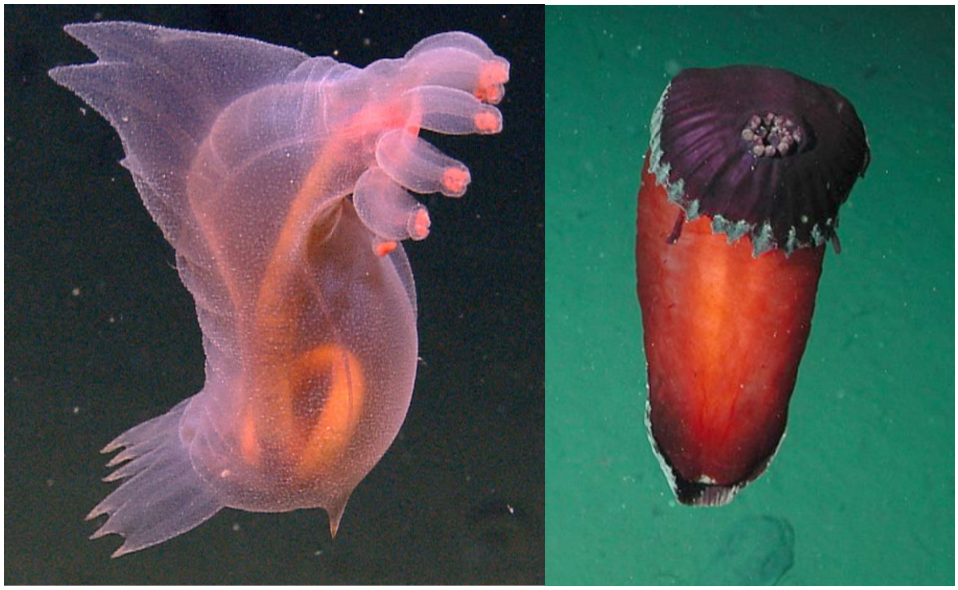


^ Un spécimen du genre *Myriotrochus* (Myriotrochidae, Apodida) est l'holothurie la plus profonde jamais observée. Dépourvu de podia mais aussi d'appareil respiratoire, les *Myriotrochus* se délacent en rampant lentement et respirent par leur peau.

instant par « sauts » assez longs afin d'échapper à un prédateur ou de se déplacer plus vite. D'autres holothuries sont carrément dites « bentho-pélagiques » passant une partie de leur temps en suspension dans l'eau regagnant régulièrement le sol. On compte même une unique espèce complètement pélagique : *Pelagothuria natatrix*. Toutes ces holothuries nageuses font parties des animaux les plus étranges avec leurs divers appendices palmés. Enfin, certaines espèces benthiques semblent capables de modifier leur densité pour se mettre à flotter et ainsi échapper à des conditions de pression, de salinité ou de température dangereuses.



^ *Synaptula lamperti* (Synaptidae, Apodida) vit presque exclusivement en symbiose à la surface d'éponges (en orange).



< Deux espèces abyssales bentho-pélagiques.

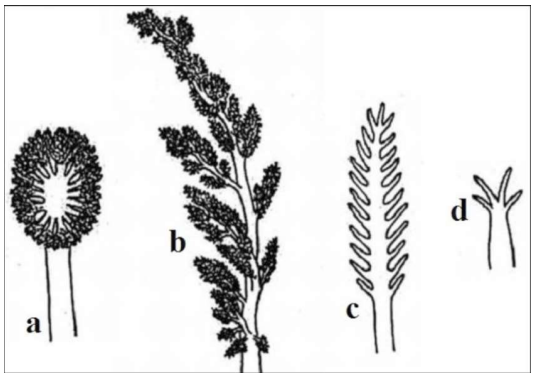
A droite : un spécimen du genre *Benthodytes* (Psychropotidae, Elasipodida) observé à 5 789 m de profondeur.

A gauche : *Enypniastes eximia* (Pelagothuriidae, Elasipodida) est sans doute l'un des animaux les plus étranges de la faune abyssale vivant jusqu'à 5 775 m de profondeur.



^ Des holothuries nageuses. A droite : les espèces du genre *Psychropotes* (Psychropotidae, Elasipodida) peuvent nager sur de courtes distances grâce à son appendice palmé pour se déplacer plus rapidement. A droite : *Pelagothuria natatrix* (Pelagothuriidae, Elasipodida) est actuellement la seule espèce d'holothurie complètement pélagique connue. Elle flotte grâce à sont corps léger composé à 90 % d'eau et dépourvu de squelette, et s'élève dans la colonne d'eau grâce à son ombrelle rappelant celle des méduse.

Les holothuries sont des charognards et des détritivores récoltant de la matière organique tombée sur le fond marin (déposivores) ou en suspension (suspensivores), mais se nourrices parfois aussi de planctons. La forme de leurs tentacules est généralement adaptée à leur mode d'alimentation et au calibre des

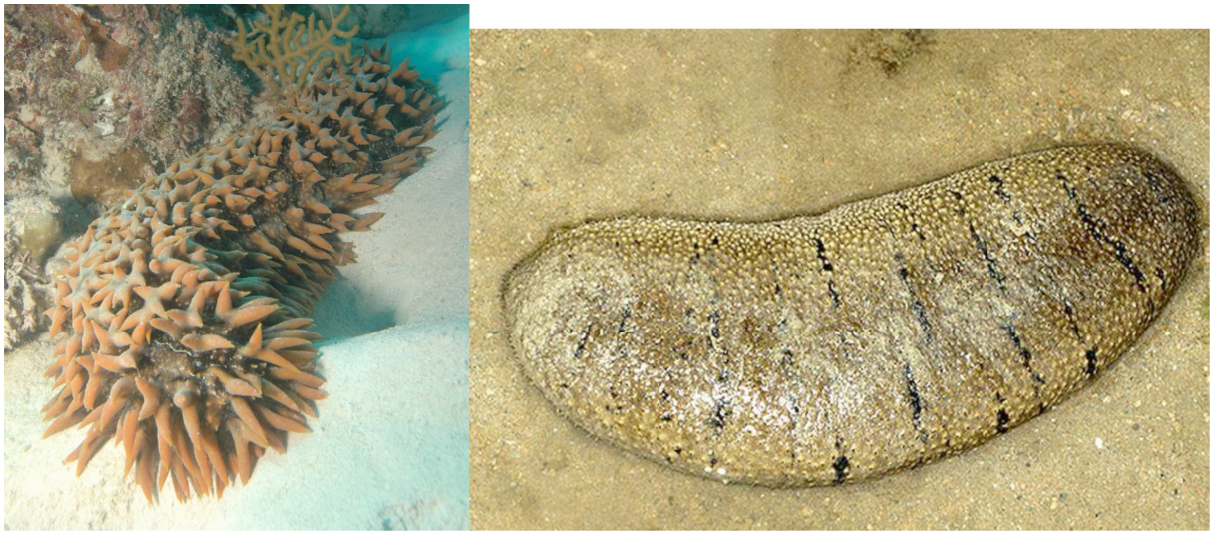


^ Différentes formes de tentacules. (a) Pelté, (b) dendritique, (c) penné, (d) digité.

particules à piéger. Ainsi, les espèces suspensivores ont souvent de grands tentacules arborescents destinés à maximiser la surface de filtrage. Par ailleurs, elles maintiennent leurs tentacules dans le courant en se mettant en position érigée. Cette posture où le corps est dressé au dessus du fond nécessite des podia assurant l'adhérence avec le substrat. Leur collagène rigidifié sur commande nerveuse leur permet également de se maintenir dans cette position sans effort. Les espèces se nourrissant dans des substrats grossiers auront plus souvent des tentacules digités et pinnés (leur donnant une apparence de main) pour trier les sédiments. D'autre part, les espèces détritivores évoluant sur un substrat fin développent des tentacules plus courts et souvent peltés.



^ Différents modes d'alimentations et milieux de vie. A gauche : l'espèce suspensivore et sessile *Psolus phantapus* (Psolidae, Dendrochirotida) présente des tentacules arborescents qu'elle maintient dans le courant grâce à sa position érigée. Au centre : l'holothurie-serpent (*Synapta maculata*, Synaptidae, Apodida) possède des tentacules digités et pinnés mais est dépourvue de podia. Il s'git donc d'une espèce d'eau calme se nourrissant sur substrat grossier. A droite : la bouche de *Pearsonothuria graeffei* (Holothuriidae, Holothuriida) est entourée de tentacules courts et peltés adaptés à u ne nutrition détritivore sur substrat fin.



^ Deux espèces vulnérables. A gauche : l'holothurie ananas (*Thelenota ananas*, Stichopodidae, Synallactida) est une grande espèce tropicale (jusqu'à 80 cm pour 7 kg) pourvue de piquants. Sa faible fécondité couplée à la pêche intensive dont elle fait l'objet menace l'espèce. A droite : *Holothuria scabra* (Holothuriidae, Holothuriida) est une espèce clef de voûte qui joue un rôle fondamentale dans les herbiers indopacifiques. Cette espèce est également consommée en Asie et subit une surexploitation qui la menace alors que sa disparition serait un désastre pour ces écosystèmes.

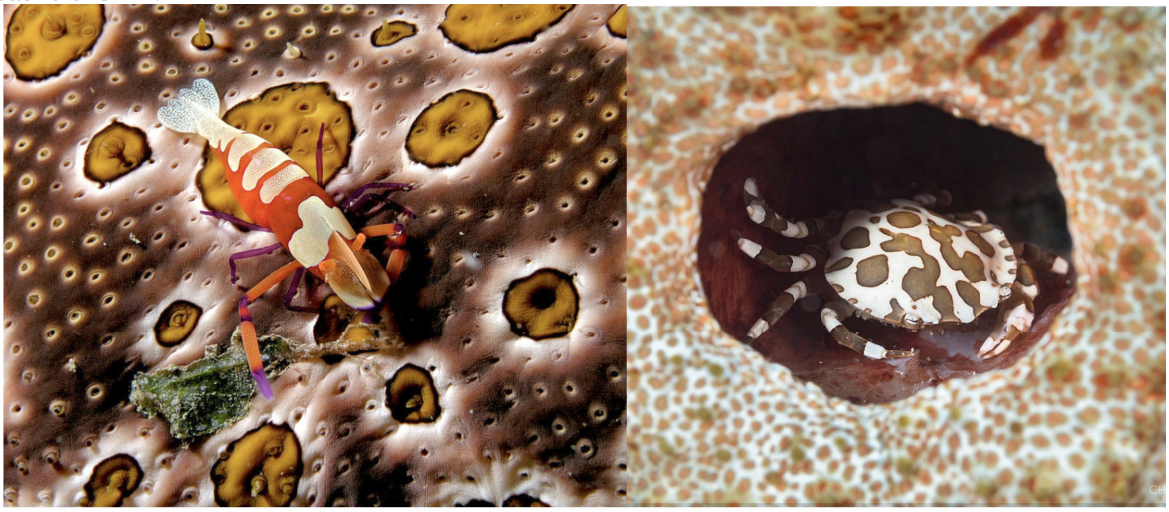


^ Les excréments d'holothuries se présentent sous la forme de boules de sédiment fin et pure.

Chez les espèces se nourrissant des détritus et charognes présents dans le substrat, un seul individu peut avaler plus de 45 kg de sédiments par an afin d'y digérer les particules organiques. Leurs excellentes capacités digestives leur permettent de rejeter un sédiment fin, pur et homogène faisant de ces animaux de véritables éboueurs des fonds. Ainsi, les holothuries jouent un rôle capital dans des processus biologiques de leur environnement les élevant au statut d'espèces clef de voûte : il assurent par leur présence la survie de certains écosystèmes des fond marins. Or, certaines holothuries sont surexploitées pour la consommation de leur chaire notamment dans les pays asiatiques, et d'autres nécessites des eaux très pures. Ces facteurs compromettent leur survie. A l'inverse certaines espèces affectionnent les eaux troubles et tolèrent des seuils de pollution importants. De même, les conditions de courantologie diffèrent selon les espèces : celles possédant de puissants podia sont plus souvent adaptées pour vivre dans des zones exposées à de forts courants, tendis que d'autres aux podia moins développés ou absents nécessitent des eaux calmes.



^ Des holothuries aux stratégies de survies différentes. A gauche : il a été prouvé en 2013 que *Apostichopus californicus* (Stichopodidae, Synallactida) est capable de se nourrir par son anus en même temps qu'elle respire. Cela lui permettrait de complémenter son régime détritivore par un régime suspensivore. Par ailleurs, son corps et recouvert de grosses papilles coniques contractiles. A droite : l'holothurie de sable brune (*Bohadschia vitiensis*, Holothuriidae, Holothuriida) vit dans des eaux troubles et se couvre des sédiments à l'aide d'un mucus collant afin de se protéger, complétant la barrière que constitue son derme épais pouvant atteindre 15 mm.



^ Symbioses et commensalisme de crustacés. A gauche : la crevette-nettoyeuse *Periclimenes imperator* vit souvent en symbiose avec les holothuries dont elle débarrasse la peau de leurs parasites. A gauche : le crabe *Lissocarcinus orbicularis* est un commensale d'holothuries et peut vivre à la surface de son hôte mais aussi à l'intérieur de leur bouche ou (comme ici) dans leur cavité cloacale.

Les holothuries présentent de nombreux cas de commensalisme et de symbioses. Les symbioses s'opèrent surtout avec des cavettes nettoyeuses du groupe des Pontoniinés spécialisées dans l'association avec des échinodermes. Ces crevettes vivent sur la peau des holothuries et se nourrissent des détritus et autres micro-organismes présents à la surface de celle-ci. Le commensalisme peut impliquer des vers polychètes à la surface de la peau sans que la nature de cette association ne soit encore élucidée. Cependant, le commensalisme chez les holothuries se présente généralement par l'occupation d'une partie du système digestif par de petits animaux qui y trouvent refuge sans trop déranger leur hôte. Ainsi, des

bivalves vivent dans l'œsophage d'holothuries. La chambre cloacale de grosses holothuries tropicales peut également être temporairement occupée par divers petits animaux qui circulent librement dans l'anus de leur hôte. Il s'agit de plusieurs espèces de crabes et de crevettes nettoyeuses ainsi que de petits poissons de la famille des Carapidés. Ces derniers y trouvent un abri mais aussi une aire de reproduction ; dans ce dernier cas, ils peuvent y habiter en couple. Une fois à l'intérieur, le poisson peut produire des sons parfois audibles jusqu'à 50 m pour signaler leur présence ou s'identifier. Cependant, certaines espèces en profitent pour se nourrir des organes internes de leur hôte les plaçant parmi les parasites. Certains gastéropodes peuvent être des ectoparasites d'holothuries : ils vivent accrochés à la peau de leur hôte et la perce afin de se nourrir de son sang.





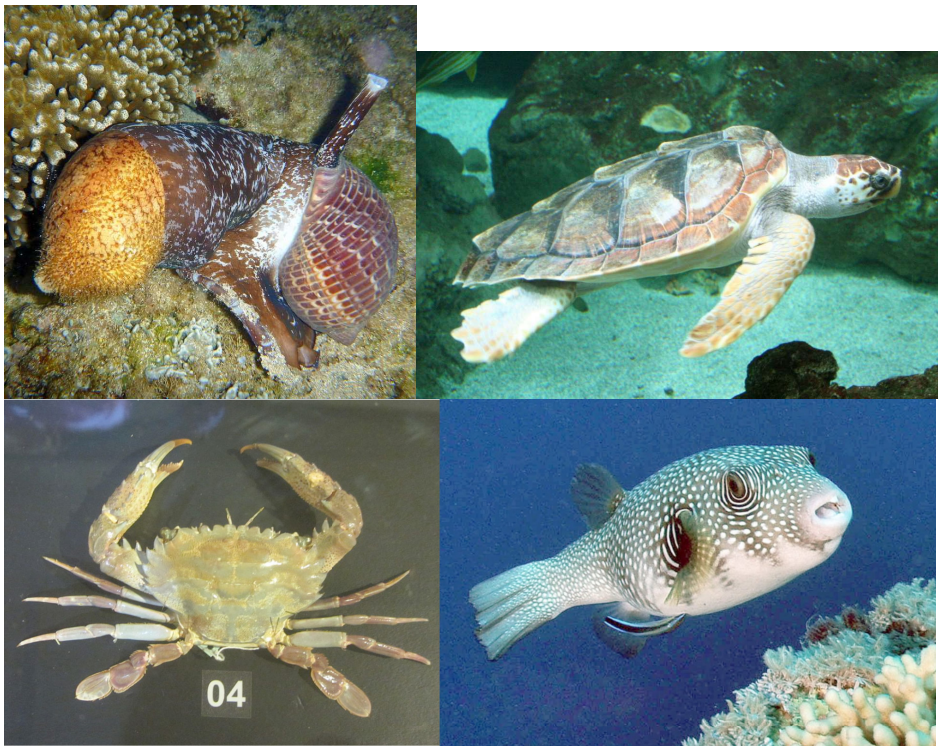
Les Carapidés sont des poissons vivant parfois dans le cloaque des holothuries. C'est le cas du poisson-perle (*Carapus acus*) dont on voit la partie antérieure du corps sortir de l'anus d'une holothurie (ci-contre). La photo ci-dessus le montre ne train de chercher un hôte. Certains Carapidés son des parasites des holothuries à l'image de *Encheliophis homei* (ci-dessous) qui se nourrit des organes internes de son hôte.





^ Parasites et techniques anti-parasitiques. A gauche : de petits gastéropodes de la famille des Eulimidés sont des parasites ectoplasmiques des holothuries. Ainsi, ils se fixent sur leur hôte avant de percer leur peau afin de se nourrir de leur sang. A droite : l'holothurie brune (*Actinopyga echinites*, Holothuriidae, Holothuriida) peut survivre plusieurs heures hors de l'eau lors des marrées basses. Comme toutes les espèces du genre *Actinopyga*, elle possède également 5 dents annales qui lui permettent de se protéger d'éventuels parasites voulant investir sa cavité cloacale.

Les holothuries ont peut de prédateur à cause de leurs mécanismes de défense redoutablement efficaces ainsi que les toxines qu'elles produises. En effet, ces animaux dégagent en permanence des saponines. Ces toxines tuent les cellules (action cytotoxique) et détruisent les globules rouges (action hémolytique). La production de ces toxines varie selon les individus et les espèces, mais les spécimens adultes en possèdent généralement assez pour repousser de potentiels prédateurs tel la plus part des poissons. Cependant, certaines espèces de poissons, de gastéropodes et de crustacés sont résistantes à ces toxines. Parmi eux se trouvent des prédateurs très spécialisés tel la Tonne perdrix, un gros mollusque venimeux s'attaquent uniquement aux grandes holothuries tropicales. Des poissons de l'ordre des tétraodontiformes sont également immunisés contre les toxines des holothuries. Ainsi, certain s d'entre eux consomment occasionnellement des holothuries. Des étoiles de mer et des crustacés comptent également parmi les prédateurs opportunistes s'attaquant parfois aux holothuries. Enfin, on rapporte que des tortues marines ont été observées en train de consommer des holothuries. Cependant, le plus grand prédateur de ces animaux reste l'Homme qui les pêches massivement pour leur chaire notamment consommée en Asie.



< Quelques prédateurs d'holothuries. Des espèces spécialisées dans la chasse d'holothuries sont immunisées face à leurs toxines tel la Tonne perdrix qui paralyse ses proies avec son puissant venin. Son régime alimentaire uniquement constitué de grandes holothuries tropicales (en haut à gauche : *Tonna perdrix* dévorant une holothurie jaune). Il existe également différents prédateurs opportunistes s'attaquant occasionnellement aux holothuries tels la tortue caouanne (en haut à droite : *Carette caretta*), le crabe *Thalamita crenata* (en bas à gauche) et des poissons tétraodontidés immunisés contres leurs toxines (en bas à droite : un *Arothron hispidus*).



^ Deux mécanismes de défense chez les holothuries. A gauche : cette holothurie noire (*Holothuria forskali*, Holothuriidae, Holothuriida) rejette ses tubes de Cuvier angulant et empoissonnant son agresseur. A droite : l'holothurie caillou (*Actinopyga lecanora*, Holothuriidae, Holothuriida) se nomme ainsi pour ses capacités de durcissement liées à son collagène rigidifié qui peut la rendre presque aussi dur que la pierre.

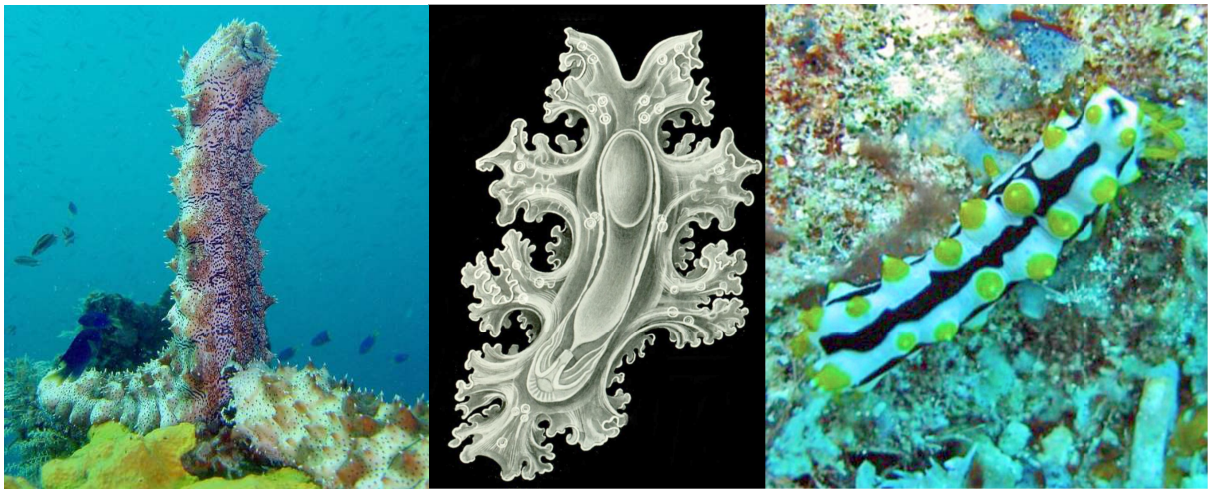
C'est pour ce protéger de ces préteurs immunisés que le principal système défensif des holothuries consiste à éjecter des tubes de Cuvier. Ces tubules flottent dans le coelome (la cavité corporelle) et sont branchées à l'arborescence respiratoire. Expulsé par l'anus par autotomie, ce réseau de filaments s'allonge de 20 à 30 fois et devient collant. Ce système permet ainsi d'immobiliser l'ennemi et peut également émettre des substances toxines appelées holothurines qui peuvent tuer les organismes aux alentours. Les tubes de Cuvier mettent ensuite de 2 à 5 jours pour se régénérer. Une éviscération plus importante concise à expulser une grande partie des organes internes pour occuper le prédateur. L'holothurie maintient ensuite ses mouvements respiratoires drainant l'eau directement dans la cavité corporelle. L'animal vit ainsi au ralenti jusqu'à ce que ces organes soient régénérés ce qui peut prendre entre 7 et 145 jours suivant les espèces et les conditions. Ce mécanisme radicale d'autotomie s'observe chez les ordres Dendrochirotida (éviscération par la bouche) et Holothuriida (éviscération par l'anus). Il semble également que l'éviscération soit pratiquée en l'absence d'une agression dans un but purgatif. Un autre moyen de défense est leur collagène rigidifié sous commande nerveuse. En effet, celui-ci leur permet de rétracter et de durcir leur corps à tel point que certaines espèces peuvent devenir presque aussi dur que de la pierre. La plus part des grosses holothuries des ordres Holothuriida et Synallactida sont également capables de s'enfuir en cas de menace. Cela consiste en des mouvements de contorsion brusques plus ou moins organisés. Ces consultions peuvent ainsi impressionner le prédateur ainsi que lui faire lâcher prise puis de le semer s'il s'agit d'un agresseur benthique lent tels des mollusques ou des étoiles de mer. Cette réaction

permet aussi d'attirer l'attention de prédateurs plus gros susceptibles d'attaquer leur agresseur. Cette logique est aussi exploitée chez certaines espèces bioluminescentes qui émettent de la lumière lorsqu'elles se sentent menacées. Enfin, la fuite peut aussi se faire par nage notamment chez des espèces abyssales benthopélagiques.



^ Prédation et défense. A gauche : une *Pannychia moselei* (Laetmogonidae, Elasipodia) se fait attaquée par une étoile de mer du genre *Solaster* spécialisée dans la prédation d'échinodermes. Cette holothurie abyssale se défend en émettant de la lumière ce qui a pour effet d'attirer de plus gros prédateurs susceptibles d'attaquer l'étoile de mer. A droite : une grosse holothurie tenue en main. Stressée, elle a éjectée ses tubes de Cuvier. L'Homme est le prédateur le plus important des holothuries.

Chez les holothuries comme chez la majorité des échinodermes, les sexes sont séparés : il existe des individus mêles et des individus femelles. La ou les gonades sont positionnés dans la partie antérieure de l'animal et sont reliées à l'extérieur via un gonoducte qui débouche au-dessus de la bouche. Les partenaires se rencontrent grâce à la sécrétion d'hormones. Durant l'accouplement, les holothuries adoptent en générale une position érigée, et elles se regroupent parfois par couples pour maximiser les chances de fécondation. Les gamètes sont alors libérés dans l'eau et la fécondation est externe. Une fois l'ovule fécondé, la larve *auricularia* se forme après plusieurs divisions cellulaires. Celle-ci est une larve ciliée qui nage librement dans l'eau menant une vie planctonique et permettant une bonne dispersion des jeunes. La larve auricularia se transforme en larve *doliolaria* ciliée et en forme de baril. Celle-ci devient en suite une larve *pentacularia* équipée de tentacules. Enfin, la larve se métamorphose en adulte benthique. A noter qu'une trentaine d'espèces présentent un mode de reproduction sexué particulier. En effet, elles pratiquent une fécondation interne et les larves incubent dans une poche intra-corporelle. Enfin, de nombreuses espèces sont capables de se reproduire de façon asexuée par scission. Pour ce faire, un rétrécissement apparaît progressivement en un endroit de l'animal et finit par conduire à la fission en deux parties du corps, partie de tailles parfois égales et parfois inégales. La plaie corespondant à l'extrémité de fission se referme en deux jours puis chacune des deux parties régénère un individu complet en 2 à 6 mois. Durant cette période, les nouveaux individus vulnérables vivent généralement cachés. Il a été observé à l'île de la Réunion que le mode de reproduction sexué est plutôt pratiqué en saison chaude où l'eau est riche en plancton, tendis que les holothuries semblent privilégier le mode de reproduction asexué en saison froide.



^ Le cycle de reproduction chez les holothuries. A gauche : deux holothuries rayées (*Pearsonothuria graeffei*, Holothuriidae, Holothuriida) en position érigée lors de l'accouplement. Au centre : larve *auricularia* d'holothurie. A droite : juvénile d'holothurie rayée.

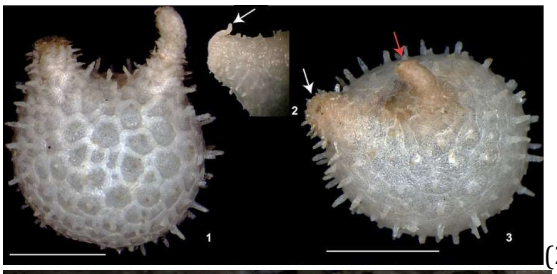
La classe des holothuroïdes (**Holothuroidea**) est traditionnellement divisée en 5 ordres, mais ce nombre a été porté à 7 en 2017 par éclatement de l'ancien ordre Aspidochirotida. Ces classifications se basent sur divers caractères : la morphologie des podia qui sont absents chez les Apodides (**Apodia**), les arborescences respiratoires qui sont absentes chez les Elasipodides (**Elasipodida**) et également les Apopodies, ainsi que l'analyse des sclérites tégumentaires qui

constitues le squelette corporel. Cependant cette, classification est en cours de révision. Voici quelques espèces remarquables de chacun des 5 ordres :

> L'ordre des Apodides (Apodia) est le plus dérivé. Ses représentants de forme allongée sont dépourvus de podia, organes portant omniprésents chez les autres échinodermes. Cette perte témoigne d'une spécialisation poussée de ces animaux. Leurs intovert se compose de 10 à 25 tentacules digités et pinnés. L'holothurie-serpent collante (1: *Euapta godeffroyi*, Synaptidae) est une apodide de grande taille (2 m) malgré un diamètre réduit (2 cm) lui conférant une forme serpentiforme. Lorsqu'elle se sent menacée, elle peut se contracter jusqu'à n'atteindre plus qu'un quart de sa longueur.


(1)

> L'ordre des des Dendrochirotides (**Dendrochirotida**) rassemble un nombre important de familles et pourrait ne pas être monophylétique. A la base le groupe était définit par la présence de muscles rétracteurs en plus des bandes musculaires radiales le long du corps. L'image ci-contre montre différentes vues d'une *Ypsilothuria bitentaculata* (2). Cette espèce particulière est recouverte de plaques munies de piquants formant un squelette rigide et la faisant ressembler à un oursin. Elle fait partie de la famille des Ypsilothuriidés rassemblant des holothuries à la forme d'outre arrondie prolongée par deux extensions dorsales.



(2)

> Les holothuries de l'ordre des Molpadides (**Molpadida**) tel cette *Molpadia* (3 : Molpadidae) regroupe des holothuries de forme cylindrique équipées d'un appendice caudal qualifié de « queue ». Leurs tentacules sont au nombre de 15 et sont digitées. Les espèces de cet ordre sont généralement abyssales vivant jusqu'à 2 000 m de profondeur. Par conséquent, elles présentent une répartition très large.


(3)

> L'ordre des Elasipodides (**Elasipodida**) rassembles des holothuries abyssales aux caractéristiques inhabituelles. En effet, elles sont généralement pourvues d'appendices généralement issus de podia ou de papilles et formant des nageoires, viles ou encore des « pattes ». Leur corps translucide est essentiellement composé d'eau et leurs fins tentacules sont peltés. Cet ordre contient également quelques holothuries nageuses. *Oneirophanta mutabilis* (3) fait partie de la famille des Deimatidés. Ces animaux possèdent un corps cylindrique hérissé de longues papilles rétractables. Leurs ossicules dermiques sont en forme de spatule et sont implantées dans un tégument dermique très fragile.



(4)


(5)

> L'ordre des Holothuriides (**Holothuriida**) a récement été drée Il ne compte que 2 familles pour

7 genres. Cependant, environ 200 espèces d'holothuries sont classées rien que dans la famille des Holothuridés dont fait partie *Bohadshia argus* (5). La plus part d'entres elles sont affectée au vaste ordre *Holothuria* qui se découpe en près de 20 sous-genres.

> L'ordre des Persiculides (**Persiculida**) a lui aussi été créé en 2017 sur la base de la présence d'un sillon postérieur. Il rassemble quelques espèces d'holothuries abyssales parfois sans familles comme *Hansenothuria benti* (6).

> Les représentent Synallactides (**Synallactida**) également un ordre récemment proposé. Il n'y a pas vraiment de caractéristiques propres à ce groupe outre le fait que ses représentants sont tous épibenthiques (ils vivent à la surface du fond sans le fouiller). L'ordre se compose de deux famille : les Synallactidés abyssaux comme *Galatheathuria* (9) et les Stichopodidés tel *Stichopus chloronotus* (7).


(6)


(7)


(8)


(9)

Les 1 430 espèces d'holothuries actuelles connues (chiffre de 2017) font partie de la classe Holothuroidea. En fait, les ordres actuels se sont séparés très tôt si bien que toutes les espèces fossiles appartiennent à ceux-ci. Les plus vieux fossiles proviennent de l'Ordovicien avec notamment un spécimen vieux de - 460 Ma. Cependant, ce dernier est controversé et les plus anciennes ossicules tégumentaires indiscutables datent de - 455 Ma. Le fait est que le corps peu calcifié de ces animaux les rend peu propices à la fossilisation. On retrouve soit des sclérites isolées, soit de rares empruntes du corps mou. Ci-dessus : une emprunte fossile datant du carbonifère attribué à une holothurie de la famille des Chiridotidés (8).