

Reproduction artificielle et élevage larvaire de trois espèces d'holothuries tropicales — *Holothuria scabra*, *Pseudocolochirus violaceus* et *Colochirus quadrangularis* — au Sri Lanka

P.A.D. Ajith Kumara^{1*}, J.S. Jayanatha¹, J. Pushpakumara¹, W. Bandara¹ et D.C.T. Dissanayake²

Résumé

La surpêche des holothuries est aujourd'hui un phénomène mondial. La reproduction artificielle et l'aquaculture offrent donc une solution de remplacement aux communautés côtières de pêcheurs du monde entier. Au Sri Lanka, des chercheurs sont parvenus à induire la ponte chez *Holothuria scabra*, *Pseudocolochirus violaceus* et *Colochirus quadrangularis* pour la première fois à la fin de l'année 2011. Des géniteurs de ces trois espèces ont été prélevés dans leur milieu naturel et soumis à plusieurs méthodes d'induction. La stimulation thermique (modification de la température ambiante de $\pm 3-5$ °C) s'est révélée être la méthode la plus efficace pour induire la ponte chez *H. scabra*, tandis que l'ajout de microalgues avait plus de succès chez *P. violaceus*. La ponte chez *C. quadrangularis* a été déclenchée par le stress subi pendant le transport. Les étapes de développement larvaire de ces trois espèces sont très semblables, mais la croissance juvénile chez *H. scabra* est bien plus forte que chez les deux autres espèces. Les juvéniles de *H. scabra* d'un poids moyen de 11 ± 4 g ont été transférés dans un enclos marin où elles ont atteint un poids moyen de 207 ± 56 g en quatre mois. Durant cette période, la croissance moyenne observée était de $1,7$ g jour⁻¹ et 89 % des juvéniles ont survécu. En revanche, les juvéniles de *P. violaceus* et *C. quadrangularis* ont mis plus de deux mois avant d'atteindre une fourchette de longueur moyenne de 5 à 8 mm.

Mots clés : *Holothuria scabra*, *Pseudocolochirus violaceus*, *Colochirus quadrangularis*, induction de la ponte, élevage larvaire.

Introduction

Les holothuries (classe des Holothuroidea) sont un groupe d'invertébrés marins représentant une ressource économique importante pour de nombreux artisans pêcheurs du monde entier et plus particulièrement des pays en développement situés dans les régions tropicales et subtropicales (Choo 2008 ; Friedman et al. 2010). La demande croissante en holothuries a poussé les pêcheurs à exploiter indifféremment la plupart des espèces et même des animaux immatures, ce qui a débouché sur une surexploitation et un appauvrissement des stocks dans de nombreuses régions du monde (Lovatelli et Conand 2004 ; Conand 2005 ; Bruckner 2006). Pour protéger leurs populations d'holothuries, nombre de pays ont mis au point diverses mesures de gestion ainsi que de nouvelles méthodes pour produire des bêtes-de-mer. Dans cette mouvance, les techniques de reproduction artificielle et d'aquaculture ont été introduites pour satisfaire la demande croissante du marché et reconstituer les populations en milieu naturel grâce au repeuplement et au pacage marin (Ivy et Giraspy 2006 ; Agudo 2006).

La pêche des holothuries a été introduite au Sri Lanka par les Chinois et la bêche-de-mer a été pendant des siècles l'un des principaux produits exportés vers la Chine (Hornell 1917). Comme pour beaucoup d'autres

pêcheries côtières du Sri Lanka, la pêche des holothuries est principalement artisanale, mais elle représente une ressource économique importante pour les communautés de pêcheurs des côtes nord, est et nord-ouest du pays. On rencontre quelque 21 espèces commerciales d'holothuries au Sri Lanka dont les réserves se trouvent pour la plupart à des niveaux critiques (Dissanayake et Stefansson 2010). C'est pourquoi il est urgent de développer des techniques de production des juvéniles et d'holothuriculture pour réduire la pression de pêche exercée sur les populations sauvages.

D'après de nombreuses études, la ponte des holothuries vivant dans les milieux tropicaux et tempérés est généralement déclenchée par des stress environnementaux de courtes durées. La variation de température, la luminosité, la photopériode, la salinité, les flux des marées, la disponibilité de l'alimentation et le changement dans le type d'alimentation sont vraisemblablement des facteurs environnementaux jouant un rôle dans la gamétogenèse et la libération des gamètes chez les holothuries (Smiley et al. 1991). La stimulation thermique est la méthode la plus fréquemment utilisée, bien que les individus matures émettent souvent leurs gamètes spontanément face aux stress provoqué par leur ramassage et transport (Tanaka 1958 ; Smiley et al. 1991 ; Yanagisawa 1998 ; Morgan 2000 ; Eeckhaut et al. 2012).

¹ Centre national de recherche et de développement des ressources aquatiques (NARA), île Crow, Colombo 15, Sri Lanka

² Département de zoologie, Université de Sri Jayewardenepura, Gangodawila, Nugegoda, Sri Lanka

* Courriel : padajithkumara@yahoo.com

Or, on ne dispose de techniques d'induction fiables que pour un nombre assez restreint d'espèces (Engstrom 1980 ; James et al. 1994 ; Hamel et Mercier 1996 ; Yanagisawa 1998 ; Morgan 2000 ; Eeckhaut et al. 2012). La présente étude vise à induire la ponte chez trois espèces d'holothuries tropicales : *Holothuria scabra* (holothurie de sable), *Pseudocolochirus violaceus* (pomme de mer) et *Colochirus quadrangularis*.

H. scabra a été prise comme objet d'étude, car elle est l'une des holothuries les plus pêchées dans le monde (Giraspy et Ivy 2005) et représente une ressource halieutique importante au Sri Lanka. De plus, elle semble être le meilleur candidat pour l'aquaculture (James 1996 ; Battaglène et Bell 1999 ; Battaglène et al. 1999). Les deux autres espèces ont été choisies pour les raisons suivantes : *P. violaceus* fait partie des espèces protégées par le règlement de protection de la faune et de la flore du Sri Lanka et *C. quadrangularis* représente un débouché à l'export sur les marchés aquariophiles.

Matériel et méthodes

Ramassage des géniteurs et induction de la ponte

Fin 2011, des géniteurs de *H. scabra* et *P. violaceus* ont été prélevés dans leur milieu naturel et transportés au centre de recherche régional de Kapitiya, rattaché au centre national de recherche et de développement des ressources aquatiques (NARA), tandis que *C. quadrangularis* a été ramassée au début du mois de mai 2012 (figure 1). *H. scabra* et *P. violaceus* ont été conditionnées en écloserie avant que la reproduction artificielle ne soit provoquée.

Les méthodes décrites par Natacha Agudo (2006) ont été utilisées pour induire la ponte chez ces trois espèces : stimulation thermique, utilisation d'un jet d'eau puissant, mise à sec, stress du transport et ajout de grandes quantités de microalgues. Pour la stimulation thermique, la température de l'eau a été augmentée de 3 à 5 °C en ajoutant de l'eau de mer chaude dans le bac de ponte et en maintenant une température homogène. Les géniteurs de *H. scabra* ont été placés dans le bac, pendant 45 à 60 minutes environ ; après quoi l'eau a été remplacée par de l'eau à température ambiante. Dès que la température ambiante de l'eau de mer dépassait 32 °C, un choc thermique froid a été appliqué en plaçant des sachets de glace dans le bac.

Pour l'utilisation du jet d'eau de mer puissant, les géniteurs ont été conservés au sec pendant 45 minutes

environ avant d'être exposés au jet pendant 15 minutes. Ils ont ensuite été remis dans le bac de ponte dans une eau à température ambiante. Pour la méthode de mise à sec, les géniteurs ont été placés dans un environnement sec pendant 45 à 60 minutes environ, puis le bac a été rempli d'eau à température ambiante. Pour la dernière méthode, des microalgues *Chaetoceros* spp. (40 000 cellules ml⁻¹) ont été introduites dans le bac de ponte jusqu'à ce que l'eau devienne trouble. Au bout d'une heure, l'eau a été renouvelée à l'aide d'eau à température ambiante.

Une fois la ponte achevée, les holothuries ont été replacées dans le bac de stockage. Après chaque tentative fructueuse de reproduction, les œufs ont été comptés. La fécondation a eu lieu dans les bacs de ponte ; les œufs fécondés ont été prélevés et placés dans des bacs d'élevage larvaire. Les observations des différents stades de développement de l'œuf ont été faites à différents intervalles de temps.

Élevage larvaire

Le nourrissage des larves a commencé deux jours après la fécondation. Aux stades initiaux, les larves des trois espèces ont été nourries de *Chaetoceros* spp. (de 20 000 à 40 000 cellules ml⁻¹). Aux stades avancés, les larves de *H. scabra* ont été alimentées de granulés pour crevettes broyés et de pâte fine de *Sargassum* spp. Les larves et les juvéniles de *P. violaceus* et *C. quadrangularis* ont été alimentés en continu avec *Chaetoceros* spp. (40 000 cellules ml⁻¹). Au bout d'un mois, les juvéniles de *H. scabra* ont été transférés dans un bac de nurserie en intérieur et y ont été maintenus jusqu'à ce qu'ils atteignent un poids de 1 g (~ 3 cm). Ils ont ensuite été placés en extérieur dans des bacs en fibre de verre.

Renouvellement de l'eau et aération

L'eau des bacs d'élevage larvaire a été renouvelée quotidiennement, le matin. L'utilisation d'un siphon a permis de débarrasser le bac des algues mortes, des déjections et des larves mortes accumulées au fond. L'eau a été aérée



Figure 1. Les trois espèces d'holothurie utilisées pour la reproduction artificielle : *Holothuria scabra* (à gauche), *Pseudocolochirus violaceus* (au centre) et *Colochirus quadrangularis* (à droite).



Figure 2. Comportement des mâles *H. scabra* lors de la reproduction (à gauche) et expulsion du sperme (à droite).



Figure 3. Renflement formé par une femelle *H. scabra* avant la ponte (à gauche) et lors de la ponte (à droite).

de façon continue mais modérée. La température a été maintenue entre 26 et 29 °C, la quantité d'oxygène dissous à plus de 5,5 mg l⁻¹, le taux de salinité entre 33 et 37 ‰ et le pH entre 8,0 et 8,3.

Résultats

Induction de la ponte

La stimulation thermique (modification de la température ambiante de $\pm 3-5$ °C) s'est avérée être la méthode la plus efficace pour induire la ponte chez *H. scabra*. Trois essais de reproduction ont été menés avec succès depuis octobre 2011. Les mâles ont libéré leurs gamètes avant les femelles. Le comportement de pré-ponte a été caractérisé par des roulements et des tortillements sur le substrat. Les mâles ont redressé leur extrémité antérieure à la verticale avant l'émission, et se sont balancés latéralement, pour la plupart, en expulsant leur sperme en un jet continu provenant de leur unique gonopore situé dans la partie supérieure de leur extrémité antérieure (figure 2). Les mâles dressés ont libéré leurs gamètes pendant plusieurs minutes voire pendant plusieurs heures, même lorsqu'ils sont dérangés.

Les femelles ont commencé à pondre environ une heure après la première émission de gamètes mâles. Elles ont redressé leur corps à peu près de la même façon que les mâles et ont formé un renflement à l'extrémité antérieure de leur corps, d'où elles ont expulsé de pâles œufs jaunes en salves puissantes de 20 à 30 secondes (figure 3). Immédiatement après la ponte, les femelles ont retrouvé leur position horizontale. Chez *H. scabra*, environ 0,7 million d'œufs ont été produits lors du premier essai, 0,38 million lors du second et 1,8 million lors du troisième.

La ponte chez *C. quadrangularis* a été déclenchée par le stress du transport, tandis que chez *P. violaceus*, l'addition de quantités accrues de microalgues (*Chaetoceros* spp.) a été plus efficace.

Trois essais de reproduction ont été menés avec succès : un en avril et un en mai 2012 pour *P. violaceus*, et un troisième en mai 2012 pour *C. quadrangularis*. Chez les deux espèces, les mâles ont libéré leurs gamètes en premier et les femelles ont réagi entre 40 et 50 minutes environ après la première émission mâle. Les mâles ont émis leurs gamètes en continu pendant quelque 35 minutes

et les femelles pendant 20 à 30 secondes. *P. violaceus* a produit approximativement 0,52 et 0,09 million d'œufs durant les deux essais, contre 0,73 million pour *C. quadrangularis*. Un taux de mortalité élevé a été relevé à la fin du processus d'élevage larvaire. Les taux de survie ont varié entre 0,7 % et 1,5 % chez les trois espèces étudiées.

Développement et élevage des larves

Après la fécondation, la division cellulaire a débuté et l'embryon a poursuivi son développement, protégé par la membrane de fécondation. La division s'est faite de façon complète et holoblastique. Le stade blastula a été atteint dans l'heure qui a suivi la fécondation et le stade gastrula un jour après. Au cours de son développement larvaire, *H. scabra* est passé par le stade auricularia, pendant lequel les larves se sont alimentées, puis par le stade doliolaria, caractérisé par l'absence d'alimentation, et enfin par le stade pentactula. Les larves auricularia se caractérisent par un corps transparent en forme de chausson, entouré d'une bandelette ciliée. Elles sont dotées d'un lobe préoral antérieur et d'un lobe anal postérieur. Trois stades de développement ont été identifiés chez les larves auricularia : le stade initial, le stade intermédiaire et le stade avancé. Le stade initial des larves auricularia a été atteint au bout de deux jours, et le stade avancé au bout de cinq ou six jours. Ce dernier a duré entre 10 et 13 jours. L'appareil digestif, qui comprend le tube digestif antérieur, l'estomac, le tube digestif postérieur et l'anus, était formé au stade avancé d'auricularia. Les larves auricularia sont pélagiques et se nourrissent de microalgues.

Les larves doliolaria sont plus petites et plus compactes que les larves auricularia. Leur corps, en forme de baril, est marron foncé et doté de cinq bandelettes ciliées (figure 4). Au cours de ce stade, le corps subit des changements rapides et commence à prendre la forme adulte. Ce stade dure entre 2 et 3 jours (du 14^e au 16^e jour du cycle de vie). Des plaques en plastique (PVC) ont été placées dans les bacs larvaires dès que la première larve doliolaria

est apparue. Ces larves ont en effet besoin d'un substrat favorable à leur fixation et à leur métamorphose en larves pentactula.

Les larves pentactula sont apparues au 16^e jour. Elles ont une forme tubulaire et sont dotées de cinq tentacules au niveau de leur extrémité antérieure et d'un seul pied au niveau de leur extrémité postérieure. Elles sont de couleur foncée, tirant sur le gris vert. Leur corps se couvre peu à peu de podia. Les larves pentactula rampent le long des parois et au fond du bac. Elles se nourrissent activement d'algues benthiques et de détritus. Au bout d'un mois, elles se transforment en holothuries typiques présentant les mêmes caractéristiques anatomiques que les adultes, à la différence qu'elles sont munies de deux longs podia postérieurs durant les premiers temps du stade juvénile. Durant cette étude, les juvéniles se sont fermement fixés au substrat, mais ils ont pu mener une activité lente. Pour la phase de nourricerie, les juvéniles produits dans l'écloserie (~ 3 cm de long) ont été placés en extérieur dans un bac en fibre de verre jusqu'à ce qu'ils atteignent environ 5 à 10 g (figure 4). Ils ont ensuite été transférés dans un enclos marin de grossissement.

Les stades de développement de *P. violaceus* et de *C. quadrangularis* sont très semblables à ceux de *H. scabra*. Ces deux espèces atteignent le stade doliolaria aux environs du 13^e ou 14^e jour, mais la croissance juvénile est très lente en comparaison de celle de *H. scabra*. Les juvéniles de *P. violaceus* et de *C. quadrangularis* ont atteint une longueur moyenne située entre 5 et 8 mm après plus de deux mois. Les juvéniles de *P. violaceus* n'ont atteint 1 cm en moyenne qu'au bout de quatre mois (figure 5).

Grossissement des juvéniles

Les juvéniles *H. scabra* d'un poids moyen de $11 \text{ g} \pm 4$ ont été transférés dans un enclos aménagé dans le lagon de Puttalam. L'enclos mesurait 56 m^2 et la densité de stockage était de 3 ind. m^{-2} . Les juvéniles ont été pesés tous les mois et ont atteint un poids moyen de $207 \text{ g} \pm 56$ au

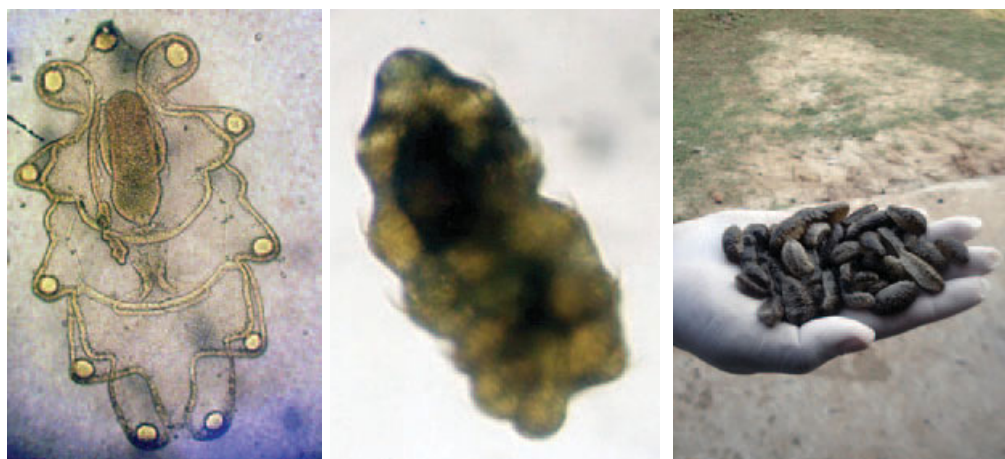


Figure 4. Différents stades du cycle de *H. scabra* : auricularia (à gauche), doliolaria (au centre) et juvéniles (à droite).

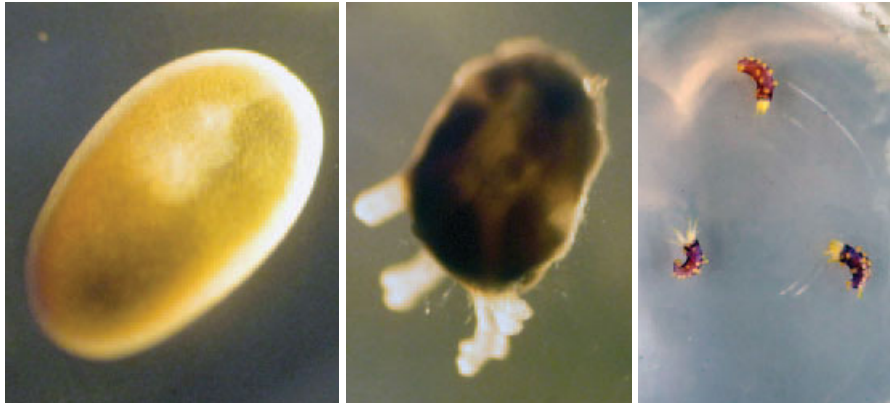


Figure 5. Stades larvaires de *P. violaceus* : gastrula (à gauche), pentactula (au centre) et juvéniles (à droite).

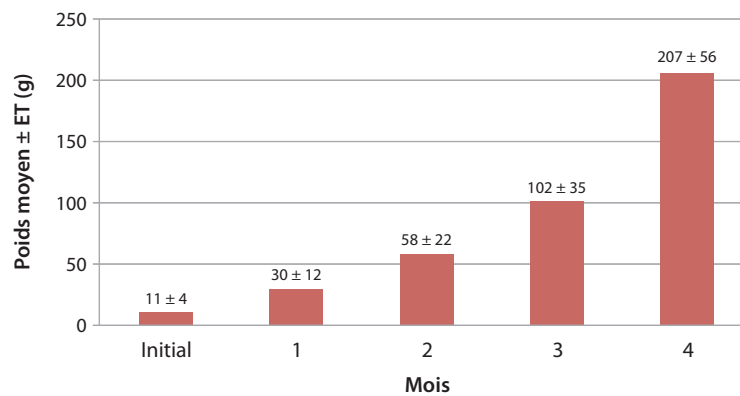


Figure 6. Évolution du poids de *H. scabra* élevée dans un enclos marin.



Figure 7. Apparence de *H. scabra* : au début de l'élevage en mer (à gauche), après un mois (au centre) et après 3 mois dans l'enclos (à droite).

bout de quatre mois (figures 6 et 7). Le taux de croissance a augmenté progressivement au cours du temps : il est passé de 0,8 g jour⁻¹ au premier mois à un maximum 3,6 g jour⁻¹ au quatrième mois. Le taux de croissance moyen sur cette période de quatre mois a été de 1,7 g jour⁻¹. Le taux de survie était de 89 % après quatre mois.

Discussion

H. scabra est considérée comme l'une des espèces d'holothuries tropicales les plus adaptées à l'aquaculture (Battaglione 1999 ; Battaglione et Bell 1999). La reproduction artificielle et l'élevage de *H. scabra* sont pratiqués dans plusieurs pays dont l'Australie (Bell et al. 2007 ; Morgan

2001), les Fidji (Hair et al. 2011), l'Inde (James 2004), Madagascar (Lavitra et al. 2009), la Nouvelle-Calédonie (Giraspy et Ivy 2005), les Îles Salomon (Battaglène et al. 1999), le Viêt Nam (Pitt et Duy 2004) et l'Iran (Dabbagh et Sedaghat 2012). Le choc thermique est une méthode couramment utilisée pour stimuler la ponte des holothuries (James et al. 1988 ; Battaglène et al. 1999, 2002 ; Morgan 2000 ; Giraspy et Ivy 2005 ; Eeckhaut et al. 2012), mais dans la présente étude, ce procédé n'a été efficace que pour *H. scabra*. L'ajout de microalgues et le stress provoqué par le transport sont deux autres méthodes possibles pour induire la ponte des holothuries (Dolmatov et Yushin 1993 ; Reichenbach 1999). Dans cette étude, elles ont été employées avec succès sur *P. violaceus* et *C. quadrangularis* respectivement.

De précédents travaux ont montré que la ponte des holothuries peut dépendre des saisons. Par exemple, au Viêt Nam, la ponte a pu être induite chez *H. scabra* tout au long de l'année (Pitt et Duy 2004), mais en Iran, les pics de ponte se situent au début et à la fin de l'été. Il est cependant difficile de tirer une conclusion sur la périodicité de la reproduction chez *H. scabra*, *P. violaceus* et *C. quadrangularis* au Sri Lanka, car aucune expérience d'induction de la ponte n'a été menée sur une année entière.

A chacun de nos essais d'induction, les mâles *H. scabra* ont émis leurs gamètes en premier et les femelles ont réagi environ une heure plus tard. Pour les trois espèces étudiées, l'intervalle de temps entre les premières émissions mâles et les premières émissions femelles était en général inférieur à une heure, ce qui concorde avec de précédentes observations faites sur plusieurs espèces d'holothurie. Selon James et al. (1994), les femelles sont stimulées par la présence de sperme dans la colonne d'eau. D'après nos expériences, la plupart des aspidochirotides dressent leur extrémité antérieure lors de l'émission des gamètes afin d'en faciliter la dispersion et la fécondation (McEuen 1988). La libération des œufs en salves courtes et puissantes est observée chez la plupart des holothuries ; cela favorise la libération des œufs dans la colonne d'eau, leur dispersion et leur fécondation (Battaglène et al. 2002).

Les stades de développement des trois espèces étudiées paraissent très semblables. Cependant, d'après Agudo (2006), il peut y avoir des différences dans la durée du cycle larvaire selon les espèces, voire parfois au sein d'une même espèce, selon la situation géographique. Dans des eaux tropicales, *H. scabra* (James et al. 1988), *H. spinifera* (Asha et Muthiah 2002) et *Actinopyga echinites* (Chen et Chian 1990) ont atteint le stade doliolaria en moins de 15 jours, observation confirmée pour les trois espèces de notre étude. Le présent rapport étant le premier sur l'induction de la ponte et l'élevage larvaire de *P. violaceus* et de *C. quadrangularis*, les résultats présentés sur les stades de développement larvaire, l'élevage larvaire, la croissance et la survie de ces deux espèces ne peuvent être comparés à aucune autre étude publiée.

D'après de précédents travaux, la fixation des larves d'holothuries peut être provoquée en ajoutant des aliments adaptés. L'Algamac a été identifié comme un facteur de fixation potentiel et comme aliment approprié pour les larves pentactula de *H. scabra* une fois fixées (Battaglène 1999). De plus, Asha et Muthiah (2002) ont

remarqué que l'Algamac et les diatomées périphtiques agissent comme de bons facteurs de fixation sur *H. spinifera*. Cependant, nous n'avons pas utilisé de stimulant dans nos expériences, ce qui peut expliquer les taux de mortalité larvaire élevés que nous avons observés.

Au Viêt Nam, les juvéniles de *H. scabra*, d'un poids moyen de 84 g et stockés selon une densité de 0,73 juvéniles m⁻², ont affiché un taux de croissance de 1,05 g jour⁻¹ sur une période de 5 mois (Agudo 2006). Durant la présente étude, un taux de croissance bien plus élevé a été enregistré (1,7 g jour⁻¹) pour une densité de stockage de 3 juvéniles m⁻². Cela dit, en Iran, les juvéniles de *H. scabra* élevés dans un enclos marin ont atteint 22 g au bout d'un an (Dabbagh et Sedaghat 2012).

D'après nos observations préliminaires, l'élevage des holothuries de sable représente un gros potentiel commercial au Sri Lanka. Il faut toutefois préciser qu'il s'agit ici de la toute première tentative de reproduction et d'élevage de larves d'holothurie au Sri Lanka. Avant de démarrer toute activité commerciale, il faudra conduire de plus amples recherches sont indispensables pour améliorer l'élevage larvaire et les installations de grossissement.

Remerciements

Nous souhaitons remercier Indika Wijesinghe et Hashan Tharurange pour leur soutien sans faille tout au long de cette étude. Nous sommes aussi reconnaissants à tous les membres du centre de recherche régional du NARA à Kalpitiya et à T.H. Sunil Shantha pour leur aide. Un grand merci à Sujeewa Athukorala qui nous a fourni en géniteurs de pommes de mer. Nous tenons enfin à remercier la direction du NARA pour son soutien financier et la mise à disposition de toutes les installations nécessaires à cette étude.

Bibliographie

- Agudo N. 2006. Sandfish hatchery techniques. New Caledonia: ACIAR, SPC and the WorldFish Center. 45 p.
- Asha P.S. et Muthiah P. 2002. Ponte et élevage de larves de l'holothurie *Holothuria (Theelothuria) spinifera* Theel. La Bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS 16:11-15.
- Battaglène S.C. 1999. Culture of tropical sea cucumbers for the purposes of stock restoration and enhancement. Naga 22:4-11.
- Battaglène S.C. and Bell J.D. 1999. Potential of the tropical Indo-Pacific sea cucumber, *Holothuria scabra*, for stock enhancement. p. 478-490. In: Howell B.R., Moksness E. and Svasand T. (eds). Stock Enhancement and Sea Ranching. Proceedings First International Symposium on Stock Enhancement and Sea Ranching, 8-11 September 1997, Bergen, Norway: Blackwell, Oxford.
- Battaglène S.C., Seymour J.E. and Ramofafia C. 1999. Survival and growth of cultured juvenile sea cucumbers, *Holothuria scabra*. Aquaculture 178:293-322.

- Battaglione S.C., Seymour T.E., Ramofafia C. and Lane I. 2002. Spawning induction of three tropical sea cucumbers, *Holothuria scabra*, *Holothuria fuscogilva* and *Actinopyga mauritiana*. *Aquaculture* 207:29–47.
- Bell J., Agudo N., Purcell S., Blazer P., Simutoga M., Phamb D. and Della Patron L. 2007. Grow-out of sandfish *Holothuria scabra* in ponds shows that co-culture with shrimp *Litopenaeus stylirostris* is not viable. *Aquaculture* 273:509–519.
- Bruckner A. 2006. Management and conservation strategies and practices for sea cucumbers. In: Workshop on the conservation of sea cucumbers in the families Holothuriidae and Stichopodidae. 74 p.
- Chen C.P. and Chian C.S. 1990. Larval development of the sea cucumber, *Actinopyga echinites* (Echinodermata: Holothuroidea). *Bulletin of Zoological Academy* 29:127–133.
- Choo P.S. 2008. Philippines: A hot spot of sea cucumber fisheries in Asia. p. 119–142. In: Toral Granda V., Lovatelli A. and Vasconcellos M. (eds). *Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade*. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper 516.
- Conand C. 2005. Present status of world sea cucumber resources and utilization: An international overview. FAO Fisheries Technical Paper. 24 p.
- Dabbagh A. et Sedaghat M.R. 2012. Reproduction et élevage d'*Holothuria scabra* en Iran. *La Bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS* 32:49–52.
- Dissanayake D.C.T. and Stefansson G. 2010. Abundance and distribution of commercial sea cucumber species in the coastal waters of Sri Lanka. *Aquatic Living Resources* 23(3):303–313.
- Dolmatov I.Y. and Yushin V.V. 1993. Larval development of *Eupentacta fraudatrix* (Holothuroidea, Dendrochirota). *Asian Marine Biology* 10:123–132.
- Eeckhaut I., Lavitra T., Leonet A., Jangoux M. and Rasolofonirina R. 2012. In-vitro fertilisation: A simple, efficient method for obtaining sea cucumber larvae year round. p. 40–49. In: Hair C.A., Pickering T.D. and Mills D.J. (eds). *Asia-Pacific tropical sea cucumber aquaculture. Proceedings of an international symposium held in Noumea, New Caledonia, 15–17 February 2011*. ACIAR Proceedings No. 136. Australian Centre for International Agricultural Research: Canberra.
- Engstrom N.A. 1980. Reproductive cycles of *Holothuria (Halodeimeia) floridana*, *H. (H.) mexicana* and their hybrids in Southern Florida, USA. *International Journal of Invertebrate Reproduction* 2:237–244.
- Friedman K., Eriksson H., Tardy E. and Pakoa K. 2010. Management of sea cucumber stocks: Patterns of vulnerability and recovery of sea cucumber stocks impacted by fishing. *Fish and Fisheries* 2(4):1–10.
- Giraspy D.A.B. et Ivy G. 2005. L'influence des régimes à base d'aliments disponibles dans le commerce sur la croissance et la survie de *Holothuria scabra* var. *versicolor* (Conand, 1986), une espèce très prisée sur les marchés. *La Bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS* 28:46–52.
- Hair C., Pickering T., Meo S., Vereivalu T., Hunter J. et Cavakiqali L. 2011. L'élevage des holothuries aux Fidji. *La Bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS* 31:3–11.
- Hamel J.F. and Mercier A. 1996. Early development, settlement, growth and spatial distribution of the sea cucumber, *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuriidea). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:253–271.
- Hornell J. 1917. Indian beche-de-mer industry: Its history and recent revival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 11(4):119–150.
- Ivy G. et Giraspy D.A.B. 2006. Dans le Queensland (Australie), élaboration de techniques de production en éclosure à grande échelle de *Holothuria scabra* var. *versicolor* (Conand, 1986), espèce très prisée sur les marchés. *La Bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS* 24:28–34.
- James D.B. 1996. Culture of sea cucumber. *CMFRI Bulletin* 48:120–126.
- James D.B. 2004. Captive breeding of the sea cucumber, *Holothuria scabra*, from India. *Advances in sea cucumber aquaculture and management*. FAO Fisheries Technical Paper 463:385–395.
- James D.B., Rajapandian M.E., Baskar B.K. and Gopinathan C.P. 1988. Successful induced spawning and rearing of holothurian, *Holothuria (Metriatyla) scabra*, Jaeger at Tuticorin. *Marine Fisheries Information Service, Technical and Extension Service* 87:30–33.
- James D.B., Rajapandian M.E., Gopinathan C.P. and Baskar B.K. 1994. Breakthrough in induced breeding and rearing of the larvae and juveniles of *Holothuria (Metriatyla) scabra* Jaeger at Tuticorin. *CMFRI Bulletin* 46:66–70.
- Lavitra T., Rasolofonirina R., Jangoux M. et Eeckhaut I. 2009. Problèmes liés à l'élevage aquacole d'*Holothuria scabra* (Jaeger, 1833). *La Bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS* 29:20–29.
- Lovatelli A. and Conand C. 2004. *Advances in sea cucumber aquaculture and management*. Rome: Food and Agriculture Organization.
- McEuen F.S. 1988. Spawning behaviour of northeast Pacific sea cucumbers (Holothuroidea: Echinodermata). *Marine Biology* 98:565–585.
- Morgan A.D. 2000. Induction of spawning in the sea cucumber *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea). *Journal of World Aquaculture Society* 31(2):186–194.
- Morgan A.D. 2001. Les effets de la disponibilité en nourriture sur le début de la croissance, le développement et la survie de l'holothurie *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea). *La Bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS* 14:6–12.
- Pitt R. and Duy N.D.Q. 2004. Breeding and rearing of the sea cucumber *Holothuria scabra* in Viet Nam. *Advances in sea cucumber aquaculture and management*. FAO Fisheries Technical Paper 463:333–346.

- Reichenbach N. 1999. Ecology and fishery biology of *Holothuria fuscogilva* (Echinodermata: Holothuroidea) in the Maldives. *Bulletin of Marine Science* 64:103–113.
- Smiley S., McEuen F.S., Chaffee C. and Krishan S. 1991. Echinodermata: Holothuroidea. p 663–750. In: Giese A.C., Pearse J.S. and Pearse V.B. (eds). *Reproduction of Marine Invertebrates*. Vol. VI: Echinoderms and Lophophorates. Pacific Grove, California: The Boxwood Press.
- Tanaka Y. 1958. Seasonal changes in the gonad of *Stichopus japonicus*. *Bulletin of Fish Hokkaido University* 9:29–36.
- Yanagisawa T. 1998. Aspects of the biology and culture of the sea cucumber. p 292–308. In: De Silva S.S. (ed.). *Tropical Mariculture*. London: Academic Press.