

**FACULTE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES
DE LA REUNION**

Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes

**La reproduction sexuée de deux holothuries des récifs
de La Réunion : *Holothuria leucospilota* et *Actinopyga
echinites* (Echinodermata)**

Synthèse bibliographique



Photos : Van Den Spiegel

KOHLER Sophie
FORESTIER Alexandra
Maître de stage : C. CONAND

Année 2005 / 2006

1 - Introduction

Dans l'Indo-pacifique, l'exploitation artisanale des holothuries est largement répandue et constitue une ressource commerciale importante (Conand, 1999). L'expansion de cette pratique depuis les 20 dernières années a entraîné une diminution importante des populations naturelles d'holothuries. De manière à mieux gérer les stocks, l'étude de la démographie et de la reproduction des espèces exploitées est donc indispensable.

A La Réunion, 20 espèces d'holothuries vivent dans le lagon (Conand et al., 2003). Seule la reproduction sexuée de l'espèce *Stichopus chloronotus* y a été étudiée (Conand et al., 2002).

Notre synthèse est basée sur plusieurs études réalisées dans l'Indo-pacifique tropical, qui décrivent la reproduction sexuée de deux espèces : *Holothuria leucospilota*, abondante dans la zone d'arrière-récif et *Actinopyga echinites* caractéristique de la zone de platier externe. (Mangion et al., 2004)

Notre étude actuelle sur ces 2 espèces s'inscrit dans un programme régional ayant pour but la conservation des espèces exploitées, par un usage durable dans la région du Sud-ouest de l'Océan Indien (Conand et al, sous presse). Les principales questions posées sont :

1. Quels sont les paramètres de la reproduction des 2 espèces : sex ratio dans la population étudiée, anatomie des gonades, paramètres du cycle de reproduction, taille à la première maturité sexuelle ?
2. Les deux espèces présentent-elles les mêmes modalités ? Quelle est l'origine des différences éventuelles ?

2 – Synthèse bibliographique sur la reproduction sexuée des espèces

A. echinites et *H. leucospilota*

2.1 – Les espèces : généralités

H. leucospilota est une espèce commune de l'Indo-pacifique, présente depuis la côte-est de l'Afrique et la Mer Rouge jusqu'aux îles Hawaï. Cette holothurie noire, fusiforme et de grande taille est particulièrement abondante dans la zone de dépression d'arrière récif du lagon de La Réunion. Les caractéristiques de la reproduction sexuée de cette espèce ont été étudiées dans plusieurs régions de la zone indo-pacifique : Hong-Kong (Ong Che, 1990), Taiwan (Chao et al., 1995), Vietnam (Nguyen & Britayev, 1993), Australie (Purwati, 2003), îles Cook (Drumm, 2005), tandis qu'à La Réunion, bien qu'elle y soit très abondante, seule la reproduction asexuée d'*H. leucospilota* a été décrite (Conand et al, 1997).

A. echinites est une espèce d'holothurie bien représentée en mer Rouge et dans toute la zone tropicale de l'Indo-pacifique, sauf à Hawaï et dans le golfe persique. C'est une espèce caractéristique du platier externe des récifs coralliens où elle trouve un hydrodynamisme important et donc une bonne oxygénation de l'eau. Elle présente un corps allongé allant du beige au brun. Contrairement à *H. leucospilota*, les canaux de cuvier (filaments fins et collants, faisant partie de la stratégie de défense des holothuries) ne sont jamais expulsés. Les individus mesurent en moyenne une vingtaine de centimètre (pour un maximum de 35 cm) et pèsent en moyenne 300g (pour un maximum de 1000g). Toutefois à La Réunion, on a un intervalle de poids allant de 80g à 227g. Il n'y a pas de reproduction asexuée par scission chez cette espèce.

A. echinites et *H. leucospilota* appartiennent à l'ordre des aspidochirotides et à la famille des holothuridés, caractérisés par la présence d'une seule touffe de tubules gonadiques allongés et de classes de taille différentes. La base des gonades est attachée au mésentère dorsal dans la région antérieure de l'animal. (Conand, 1994 ; Conn, 2002 ; Smiley, 1994). Le cycle de reproduction des holothuries présente plusieurs modes : La reproduction peut être continue sur toute l'année. On dit alors que les individus sont asynchrones. Le cycle peut également être annuel, quand il n'y a qu'un événement de ponte par an, ou biennuel quand il y a deux événements de ponte par an. On dit alors que les individus sont synchrones dans la population.

2.2 – Sex ratio

Chez *H. leucospilota*, où il n'y a pas de dimorphisme sexuel externe, les gonades mâles et femelles présentent un aspect morphologique particulier qui permet de les distinguer à la dissection: Les gonades mâles à maturité sont beiges et les gonades femelles sont rose vif. Un sex-ratio de 1 : 1 a été observée dans toutes les régions étudiées. (Purwati, 2003 ; Ong Che, 1990)

A. echinites présente un pourcentage de mâles par rapport à l'effectif total des individus dont le sexe a pu être déterminé de 52% (Conand, 1993). Un test de χ^2 permet de conclure que ce pourcentage ne présente pas de différence significative avec un sex ratio de 1. Par ce résultat, *A. echinites* ne se distingue pas des autres espèces étudiées. Aux stades immatures et de repos, le sexe ne peut pas être déterminé à la loupe binoculaire.

2.3 - Anatomie des gonades et stades de maturité

Les observations macroscopiques et microscopiques des gonades permettent de définir 5 stades de maturité chez les holothuridés (Conand, 1981, 1989):

- Stade 1 et 2 indéterminé (immature ou repos sexuel) :

Les tubules sont transparents, peu nombreux et peu ramifiés, courts et minces. Les cellules germinales ont un diamètre inférieur à 20 μ m.

- Stade 3 – Maturation :

Les tubes sont blanchâtres, plus nombreux et plus ramifiés dans les 2 sexes et la longueur et le diamètre des tubules augmentent. Chez les mâles, on observe le développement des spermatozoïdes et la présence de spermatozoïdes est rare. Chez les femelles, les oocytes sont opaques et ont un diamètre de 20 à 120 μ m, suivant les espèces.

- Stade 4 – Mûr :

Chez les mâles, les tubules sont blancs, avec à un diamètre maximal et présentent des renflements. Les spermatozoïdes sont très abondants et coulent à la section des tubules. Les tubules des femelles sont translucides ou rosés selon les espèces, gonflés avec des oocytes transparents. Les diamètres des oocytes présentent une distribution généralement plurimodale avec un mode principal vers 150-200 μ m

- Stade 5 – Post-ponte :

Les tubules dans les 2 sexes peuvent présenter les mêmes caractéristiques qu'au stade 4, mais d'autres peuvent être plus flasques et plus courts, avec une coloration jaune ou brune correspondants aux oocytes non pondus et réabsorbés.

En Nouvelle-Calédonie, les caractéristiques des gonades matures d'*A. echinites* ont été détaillées (Conand, 1993):

Sexe	N	Pg (g)	Tubules		GI _{moy}	Diamètre des oocytes (μ m)
			Longueur (mm)	Diamètre (mm)		
M	96	20,9	115	0,8	6,9	N/A
F	80	28,2	106	1,2	9,0	165

Pour le poids moyen des gonades, la longueur et le diamètre des tubules (Conand, 1982), et le diamètre des oocytes du mode le plus avancé, les valeurs sont légèrement inférieures mais cohérentes avec la moyenne des valeurs des autres espèces étudiées en Nouvelle Calédonie. En revanche les valeurs obtenues pour l'indice gonadique sont très largement supérieures à celles des autres espèces pour les femelles : il s'agit de la valeur maximale trouvée. On a donc chez cette espèce des gonades qui occupent une place plus importante dans l'organisme que chez les autres espèces. Les tubules des testicules sont légèrement plus longs et plus étroits que ceux des ovaires. Ceux-ci étant, à maturité, roses et plus lourds que les testicules blanchâtres. On a donc un dimorphisme sexuel assez marqué chez les individus matures.

Un modèle de recrutement des tubules gonadiques chez les holothuries a été proposé par Smiley (Smiley & Cloney, 1985 ; Smiley, 1990) : La gonade est composée de 3 cohortes de tubules à des stades différents. Au sein de chaque cohorte, les tubules sont à des stades de maturité identique. Les tubules les moins développés constituent les tubules primaires, qui deviennent tubules secondaires l'année d'après et des tubules féconds l'année suivante. Cependant, chez *H. leucospilota*, le développement des tubules gonadiques diffère en de nombreux points. La gonade n'est constituée que d'un seul groupe de tubules (Purwati, 2003). Les tubules qui ont pondu ainsi que les oocytes non pondus sont réabsorbés. Les gonades sont donc absentes pendant une partie du cycle, définie comme la période de repos. De plus, les tubules nécessitent moins d'un an pour devenir matures.

Un certain nombre d'autres études portant sur d'autres espèces d'holothuries décrivent des modes de développement des tubules en désaccord avec le modèle de recrutement des tubules proposé par Smiley (Sewell et al., 1997 ; Ramofafia & Byrne, 2001)

2.4 – Variations de l'indice gonadique

L'étude des variations d'indice gonadique a pour but d'estimer l'activité de reproduction d'individus d'une population. Ainsi, les pics d'indice gonadique correspondent à la période de pré-ponte, quand les gonades sont les plus grosses, tandis que la chute du GI correspond à la période de ponte, quand les individus ayant pondu, ont leurs gonades qui rétrécissent et sont réabsorbées (Conand, 1989).

A Rarotonga, *H. leucospilota* présentait un pic de GI en décembre chez les femelles et en novembre chez les mâles (Annexe, figure 1). Les individus de cette population semblent donc relativement synchrones. La chute du GI de décembre à mi-février correspond à la période de ponte (Drumm, 2005).

Chez *A. echinites*, les indices gonadiques indiquent la présence de pics annuels d'activité gonadique à la mi-décembre, avec une synchronisation des sexes (Annexe, figure 2). La chute du GI dure de la fin décembre à la mi-février (Conand, 1989).

2.5 – Cycle de reproduction

Le cycle de reproduction de *H. leucospilota* et notamment la période de ponte présentent des différences selon les régions étudiées. A Darwin, au nord de l'Australie (Purwati, 2003), la ponte se déroule sur une période restreinte de 2 semaines entre la nouvelle lune et la pleine lune d'avril (Annexe, figure 3). A Taïwan (Chao et al., 1995), une longue période de reproduction pendant l'été boréal a été décrite. A Rarotonga (Drumm, 2005), ainsi qu'à Heron Island (Franklin, 1980), on a pu observer une longue saison de ponte pendant l'été austral. Cependant, des variations interannuelles concernant la période de ponte ont été observées et pourraient être mis en relations avec des variations climatiques locales ou majeures comme le phénomène El Nino en 1998. A Hong-Kong (Ong Che, 1990), un cycle de reproduction biannuel a pu être observé : Un 1^{er} pic d'indice gonadique intervient en août-septembre avec une ponte se déroulant entre septembre et décembre, et un second pic moins important en janvier-février avec une ponte de mars à mai. Deux pontes ont également été décrites à Nha Trang Bay au VietNam (Nguyen & Britayev, 1993) avec un 1^{er} pic pendant le printemps (février-mars) et un deuxième pendant l'été (juin-août). L'espèce *H. leucospilota* présente donc une saisonnalité marquée dans les régions étudiées avec une augmentation du GI lorsque la température de l'eau augmente et une période de ponte pendant la saison chaude. La présence d'un 2^{ème} pic de reproduction chez *H. leucospilota*, notamment à Hong-Kong, pourrait indiquer la présence d'une certaine proportion d'individus ayant atteint leur maturité plus tard et qui se reproduirait après la saison de ponte principale de l'été.

Chez *A. echinites*, en Nouvelle-Calédonie et en Papouasie Nouvelle Guinée, on observe un cycle annuel avec une ponte pendant la saison chaude, entre décembre et février, ce qui implique une démarrage de la maturation pendant la période de réchauffement des eaux, entre octobre et décembre. (Annexe, figure 4). En Nouvelle-Calédonie (Conand, 1982), qui se trouve

plus loin de l'équateur que La Papouasie Nouvelle Guinée (Shelley, 1981), la saison de reproduction d'*A.echinites* est plus clairement définie et la variabilité des GI sont moindres. Ceci serait donc en accord avec la théorie de Pearse (1968) selon laquelle les échinodermes plus proches de l'équateur auraient tendance à pondre toute l'année, alors que ceux se trouvant plus loin de l'équateur auraient une saison de ponte mieux définie.

2.6 - Taille à la 1ère maturité sexuelle

A Hong Kong (Ong-Che, 1990), l'étude de la reproduction d'*H. leucospilota* a été décrite sur 3 sites et un RM_{50} , ou indice de taille de première maturité a été déterminé :

	Cape d'Aguilar	Sheung Sze Wan	Tai Tam
RM_{50} (en g)	117,5	177,5	93,8
Particularités du site	- Plage exposée au martèlement des vagues - Eaux claires	- Site protégé par la baie qui l'entoure	- Problèmes de pollution et d'eutrophisation

La variabilité du RM_{50} est importante d'un site à l'autre, au sein de la même région, et pourrait être lié à la qualité de l'eau ou à l'hydrodynamisme propre à chaque site.

En Nouvelle Calédonie, les différents paramètres définissant la taille à la 1^{ère} maturité sexuelle, ont également été décrits chez *A. echinites* (Conand, 1993) :

LT_{50} (mm)	LT_{50}/LT_M (%)	PT_{50} (g)	PO_{50} (g)	PO_{50}/PO_M
120	32	90	75	12

Avec : LT_{50} = longueur à la 1^{ère} maturité sexuelle ; PT_{50} = Poids total à la 1^{ère} maturité sexuelle ;
 PO_{50} = Poids ouvert à la 1^{ère} maturité sexuelle ; LT_M = longueur max observée ;
 PO_M = Poids ouvert max observé

A. echinites, en Nouvelle Calédonie, présente le PO_{50} le plus faible comparé aux autres espèces (Conand, 1993). On a donc une maturité sexuelle relativement précoce, ce qui semble être caractéristique des espèces de petite taille, tandis que pour *A. mauritiana*, également caractéristiques du platier externe, les valeurs sont plus élevées.

2.7 - Discussion

Actinopyga echinites présente un seul type de cycle sexuel : Elle pond en saison chaude pendant une période d'environ 2 mois dans tous les sites étudiés ici, alors qu'*Holothuria leucospilota* présente un cycle de reproduction annuel avec une période de ponte qui dure soit pendant toute la saison chaude (Drumm, 2005 ; Franklin, 1980), soit sur une période restreinte (Purwati, 2001), ou bien un cycle de reproduction biannuel (Ong Che, 1990 ; Nguyen & Britayev, 1993). D'autres espèces d'holothuries présentent des cycles de reproduction différents selon les régions : *Holothuria atra* pond 2 fois par an à Heron Island, sur la Grande Barrière de Corail (Franklin, 1980), tandis qu'elle se reproduit toute l'année dans les îles Marshall (9°N, 168°E). *Holothuria scabra* présente une reproduction biannuelle en Inde et continue aux Philippines, où la température de l'eau reste à peu près constante toute l'année. Tout comme pour *A.echinites*, il existerait une relation entre la latitude et la saisonnalité des pontes chez *H. leucospilota* (Pearse, 1968)

Remarque : Très peu d'espèces d'holothuries se reproduisent pendant la saison froide (Harriot, 1980). Parmi elles, on trouve *Holothuria nobilis* (Conand 1989, Shiell & Uthicke 2005). Il s'agirait d'une stratégie de reproduction évitant la compétition interspécifique.

Le manque de conclusions sur la taille de première maturité sexuelle chez *H.leucospilota* (Ong Che, 1990) ne nous permet pas de dire si cette espèce atteint sa maturité à un âge précoce

ou tardif. Il est donc impossible de comparer les résultats de Hong Kong avec ceux d'*A. echinites* concernant la 1^{ère} maturité sexuelle, ce qui aurait pu être intéressant puisqu'il s'agit de 2 espèces de tailles différentes et vivant dans des zones différentes du récif.

H. leucospilota et *A. echinites* partagent cependant certaines caractéristiques sur leur reproduction sexuée : ces espèces gonochoriques présentent toutes deux un dimorphisme sexuel au niveau des gonades et un sex ratio équilibré. Elles montrent un développement synchrone des gonades au sein des populations et pondent en saison chaude. Les variations de températures ont donc un rôle important sur le cycle de reproduction de ces 2 espèces : La gamétogenèse est déclenchée par le réchauffement progressif des eaux, mais le seuil de température peut varier d'une espèce à l'autre. La ponte a lieu en saison chaude, quand les conditions environnementales sont optimales pour les larves. Cependant d'autres facteurs sont susceptibles de jouer un rôle sur la régulation des cycles de reproduction : la majorité des observations de ponte ayant été faites en fin d'après-midi ou la nuit, on peut supposer que la luminosité est lui aussi un facteur déclenchant la ponte chez *A. echinites*. (Shelley, 1981 ; Conand 1989). D'autres paramètres, comme la photopériode, la salinité, les moussons, les cycles lunaires ainsi que des rythmes innés spécifiques et la libération d'hormones (ce qui pourrait expliquer la ponte simultanée chez des espèces différentes) peuvent également avoir une influence sur les cycles reproductifs des holothuries.

3. Méthodologie

La méthodologie employée pour décrire la reproduction des holothuries est similaire pour toutes les études précédentes que nous avons analysées et a été adoptée ici.

Echantillonnage mensuel

Il se fait généralement pour chaque espèce sur 15 à 20 individus, par mois, sur une période d'un ou deux ans et peut être réalisé sur un ou plusieurs sites (ici un site à Planch'Alizés). Une étude préliminaire permet de définir la classe modale dans la population, qui sera échantillonnée de préférence, sauf pour la première maturité. Ainsi pour *H. leucospilota*, particulièrement abondante sur ce site, l'échantillonnage se fait tous les mois et les individus dont le poids total est compris entre 300 et 450g sont récoltés. Par contre pour *A. echinites*, la faible densité des populations a amené à choisir de n'effectuer un échantillon que tous les 2 mois et à ne pas se restreindre sur les classes de poids des individus.

Les spécimens récoltés sont plongés immédiatement après récolte dans une solution de MgCl 7% afin de les anesthésier et faciliter les dissections au laboratoire.

Biométrie

A cause de la forte variabilité des mesures dans ce groupe, on mesure plusieurs paramètres : la longueur des individus (Lt), le poids total (Pt), le poids ouvert (Po) (animal incisé et vidé de son eau) et le poids éviscéré (Pe) (animal avec tégument seul), ainsi que le poids des gonades (Pg). Il est alors possible de calculer l'indice gonadique (GI) :

$$GI_1 = Pg \times 100 / Pt \quad \text{ou} \quad GI_2 = Pg \times 100 / Pe$$

Remarque : Le GI_2 calculé à partir du poids éviscéré présente un biais moins important (eau de la cavité et sable du tube digestif ont été vidés) et sera utilisé, mais les autres GI peuvent servir à des comparaisons avec d'autres études.

Sex-ratio

La détermination du sexe chez les individus ayant des gonades apparentes peut se faire par observation macroscopique des gonades, ce qui permet de calculer le sex-ratio :

$$\text{Sex ratio} = N_m \times 100 / N_m + N_f \quad \text{Avec } N_m = \text{nombre de mâles} \\ N_f = \text{nombre de femelles}$$

Cycle de reproduction

Les observations à la loupe binoculaire et au microscope des gonades fixées au formol ainsi l'histologie de fragments de tubule gonadique fixés au liquide de Bouin (« Techniques histologiques », Gabe, 1968) permet de mesurer le diamètre des ovocytes et d'établir une distribution de fréquence de taille.

On est alors en mesure d'établir 5 stades de maturité des gonades : 1) immaturité, 2) maturation, 3) ponte, 4) post-ponte et 5) repos

Remarque : la dénomination de ces stades peut varier d'une étude à l'autre, mais le schéma reste le même.

On peut alors définir le cycle de reproduction de l'espèce à partir de 4 critères :

- 1) le pourcentage mensuel d'individus mâles et femelles à chaque stade de maturité des gonades,
- 2) l'indice gonadique, 3) le pourcentage mensuel d'individus dont le sexe est indéterminé,
- 4) Parfois l'observation de ponte in situ (*Annexe 1 : figure 3*)

On détermine ainsi 5 phases dans le cycle de reproduction :

1 - Phase de croissance : Augmentation du GI et prépondérance de gonades en développement

2 - Phase de maturation : période à laquelle le GI est le plus élevé.

3 - Phase de ponte : diminution nette du GI et augmentation du nombre de gonades en stade 4

4 - Phase de post-ponte : diminution continue du GI

5 - Phase de repos : période à laquelle le GI est le plus faible, et où un maximum de gonades sont immatures.

Première maturité sexuelle

Sa détermination nécessite un échantillonnage des individus de toutes les classes de taille présentes sur le site d'étude à la période de reproduction. La première maturité sexuelle, taille (LT₅₀) ou poids (PO₅₀) pour lesquels 50% des individus sont mûrs (stades gonadiques 3, 4 et 5) peut être déterminée graphiquement.

Facteurs environnementaux

Un suivi des variations de températures de l'eau, de la salinité ou de la photopériode est très souvent utilisé afin de mettre en corrélation les phases du cycle de reproduction avec les fluctuations des facteurs environnementaux.

4. Conclusion

Cette synthèse a pu mettre en lumière certaines caractéristiques de la reproduction sexuée chez les espèces *Actinopyga echinites* et *Holothuria leucospilota* et notamment une saisonnalité plus ou moins définie de la période de ponte pendant l'été.

Cependant, au dehors des questions posées en introduction auxquelles nous essaierons de répondre, d'autres problèmes persistent :

- Très peu de juvéniles sont observées sur les sites d'études. S'agit-il de recrutements infructueux ? Les larves sont-elles recrutées ailleurs ?
- L'effet de la plupart des facteurs environnementaux susceptibles d'avoir un rôle dans la régulation du cycle de reproduction sexuée, n'a pas été étudié de manière expérimentale. Il serait donc intéressant d'en évaluer plus précisément l'impact.

L'étude de la reproduction sexuée d'*Holothuria leucospilota* et *Actinopyga echinites* à La Réunion nous permettra peut-être de répondre à un certain nombre de questions non résolues ici, et de préciser les différents paramètres de la reproduction sexuée chez ces 2 espèces, notamment la période de reproduction et la taille à la 1^{ère} maturité sexuelle. Les résultats obtenus permettront peut-être de confirmer l'influence de la latitude sur la saisonnalité du cycle de reproduction.

5. Références bibliographiques

- CHAO, S.-M., CHEN, C.-P. & ALEXANDER, P.S.** 1995. Reproductive cycle of tropical sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) in Southern Taiwan. *Marine Biology*, 122: 289–259.
- CONAND, C.** 1981. Sexual cycle of three commercially important holothurian species (echinodermata) from the lagoon of New Caledonia. *Bulletin of Marine Science*, 31 : 523-541.
- CONAND, C.** 1982. Reproductive cycle and biometric relations in a population of *Achthinopyga echinites* (Echinodermata : Holothuridea) from the lagoon of New Caledonia, western tropical Pacific. ORSTOM, Nouméa, New Caledonia. J.M. Lawrence (ed). Papers from International Echinoderms Conference, Tampa Bay, 437-442.
- CONAND C.,** 1989. Les Holothuries aspidochirotes du lagon de Nouvelle-Calédonie : biologie, écologie et exploitation. *Etudes et Thèses*, O.R.S.T.O.M., Paris : 393 p.
- CONAND, C.** 1993. Reproductive biology of the holothurians from the major communities of the New Caledonian Lagoon. *Marine Biology*, 116 : 439-450.
- CONAND, C.** 1994. Les holothuries, ressource halieutique du lagon. Rapports scientifiques et techniques, sciences de la mer, biologie marine. ORSTOM, Nouméa, Nouvelle-Calédonie. 86p.
- CONAND, C.** 1999. Manuel de qualité des holothuries commerciales du sud-ouest de l’océan indien. Programme régional environnement. 40p.
- CONAND, C., MOREL, C., MUSSARD, R.** 1997. A new study of asexual reproduction in holothurians, fission in *Holothuria leucospilota* populations on Reunion Island in the Indian Ocean. *Bêche-de-mer Information Bull.*, 9 : 5-11.
- CONAND, C., UTHICKE, S. & HOAREAU, T.** 2002. Sexual and asexual reproduction of the holothurian *Stichopus chloronotus* (Echinodermata) : a comparison between La Réunion (Indian Ocean) and east Australia (Pacific Ocean). *Invertebrate Reproduction and development*, 41 : 235-242.
- CONAND C., CHABANET P. & GRAVIER-BONNET N.** 2003. Biodiversité du milieu récifal réunionnais: échinodermes, poissons et hydres Rapport au Conseil Régional. Annexe 1 : les Echinodermes 129p.
- CONAND, C., MUTHIGA, N., AUMEERUDDY, R., De La Torre Castro, FROUIN, P. MGAYA, Y., MIRAULT, E., OCHIEWO, J., RASOLOFONIRINA, R.** (in press) A three years regional project on sea cucumbers in the south-western indian ocean : national and regional analyses to improve management. *Bêche-de-mer Information Bull.*, 23.
- CONN, B.** 2002. Atlas of invertebrates, reproduction and development. Chap 10. : Phylum Echinodermata, 171-173.
- DRUMM, D.J. & LONERAGAN, N.R.** 2005. Reproductive biology of *Holothuria leucospilota* in the Cook Islands and the implications of traditional fishing of gonads on the population. *New Zealand Journal of marine and freshwater research*, 39 : 141-156.
- FRANKLIN, S. E.** 1980: The reproductive biology and some aspects of the population ecology of the holothurians *Holothuria leucospilota* (Brandt) and *Stichopus chloronotus* (Brandt). Unpublished PhD thesis, Sydney University, Australia.
- GABE, M.,** Techniques histologiques. “Liquide de Bouin” (190-191) Masson (ed), 1968, Paris, France. 1113p.

- HARRIOT, V. J.** 1985: Reproductive biology of three congeneric sea cucumber species, *Holothuria atra*, *H. impatiens* and *H. edulis*, at Heron Reef, Great Barrier Reef. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **36**: 51–57.
- MANGION P., TADDEI D., FROUIN P. & CONAND C.** 2004. Feeding rate and impact of sediment reworking by two deposit feeders *Holothuria leucospilota* and *Holothuria atra* on fringing reef (Reunion Island, Indian Ocean), Echinoderms: München - Heinzeller & Nebelsick (eds), Taylor & Francis Group, London, 311-317pp
- NGUYEN, V.T. & BRITAYEV, T.A.** 1993. Abstracts Reproductive cycle of the tropical holothurian *Holothuria leucospilota* in Nha Trang Bay (Southern Vietnam). *Bêche-de-mer Information Bull.*, **7** : 38-39.
- ONG CHE, R.G.** 1990. Reproductive cycle of *Holothuria leucospilota* Brandt (Echinodermata : Holothuridea) in Hong Kong and the role of body tissues in reproduction. *Asian Marine Biology*, **7** : 115-132
- PEARSE, J.S.** 1968. Patterns of reproductive periodicities in four species of indo-pacific echinoderms. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **67** : 247-279
- PURWATI, P. & LUONG-VAN, J.T.** 2003. Sexual reproduction in a fissiparous holothurian species, *Holothuria leucospilota* Clark 1920 (Echinodermata : Holothuridea). *Bêche-de-mer Information Bull.*, **18** : 33-38
- RAMOFAFIA, C., & BYRNE, M.** 2001. Assessment of the “tubule recruitment model” in three Aspidochirote holothurians. *Bêche-de-mer Information Bull.*, **15** : 13-16.
- SEWELL, M.A., TYLER, P.A., C.M., YOUNG & CONAND, C.** 1997. Ovarian developpement in the class Holothuroidea : a reassessment of the “ tubule recruitment model”. *Biol. Bull.*, **192** : 17-26.
- SHELLEY, C.C.** 1981. Aspect of reproduction, distribution, growth and fishery potential of holothurians (beche-de-mer) in the papuan coastal lagon. Ph.D. thesis, university of papua new guinea.
- SHIELL, G. & UTHICKE, S.** 2005. Reproduction of the commercial sea cucumber *Holothuria whitmaei* [Holothuroidea: Aspidochirotida] in the Indian and Pacific Ocean regions of Australia *Mar Biol*, Online.
- SMILEY, S.** 1990. A review of echinoderm oogenesis. *Journal of electronic microscopy technique*, **16** : 93-114.
- SMILEY, S.** 1994. Microscopic anatomy of invertebrates, vol 14 : Echinodermata. Chap 7 : Holothuridea, 454-461, Wiley-Liss, Inc.
- SMILEY, S. and CLONEY, A.** 1985. Ovulation and the fine structure of the *Stichopus californicus* (Echinodermata : Holothuroidea) fecund ovarian tubules. *Biol. Bull.*, **169**, 342-364.

ANNEXE

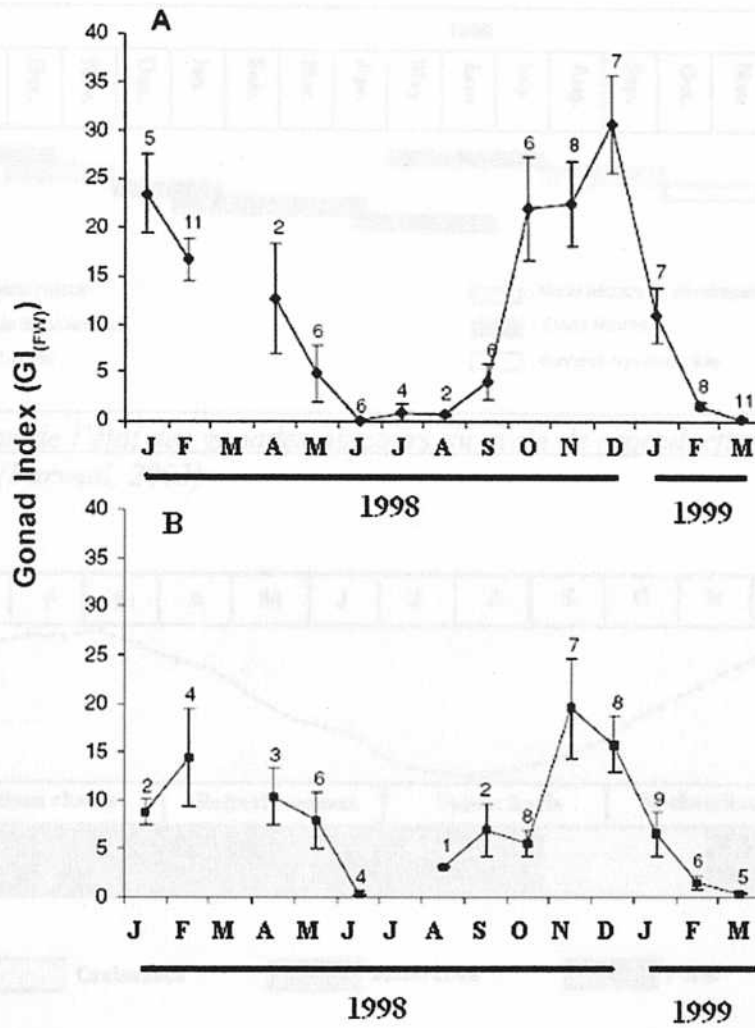


Figure 1 : Variations saisonnières de l'indice gonadique chez les femelles (A) et les mâles (B) de l'espèce *H.leucospilota* à Rarotonga (Drumm, 2005)

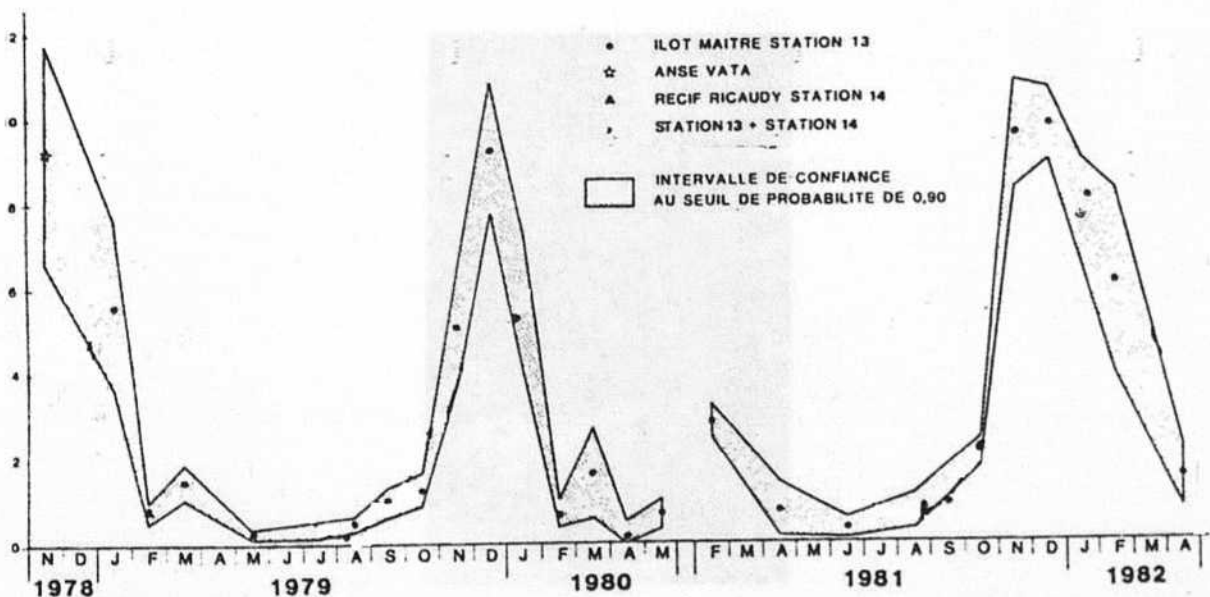


Figure 2 : Variation saisonnière de l'indice gonadique de *A.echinites* en Nouvelle Calédonie (Conand, 1989)

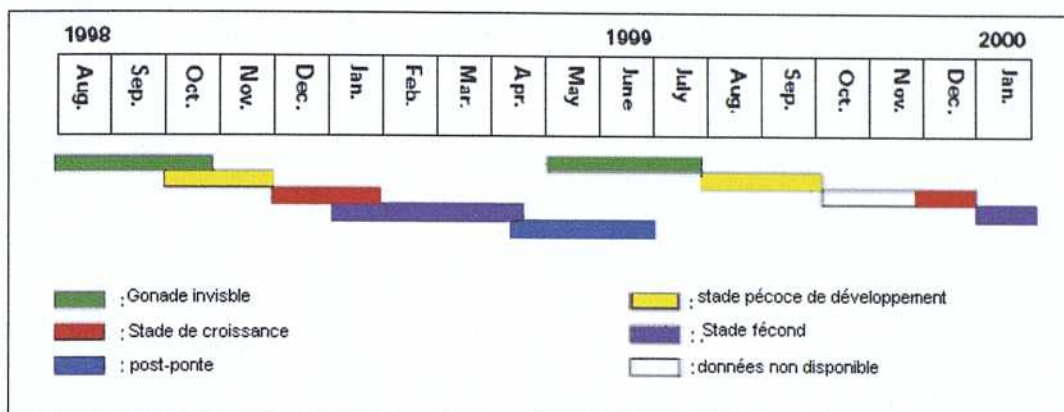


Figure 3 : *Evolution de l'état des gonades au cours du cycle de reproduction d'H.leucospilota à Darwin, Australia (Purwati, 2003)*

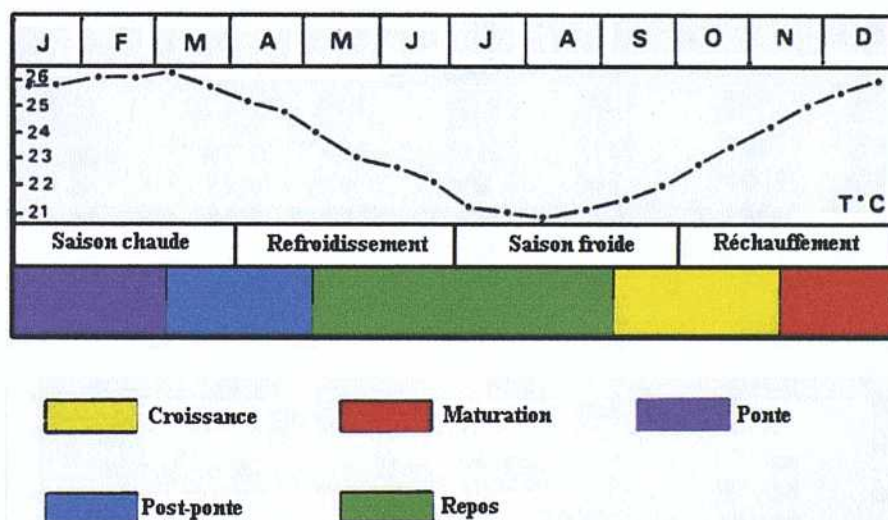


Figure 4 : *Cycle de reproduction d'A.echinites en Nouvelle-Calédonie (Conand, 1993)*



Figure 5 : *Holothuria scabra versicolor en position de ponte (Conand, 1993)*