

Utilisation d'un modèle de croissance pour l'estimation de la taille en fonction de l'âge d'*Australostichopus mollis*, holothurie des zones tempérées

Andrew David Morgan¹

Résumé

L'exposition à un habitat instable et dynamique a une incidence sur les caractéristiques biologiques de l'holothurie, comme la croissance et la survie. La taille est donc influencée par l'habitat auquel l'espèce s'est adaptée au fil du temps. L'étude de la taille et des évolutions saisonnières de la croissance et de la mortalité d'une population d'*Australostichopus mollis* en sont la preuve. Comme on pouvait s'y attendre, la croissance de la population d'*A. mollis* étudiée s'est interrompue pendant les mois d'hiver, en mai, juin et juillet, et a repris de la fin du printemps au début de l'automne. Un modèle de croissance peut être appliqué afin d'estimer la taille par rapport à l'âge, à condition que les cohortes soient identifiées dans le temps et que l'échantillon soit représentatif de la population. Bien que la population étudiée semble être unimodale, de par l'impossibilité d'identifier des cohortes de juvéniles, la variation saisonnière de Pauly de l'équation de croissance de von Bertalanffy a pu être appliquée. Le poids asymptotique calculé pour la population est de 130 g après 3 ans. K , soit le rythme auquel le poids asymptotique est atteint, est de $1,37 \text{ an}^{-1}$. La répartition en classes d'âge a permis d'identifier deux groupes d'âge au sein de la population : année 0 et année 1. Le poids au début de l'année 0 se situait à 17 g, pour passer à 100 g dans la deuxième année de croissance (année 1). Par ailleurs, la mortalité a largement influencé la dynamique des populations, la mortalité naturelle instantanée de la population (M) se situant à 0,58 et le taux de mortalité maximum de la population totale (Z) étant de $1,5 \text{ an}^{-1}$. Chez les holothuries telles qu'*A. mollis*, qui vivent dans des environnements rudéraux, instables et dynamiques, le taux de croissance est élevé, mais la taille adulte moyenne est moindre, tandis que la mortalité est généralement forte, mais variable. Les estimations de ces paramètres recourent celles effectuées pour d'autres espèces d'holothuries dont les caractéristiques biologiques sont proches. Sous réserve d'identification de cohortes de juvéniles, le modèle de croissance pourrait à l'avenir permettre d'affiner les paramètres démographiques d'*A. mollis*.

Introduction

Les changements de poids et les indices de reproduction connexes, les variations du poids moyen de la population et du poids adulte maximum, et en particulier la taille au moment de la première reproduction (ou maturité sexuelle) sont autant d'éléments qui servent généralement à décrire les caractéristiques de croissance des holothuries (Cameron et Fankboner 1985, 1989 ; Conand 1988, 1989, 1993 ; Conand et al. 1998 ; Raj 1998 ; Ramofafia et al. 2000 ; Sewell 1990, 1992 ; Sewell et Bergquist 1990 ; Toral-Granda et Martinez 2008 ; Uthicke 1997). Ces caractéristiques de croissance permettent de comprendre l'expression des caractéristiques biologiques des juvéniles et des adultes dans un contexte écologique. On a, par exemple, suivi en différents endroits, et sur une période de neuf mois la croissance de juvéniles d'*Australostichopus mollis* placés en cages. Cette croissance a pu être interprétée en fonction des caractéristiques des sédiments, de la disponibilité des aliments et de l'habitat (Slater et Jeffs 2010). De telles caractéristiques de croissance peuvent être comparées au sein d'une même espèce et entre espèces, et mises en relation avec les observations écologiques sur l'adaptation à l'habitat. Il s'agit notamment d'étudier l'impact d'habitats à faible niveau de stress et à haut niveau de perturbations sur la

croissance et la survie d'une population (Carlow 1984 ; Lawrence et Bazhin 1998 ; Lawrence et Herrera 2000). Cette adaptation à l'habitat est en lien avec l'arbitrage entre croissance et survie.

Par le passé, l'équation de croissance de von Bertalanffy et ses variantes (Basson et al. 1988 ; Pauly 1987 ; Hoenig et Hanumara 1982) ont déjà servi à déterminer les paramètres de mortalité et de croissance d'une population et à décrire les caractéristiques de croissance de certaines espèces d'holothuries. Ces paramètres permettent d'approfondir l'analyse de la dynamique démographique. On estime le poids asymptotique de la population (L_{∞}), et le coefficient de croissance (K), c'est-à-dire le rythme auquel la population se rapproche de son poids asymptotique selon la méthode de Shephard (Shephard 1987a). Le paramètre t_0 , représentant l'instant de la « naissance » des animaux, est aussi calculé. Le modèle de Pauly pour la croissance saisonnière est également appliqué lorsqu'une forte croissance saisonnière est prévue (Pauly 1987). Les constantes de von Bertalanffy permettent alors de calculer la mortalité naturelle instantanée (M) ainsi que le taux de mortalité total (Z), à partir de la courbe de régression des captures. De telles estimations de croissance et de mortalité de la population ont été quantifiées pour les holothuries *Thelenota ananas*, *Stichopus chloronotus*,

¹ School of Applied Science, Bay of Plenty Polytechnic, Private Bag TG12001, Tauranga, Nouvelle-Zélande, courriel : andrew.morgan@boppoly.ac.nz, tél. : +647 5440920, poste 6850.

Isostichopus fuscus et *Holothuria floridana* (Conand 1988 ; Ebert 1978 ; Fuente-Betancourt et al. 2001 ; Hearn et al. 2005 ; Reyes-Bonilla et Herrera-Perezrul 2003).

Le rythme auquel la croissance (K) se rapproche du poids asymptotique de la population a été calculé pour *H. floridana* (Fuente-Betancourt et al. 2001), *T. ananas* et *S. chloronotus* (Conand 1988). Les valeurs K élevées sont liées à des taux de croissance se rapprochant rapidement d'un poids asymptotique de la population, généralement situé au-delà de 1,0 an⁻¹ (Sparre et al. 1989). En règle générale, chez les populations d'holothuries où le niveau de K est élevé, les taux de mortalité totaux sont souvent supérieurs à 0,5 an⁻¹ mais peuvent varier. Le taux de mortalité total et la mortalité naturelle instantanée (M) ont été estimés pour des populations d'*I. fuscus* (Hearn et al. 2005 ; Herrera-Perezrul et Reyes-Bonilla 2008 ; Herrera-Perezrul et al. 1999 ; Toral-Granda et Martinez 2007 ; Reyes-Bonilla et Herrera-Perezrul 2003). Le taux de mortalité a également été calculé pour *H. floridana* (Fuente-Betancourt et al. 2001). Ces paramètres démographiques permettent de mieux comprendre l'influence de facteurs exogènes sur les caractéristiques de croissance telles que la taille à un an, la taille au moment de la première reproduction, la taille adulte et les caractéristiques du cycle biologique.

L'holothurie *Australostichopus mollis* est largement répartie autour de la Nouvelle-Zélande et occupe divers habitats (Mladenov et Campbell 1996 ; Shears et Babcock 2007). On la retrouve également en Australie, le long des côtes sud de la Nouvelle-Galles du Sud, du Victoria et de l'Australie occidentale (Sewell 1990). Elle vit dans des habitats et à des profondeurs très variés, allant des eaux côtières peu profondes sur des substrats rocheux et sablonneux aux fonds marins vaseux à plus de 100 m de profondeur (Dawbin 1949). L'essentiel de l'écologie, de la reproduction, du développement larvaire ainsi que de la nutrition des *A. mollis* juvéniles et adultes a déjà été décrit (Archer 1996 ; Morgan 2008a, b, 2009a, b ; Raj 1998 ; Sewell 1990, 1992 ; Sewell et Bergquist 1990 ; Slater et Carton 2007 ; Slater et Jeffs 2010). *A. mollis* mesure généralement de 13 à 25 cm de long. Elle présente une distribution unimodale des fréquences de taille et son indice de masse viscérale est quasiment stable tout au long de l'année (Sewell 1990). Alors que l'impact des fluctuations du rapport gonado-somatique est minime (Archer 1998 ; Sewell 1990), la diapause saisonnière et la disponibilité des aliments peuvent provoquer certaines variations du poids tégumentaire au fil du temps (Sewell 1990 ; Slater et Jeffs 2010). Cela a également été observé chez *Parastichopus californicus*, qui reste en diapause jusqu'à l'amélioration des conditions (Silva et al. 1986), et chez *Holothuria theeli* (Sonnenholzer 2003).

La présente étude a pour objectif de suivre sur une année l'évolution de la répartition du poids dans une population d'*A. mollis* *in situ* et de modéliser sa croissance dans le but de calculer la taille en fonction de l'âge. Les paramètres de ce modèle, à savoir la croissance des holothuries, les caractéristiques de leur cycle biologique et leur adaptation à l'habitat, sont ensuite analysés et comparés. Plusieurs facteurs, notamment le caractère unimodal de la distribution des fréquences de taille d'*A. mollis*, limitent la portée de la présente étude. L'étude est menée sur un seul site et exclut les juvéniles, dont le nombre était

insuffisant pour permettre le suivi d'une cohorte dans le temps. Les paramètres de croissance et de mortalité ont été définis sur la base d'une population « adulte ».

Matériel et méthode

Collecte et échantillonnage

Une population d'*A. mollis* a été échantillonnée une fois tous les deux mois pendant un an, sur un récif rocheux infratidal de la côte nord-est de la Nouvelle-Zélande, à Ti Point. La péninsule de Ti Point (36° 19'24 S, 174° 48'04 E) est située à 90 km au nord d'Auckland et à 5 km au sud de la réserve marine de Leigh, dans le nord-est de la Nouvelle-Zélande (Sewell 1990). L'échantillonnage a été réalisé tous les deux mois, car une étude pilote antérieure, qui prévoyait une collecte mensuelle d'*A. mollis* pendant sept mois, a démontré que des prélèvements trop fréquents faussaient les résultats. Le cap de Ti Point est adjacent au port de Whangateau. Son habitat benthique prend la forme d'un récif rocheux infratidal composé de roches et de blocs de corail, avec notamment de longues bandes de varech *Ecklonia radiata*, qui s'aplanit en fond sablonneux à environ 10 m. Ce site est situé à l'extrémité nord du golfe d'Hauraki. Les vents soufflent généralement du sud-ouest, même s'il arrive que des vents forts viennent du nord et du sud-est.

Les animaux ont systématiquement été prélevés au même endroit, dans un périmètre de 50 × 50 m², à l'aide de grands sacs de rétention. La distribution des fréquences de poids de l'échantillon est également représentative de la population à Ti Point (Archer 1998 ; Morgan 2009a ; Sewell 1990). Un petit navire a permis l'accès au site étudié. L'échantillonnage a eu lieu les jours où la mer était relativement calme. Les holothuries ont été prélevées par des plongeurs autonomes puis placées dans des sacs, ramenés ensuite à la surface et installés à bord dans des tubes d'eau de mer de 20 L. Le navire a ensuite été mis à l'abri à l'entrée du port voisin de Whangateau et, une fois l'ancre jetée, les holothuries ont été pesées à 5 grammes près. Le poids a été enregistré pour chaque individu et les animaux relâchés ensemble (par les plongeurs) sur le fond marin du site de prélèvement.

Croissance

Les données ont été formatées pour modélisation et les dates ont été converties en fraction d'une année de 365 jours. Ainsi, la date du premier échantillonnage, le 14 octobre, est exprimée sous la forme 1/365. Les jours suivants deviennent 2/365, 3/365, etc. À chaque date de prélèvement, les holothuries ont été regroupées par intervalles de taille de 20 g et la version 5 du logiciel Length Frequency Distribution Analysis (LFDA) a servi à l'analyse de l'ensemble des données.

Le modèle de von Bertalanffy, pour lequel trois estimations de paramètres sont nécessaires, est le plus simple des modèles de croissance de type LFDA (analyse de distribution des fréquences de taille). D'autres méthodes peuvent également être utilisées : l'analyse de composition des tailles de Shepherd (Shepherd 1987a), la matrice de projection (Basson et al. 1988) ou l'analyse de fréquence taille/poids (ELEFAN).

Les fonctions d'Hoenig (Hoenig et Hanumara 1982) et de Pauly (Pauly 1987) sont des variantes du modèle de von Bertalanffy et tiennent compte de la croissance saisonnière. Le modèle LFDA utilise un coefficient de détermination (qualité de l'ajustement) dont on obtient un indicateur de probabilité de la justesse des résultats. Ainsi, plus le coefficient est élevé (proche de 1), plus il est vraisemblable que les données considérées proviennent effectivement d'un stock ayant la fonction de croissance calculée.

Le modèle de Pauly a été utilisé dans la présente étude, car il convient aux populations dont la croissance est totalement interrompue à certaines périodes de l'année. Ce postulat a été vérifié pour les besoins de la présente étude, sur la base des observations des variations des classes de taille et du poids moyen de la population sur l'année. Quant à la croissance saisonnière, les données ont permis d'estimer C et t_s (début du segment convexe de l'oscillation). K, le rythme auquel le poids se rapproche de l'infini (W_∞), ainsi que la valeur W_∞ ont également pu être calculés. Le modèle a été appliqué plusieurs fois dans la présente étude en faisant varier K et W_∞ afin de vérifier la maximisation des résultats (tableau 1). Cette méthode a été retenue pour pouvoir comparer la maximisation des paramètres entre le modèle ELE-FAN non saisonnier et les modèles saisonniers d'Hoenig et de Pauly. Le modèle saisonnier de Pauly a ensuite été appliqué aux étapes suivantes et la maximisation des paramètres a été comparée aux estimations des paramètres non saisonniers.

Le taux de mortalité totale qui se dégage de la courbe de captures a également été estimé pour chaque distribution en associant une droite de régression à la courbe de captures de von Bertalanffy. Une estimation de Z a également été faite pour chaque échantillon et l'écart-type et moyen a été fixé.

Fonction de croissance

Le calcul des paramètres de croissance a permis d'estimer le poids à

l'instant t (W_t) et de dessiner la courbe de croissance. L'équation de croissance générale est la suivante :

$$W_t = W_\infty \times (1 - e^{-q})$$

Dans l'équation de croissance saisonnière de Pauly, q se définit comme suit :

$$q = K(t' - t_0) + K/Q [\text{Sin}Q(t' - t_0) - \text{Sin}Q(t_0 - t_s)]$$

Quand $Q = 2\pi(1 - \text{NGT})$;
 K = taux de croissance ;
 W_∞ = poids asymptotique ;
 t_0 = instant zéro (naissance) ;
 t' = âge réel (t) moins période totale sans croissance jusqu'à âge t ;
 NGT = période sans croissance dans une année ;
 t_s = début du segment convexe de l'oscillation par rapport à t = 0.

Tableau 1. Résultats du modèle pour les paramètres de croissance d'*Australostichopus mollis* et maximisation du modèle assurant la qualité de l'ajustement. Soit K = taux de croissance, W_∞ = poids asymptotique, t_0 = instant auquel poids = 0, t' = âge réel (t) moins période sans croissance totale à âge t, NGT = période sans croissance dans une année, t_s = début du segment convexe de l'oscillation par rapport à t = 0.

| | Étape 1 K vs W_∞ | Étape 2 C vs t_s | Étape 3 NGT vs t_s | Étape 4 K vs W_∞ |
|---------------------|----------------------------|-----------------------|-------------------------|----------------------------|
| K | 1,12 | 1,38 | 1,0 | 1,22 |
| W_∞ | 133 | 125 | 140 | 133 |
| C | 0,46 | 0,44 | NA | NA |
| t_0 | -0,96 | 0,91 | -0,39 | -0,31 |
| t_s | 0,27 | 0,06 | 0,17 | 0,19 |
| NGT | NA | NA | 0,29 | 0,30 |
| <i>Maximisé à :</i> | | | | |
| Ajustement | 0,89 | 0,89 | 0,95 | 0,96 |
| K | 1,33 | NA | NA | 1,37 |
| W_∞ | 125,90 | NA | NA | 129 |
| C | NA | 0,46 | NA | NA |
| t_0 | -0,93 | -0,92 | -0,40 | -0,94 |
| t_s | NA | 0,27 | 0,19 | NA |
| NGT | NA | NA | 0,30 | NA |

Résultats

La majorité des spécimens d'*A. mollis* échantillonnés appartenait à la classe de taille 100–119 g (figure 1). La deuxième classe de taille la plus représentée était la classe 120–139 g. Le poids moyen de la population a diminué jusqu'en avril, avec une baisse à $107 \pm 3,3$ g (IC), pour repartir à la hausse et atteindre 127 ± 4 g (IC) en octobre, date du dernier prélèvement (figure 2). Au cours de l'année, les 1 654 individus échantillonnés se sont répartis comme suit : 297 pour l'échantillon 1 en octobre, puis 221, 218, 172, 203, 292, et 251 pour décembre, février, avril, juin, août et octobre respectivement.

Une augmentation globale des effectifs a été observée, notamment pour les cohortes adultes des classes de taille 80–99, 100–119, et 120–139 g (figure 3). Les chiffres au-delà de la classe 120–139 g ont baissé en avril, juin et août. Les résultats de la classe de taille 100–119 g se sont maintenus à un niveau élevé. Les chiffres des catégories situées entre les classes 120–139 g et 160–179 g ont diminué de décembre jusqu'au mois d'avril de l'année

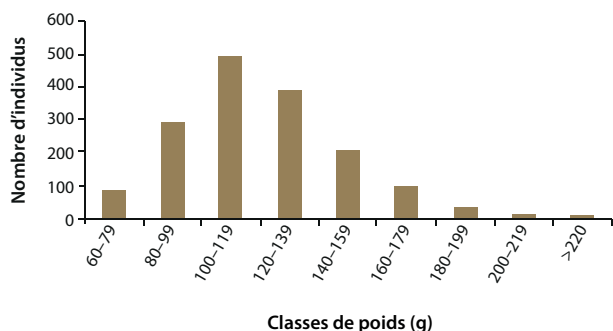


Figure 1. Nombre total d'*Australostichopus mollis* par classe de taille de 20 g enregistré sur les sept jours de l'étude (n = 1 654).

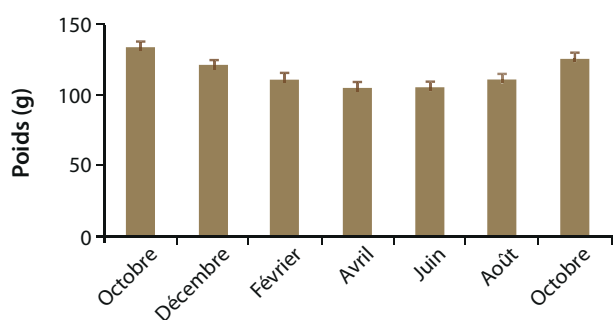


Figure 2. Poids moyen (g) d'*Australostichopus mollis* à chaque date d'échantillonnage (\pm écart-type).

suiivante, pour ensuite augmenter globalement lors des échantillonnages ultérieurs.

Les paramètres estimés ont été intégrés à l'équation de croissance de von Bertalanffy avec variation saisonnière de Pauly et le poids en fonction de l'âge a pu être calculé pour certaines périodes de l'année sur plusieurs années (figure 4). Le poids à l'année 0 était de 17 g, mais t_0 a été calculé à -0,97 afin de maximiser le modèle. Le postulat est que les individus sont d'abord passés par le stade d'œufs, puis de larves pour ensuite se fixer avant d'atteindre le stade juvénile initial, puis le stade juvénile. La durée de cette évolution est inconnue, mais elle peut être estimée sur la base des connaissances accumulées sur le cycle larvaire et le stade juvénile initial. Cette période peut durer de 4 mois à un an (Morgan 2009b ; Slater et Jeffs 2010 ; Stenton-Dozy et Heath 2009). Le poids d'*A. mollis* a été estimé à environ 100 g à un an et 120 g à deux ans. Le poids asymptotique se situe donc aux alentours de 130 g à trois ans.

La composition par âge des fréquences de poids a été calculée grâce à la courbe de croissance ajustée. Des catégories de poids en fonction de l'âge ont ainsi été établies pour ensuite permettre le découpage des fréquences de taille selon ces catégories (figure 5). t_0 a été maintenu entre -1,0 et 0,0, ce qui signifie que les âges nominaux étaient différents des âges réels. Les modèles d'Hoening et de von Bertalanffy ont tous deux débouché sur des estimations de poids similaires pour les années 0 et 1. Le poids pour l'année 0 allait de 20 g à 50 g, ce qui indique quelle part de la population se situe dans

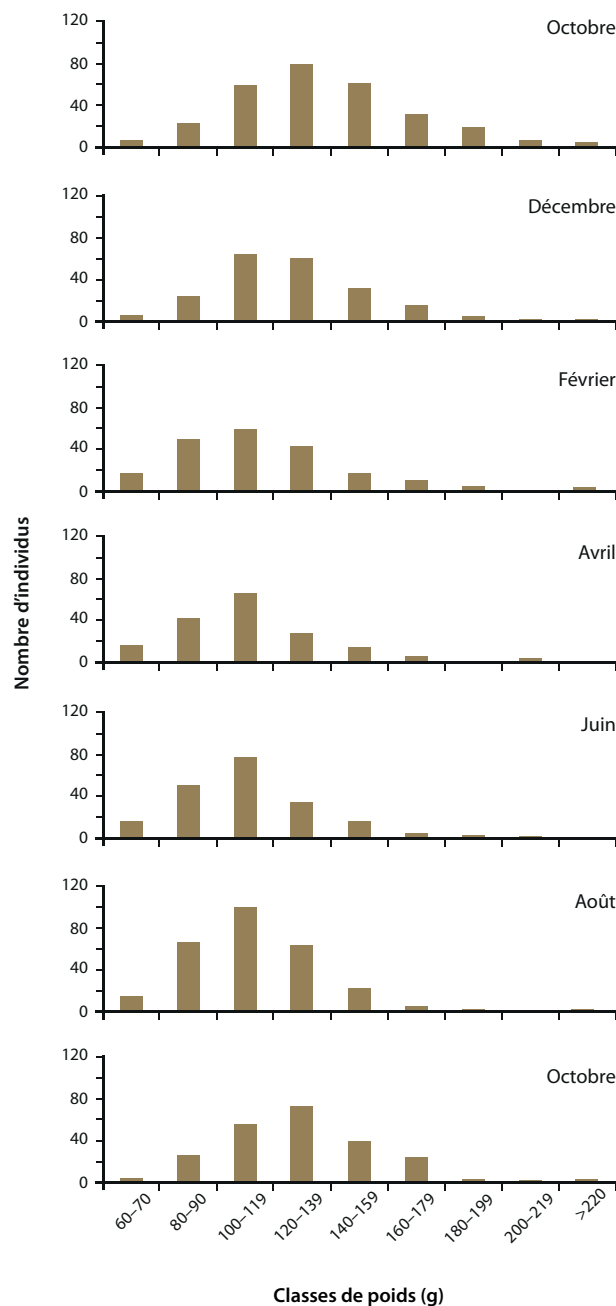


Figure 3. Évolution du nombre d'*Australostichopus mollis* pour chaque distribution de fréquence de taille tout au long de l'année de prélèvements.

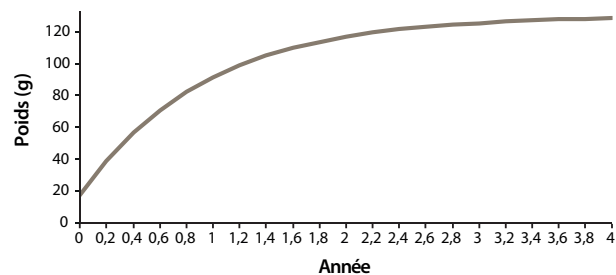


Figure 4. Estimations de la taille en fonction de l'âge issues du modèle de population de von Bertalanffy pour *Australostichopus mollis* sur la base des paramètres calculés pour la fonction de croissance saisonnière de Pauly.

sa première année de croissance. Le poids pour l'année 1 allait de 70 g à 140 g, ce qui indique quelle part de la population se situe dans sa deuxième année de croissance.

Le taux de mortalité totale Z a été calculé dans le cas d'une croissance non saisonnière. Cela ne pose généralement pas problème car, bien qu'elle ne soit pas maximisée, la croissance de la majorité des stocks est relativement bien décrite par le modèle non saisonnier de von Bertalanffy. Le coefficient de mortalité instantané de Beverton et Holt (1956) décrit la relation entre le poids, le poids lors de la première exploitation complète, les paramètres de von Bertalanffy et le taux de mortalité totale Z . L_c correspond à la première classe de poids pleinement exploitée et peut être déterminée à partir des données. Dans la présente étude, le taux de mortalité instantané d'*A. mollis* (mortalité naturelle M) était de 0,58 (figure 6). Le taux de mortalité maximum pour la population totale était de $-1,5 \text{ an}^{-1}$ en octobre. Toutefois, la probabilité de n'avoir que deux classes d'âge dans l'ensemble des données étant forte, les taux de mortalité doivent être interprétés avec prudence. Ces taux peuvent également être influencés par les contraintes liées à la croissance saisonnière.

Discussion

La taille résulte d'un arbitrage opéré entre croissance et survie et est influencée par l'environnement auquel une espèce s'adapte au fil du temps. Cette démonstration a déjà été faite pour les oursins exposés à un certain de niveau de stress et de perturbations dans l'environnement auquel ils se sont adaptés (Lawrence et Bazhin 1998). À titre d'exemple, les espèces rudérales vivant dans un environnement qui les expose à un faible stress et à de fortes perturbations (Carlow 1984; Lawrence et Bazhin 1998; Lawrence et Herrera 2000) présenteront un taux de croissance plus élevé, mais une survie moindre. Elles investiront davantage de ressources dans la reproduction, tout en affichant un faible taux d'assimilation (tableau 2). De la même façon, chez les holothuries des régions côtières tempérées, où les aliments peuvent être abondants selon les saisons (Hammond 1982; Sonnenholzer 2003) et où les perturbations sont fortes, la mortalité peut être élevée. Dans ce contexte, la proportion du poids atteint lors de la première reproduction par rapport au poids à un an peut également être élevée (la maturité sexuelle étant atteinte avant ou aux alentours d'un an). Cela est caractéristique d'espèces telles qu'*A. mollis*, dont la taille au cours de la deuxième année de croissance a été modélisée à 100 g dans le cadre de la présente étude. Chez cette espèce

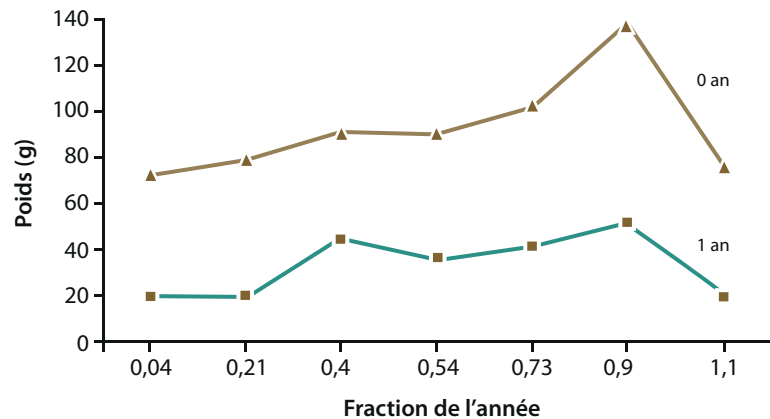


Figure 5. Composition par âge des fréquences de poids de la population d'*Australostichopus mollis*, calculée grâce à la courbe de croissance ajustée afin de définir les catégories de poids en fonction de l'âge permettant ensuite le découpage des fréquences de poids selon ces catégories. t_0 a été maintenu entre -1,0 et 0,0, ce qui signifie que les âges nominaux pourraient être différents des âges réels.

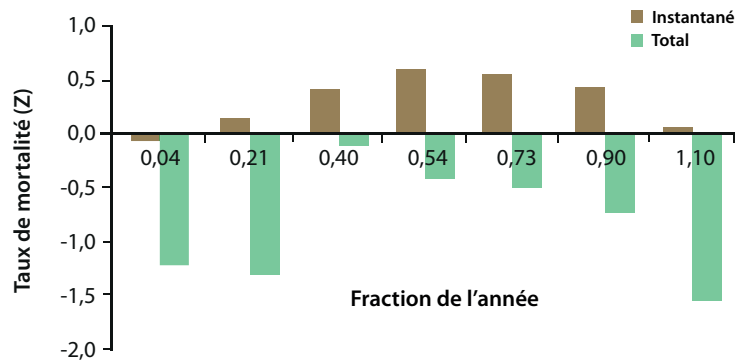


Figure 6. Taux de mortalité instantané (naturelle) et taux de mortalité total pour la population d'*Australostichopus mollis* à chaque date d'échantillonnage ($K = 1,22$; $W_\infty = 133$; $L_c = 60$; moyenne = 0,30; écart-type = 0,10; courbe de capture $K = 1,22$; $W_\infty = 133$; moyenne = -0,84; écart-type = 0,08).

et dans cet environnement, la taille à maturité sexuelle était supérieure à 75 g (Sewell 1987). Ce lien entre taille et maturité sexuelle peut varier chez des holothuries plus résistantes au stress et dans un environnement où les perturbations sont moindres (certaines espèces d'eau profonde, dans des environnements abrités où les aliments sont peu abondants, par exemple). Le taux survie sera dans ce cas probablement élevé, mais les taux de croissance seront faibles et la maturité sexuelle par rapport à la taille à un an sera plus tardive.

Selon les observations faites pour *I. fuscus* (Herrero-Perezrul et Reyes-Bonilla 2008), le poids des holothuries après maturité sexuelle peut varier de façon saisonnière, en fonction de l'affectation des ressources à la reproduction et/ou à la croissance et au métabolisme (Rutherford 1973). La relation entre le poids de la population et la maturité sexuelle a été établie pour les holothuries telles qu'*Holothuria scabra*, *H. nobilis*, *Actinopyga echinites* et *Thelenota ananas* (tableau 3). Dans la présente étude

d'*A. mollis*, le poids moyen de la population a varié entre 107 g et 135 g selon les saisons de l'année. Par ailleurs, une autre étude a démontré que les juvéniles d'*A. mollis* voyaient leur croissance fortement limitée entre six et neuf mois après la mise en cages, en raison d'une augmentation de la biomasse ou d'une limitation saisonnière de la croissance (Slater et Jeffs 2010). Dans les deux études, la perte de poids saisonnière d'*A. mollis* a lieu pendant les mois d'hiver : mai, juin et juillet. Une autre étude a permis d'estimer le poids moyen de la population d'*I. fuscus* à 386 g, le poids adulte maximal étant de 815 g, même si d'importantes variations sont à noter d'un mois à l'autre, selon l'activité de reproduction (Herrero-Perezrul et Reyes-Bonilla 2008). Toral-Granda et Martinez (2007) ont également découvert qu'*I. fuscus* est sexuellement active tout au long de l'année et que des indicateurs d'état relatifs à la taille élevés sont révélateurs d'un pic de l'activité de reproduction. Toutefois, exception faite des travaux de Conand (1988) et d'autres études plus récentes (Herrero-Perezrul et Reyes-Bonilla 2008 ; Toral-Granda et Martinez 2007), on connaît encore peu de choses de la relation

entre, d'une part, le rapport taille-âge ou le rythme auquel une taille en particulier est atteinte, et, d'autre part, les variations de l'activité de reproduction ou les fluctuations de poids saisonnières chez les holothuries.

Le rapport taille-âge est susceptible de varier d'une année sur l'autre et sur une même année. Dans la présente étude, les spécimens d'*A. mollis* ont été répartis en deux classes d'âge, année 0 et année 1, la taille au début de l'année 0 étant de 17 g. On émet également l'hypothèse qu'à un certain moment dans le passé, les individus de la population d'*A. mollis* ont connu les stades œuf, larve et juvénile initial, tel qu'exprimé par le paramètre t_0 . Celui-ci avait déjà été estimé à -0,672 et -0,251 pour *T. ananas* et *S. chloronotus* respectivement (Conand 1988), si bien que les estimations de t_0 pour *A. mollis* dans le cadre de la présente étude ne sont pas inhabituelles. Les estimations de t_0 entre -0,4 et -0,97, situent cette période entre environ 4 mois et un an. La croissance d'*A. mollis* après six mois passés en cage allait de 32 g à 100 g, la taille initiale étant de 23 g (Slater et Jeffs 2010).

Tableau 2. Évolution des caractéristiques biologiques d'*Australostichopus mollis* en fonction de l'environnement auquel l'espèce s'est adaptée (résumé tiré de : Carlow 1984 ; Lawrence et Bazhin 1998 ; Lawrence et Herrera 2000).

| | Rudéral Faible niveau de stress Fortes perturbations | Concurrentiel Faible niveau de stress Faibles perturbations | Résistant au stress Fort niveau de stress Faibles perturbations |
|---|--|---|---|
| Croissance | + | | - |
| Survie | - | | + |
| Activité de reproduction | + | | - |
| Taux d'assimilation | - | | + |
| Proportion d'individus ayant atteint le poids maximum au moment de la première reproduction | < | | > |
| Proportion d'individus ayant atteint le poids nécessaire à la reproduction à 1 an | > | | < |

Tableau 3. Espèces d'holothuries et rapport poids égoutté lors de la première reproduction ($PE_{1e\text{Repro}}$) / poids égoutté de la population (PE_{Pop}), exprimé en pourcentage (%).

| Espèces | $PE_{1e\text{Repro}}$ | PE_{Pop} | % | Auteurs |
|-----------------------------------|-----------------------|------------|----|--|
| <i>Holothuria scabra</i> | 130 | 350 | 37 | Conand 1989 |
| <i>H. scabra versicolor</i> | 320 | 970 | 33 | Conand 1989, 1993 |
| <i>H. fuscogilva</i> | 900 | 1460 | 62 | Ramofafia et al. 2000 |
| <i>H. nobilis</i> | 580 | 1240 | 47 | Conand 1989, 1993 |
| <i>Actinopyga echinites</i> | 130 | 300 | 43 | Conand 1989 |
| <i>Thelenota ananas</i> | 1150 | 1980 | 58 | Conand 1989, 1993 |
| <i>Parastichopus californicus</i> | 50 | 313 | 16 | Cameron et Fankboner 1985, 1989 |
| <i>Australostichopus mollis</i> | 91 | 140 | 65 | Raj 1998 (Île du Sud) |
| <i>A. mollis</i> | 75 | 130 (W) | 58 | Sewell 1990, 1992 ; présente étude (Île du Nord) |
| <i>Stichopus japonicus</i> | 50 | 120 | 41 | Ito 1995 ; Ito et Kitamura 1998 |
| <i>S. chloronotus</i> | 52 | 110 | 47 | Conand 1988 ; Uthicke 1997 ; Conand et al. 1998 |
| <i>Isostichopus fuscus</i> | 367 | 500 | 73 | Herrero-Perezrul et al. 1999 |

W = poids humide de l'animal entier (poids frais).

Six mois après la première ponte, les juvéniles d'*A. mollis* produits en écloserie atteignaient 50 mm, et pesaient environ 4 g (Stenton-Dozey et Heath 2009). Une autre étude portant sur les holothuries *Cucumaria pseudocurata* a mis à jour une forte augmentation du taux de croissance pendant la première année suivant le recrutement (Rutherford 1973), ce qui est relativement fréquent dans un environnement instable et rudéral. Au même titre que pour *A. mollis*, une diminution du taux de croissance a été enregistrée après la première année. Dans la présente étude, on ne compte que très peu d'individus de moins de 60 g. On a donc formulé l'hypothèse que les recrues provenaient d'une population proche de cette taille (Sewell 1990). Par ailleurs, il a été noté que la majeure partie de la croissance totale d'*A. mollis* avait lieu la première année, tout comme pour les juvéniles de la même espèce soumis à des expériences en cage (Slater et Jeffs 2010). Les données laissent à penser que les variations de la taille en fonction de l'âge pourraient dépendre de la date de la ponte et s'expliquer par des taux de croissance variables entre les individus au sein d'une population avant recrutement. Cela pourrait expliquer la variabilité des fourchettes de taille entre l'année 0 et l'année 1 ainsi que l'estimation faite de t_0 dans le modèle de von Bertalanffy.

Par ailleurs, la répartition géographique de la taille en fonction de l'âge au sein d'une même espèce n'est pas toujours cohérente. Dans le cas d'*I. fuscus* par exemple, la taille à maturité sexuelle atteinte après 5 ans était de 367 g, le poids asymptotique de la population étant de 575 g (Herreo-Perezrul et al. 1999 ; Reyes-Bonilla et Herrero-Perezrul 2003). À l'inverse, Toral-Granda et Martinez (2007) ont relevé sur un autre site un poids égoutté à maturité sexuelle sur un autre site de 165 g, sans indication d'âge. Pour l'holothurie *A. mollis* de l'île du Sud de la Nouvelle-Zélande, le poids à maturité sexuelle était supérieur à un poids égoutté de 90 g, soit un poids humide d'environ 100 g, le poids égoutté moyen de la population se situant entre 140 et 150 g. (Raj 1998). On ne connaît toutefois pas la taille en fonction de l'âge, ni le taux de croissance, dans ce cas. Pour ce qui est de l'île du Nord de la Nouvelle-Zélande, le poids à maturité sexuelle d'*A. mollis* était supérieur à 75 g (Sewell 1987) et atteint en moins d'un an. Cette fourchette de poids est inférieure à celle des individus de l'île du Sud. Le poids à maturité sexuelle chez l'holothurie *A. mollis* des populations des îles du Nord comme celles du Sud représente néanmoins environ 60 % du poids moyen de la population (tableau 3). Il est toutefois délicat de déterminer la durée de vie d'une espèce présente à une échelle géographique aussi vaste et pour laquelle le taux de croissance et la taille en fonction de l'âge dans un habitat précis sont inconnus.

Le rythme (K) auquel le poids asymptotique de la population a été atteint chez *A. mollis* montait jusqu'à $1,37 \text{ an}^{-1}$ d'après le modèle maximisé, mais baissait à $1,0 \text{ an}^{-1}$ d'après les itérations du modèle. Dans une étude antérieure sur *H. floridana*, le taux K était de $0,21 \text{ an}^{-1}$ (Fuente-Betancourt et al. 2001), alors que chez *T. ananas* et *S. chloronotus*, il se situait respectivement à $0,199 \text{ an}^{-1}$ et $0,449 \text{ an}^{-1}$ (Conand 1988). Bien qu'*A. mollis* soit une espèce tempérée et que *S. chloronotus* soit une espèce subtropicale, elles semblent partager certaines caractéristiques de taille (même si K est plus élevé chez *A. mollis*). En règle générale, les espèces ayant une durée de vie courte

telle qu'*A. mollis*, et vivant dans des environnements particulièrement rudéraux présentent une valeur K élevée ($> 1,0 \text{ an}^{-1}$) et s'approchent rapidement du poids asymptotique de la population (Sparre et al. 1989). Pour *A. mollis*, le poids asymptotique de la population a été atteint à trois ans, contre six ans pour *S. chloronotus*. On peut, par conséquent, s'attendre à ce que K chez *A. mollis* soit environ deux fois plus élevé que pour *S. chloronotus*. Toutefois, certaines espèces beaucoup plus grandes, telles que *T. ananas*, vivent longtemps et affichent généralement une valeur K faible. On peut s'attendre, dans de tels cas, à ce que la durée de vie soit nettement allongée. Pour *T. ananas*, le poids asymptotique de la population a été atteint à 14 ans, alors que K atteignait des valeurs descendant jusqu'à $0,199 \text{ an}^{-1}$ (Conand 1988). Cela étant, dans un environnement particulièrement rudéral comme celui rencontré dans la présente étude, une augmentation du rythme auquel le poids asymptotique de la population est atteint a une incidence particulière sur la survie. La durée de vie étant prolongée dans ce type d'environnement, les individus sont davantage exposés au risque de mortalité.

Un taux de mortalité élevé résulte de l'arbitrage qui s'opère entre une croissance rapide et un faible taux de survie dans un environnement rudéral et instable (Carlow 1984 ; Lawrence et Bazhin 1998 ; Lawrence et Herrera 2000). Les holothuries *H. atra* et *I. fuscus* vivent toutes deux dans un environnement de ce type. Pour *H. atra*, une perte de 50 à 70 % de la population a été enregistrée en un an (Ebert 1978). Pour *I. fuscus*, l'état général des individus (K_n) après la première reproduction a décliné, ce qui reflète une détérioration de l'état de santé des animaux (Herrero-Perezrul et Reyes-Bonilla 2008). Comme cela est généralement le cas pour *I. fuscus*, le taux de mortalité totale (Z) était de $0,70 \text{ an}^{-1}$ (Reyes-Bonilla et Herrero-Perezrul 2003). Pour cette même espèce, le taux de mortalité naturelle instantané (M) était de $0,67$, alors que la valeur médiane était de $0,354$ (Reyes-Bonilla et Herrero-Perezrul 2003). Le taux de mortalité naturelle pour *I. fuscus* a également été calculé à $0,174$ (Hearn et al. 2005), contre $0,72$ pour *H. floridana* (Fuente-Betancourt et al. 2001). Dans le cadre de la présente étude, le taux de mortalité naturelle instantané d'*A. mollis* était de $0,58$, mais s'approchait également de 0 à certaines périodes. Notons que les mécanismes de défense des holothuries expliquent pourquoi les adultes sont rarement victimes de prédateurs (Francour 1997). Dans la présente étude, le taux de mortalité total pour la population ainsi que le taux de mortalité instantané semblent élevés, mais il est probable que ces résultats soient faussés par les variations saisonnières de poids au sein de la population et par l'absence de cohortes distinctes de recrues juvéniles. Malgré cela, les données laissent à penser que chez les holothuries qui vivent dans des environnements de plus en plus dynamiques, instables et rudéraux, le taux de croissance est amené à augmenter, la taille adulte moyenne à diminuer, alors que les taux de mortalité varieront selon les saisons, tout en restant globalement élevés. Cela semble se vérifier chez *A. mollis*.

Remerciements

Mes remerciements vont à Russ Babcock et à Mary Sewell pour leurs conseils scientifiques et au personnel du laboratoire de biologie marine Leigh de l'Université d'Auckland pour le soutien logistique.

Bibliographie

- Archer J.E. 1996. Aspects of the reproductive and larval biology and ecology, of the temperate holothurian *Stichopus mollis* (Hutton). School of Biological Sciences. Auckland, University of Auckland. Masters degree thesis. 189 p.
- Basson M., Rosenberg A.A. and Beddington J.R. 1988. The accuracy and reliability of two new methods for estimating growth parameters from length frequency data. *Journal of Conservation and International Exploration* 44:277–285.
- Beverton R.J.H. and Holt S.J. 1956. A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. *Rapp. P-v. Reun. CIEM* 17a:1–153.
- Cameron J.L. and Fankboner P.V. 1985. Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). I. Reproductive periodicity and spawning behaviour. *Canadian Journal of Zoology* 64:168–175.
- Cameron J.L. and Fankboner P.V. 1989. Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). II. Observations on the ecology of development, recruitment, and the juvenile life stage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 127:43–67.
- Carlow P. 1984. Exploring the adaptive landscapes of invertebrate life cycles. *Advances in Invertebrate Reproduction* 3:329–342.
- Conand C. 1988. Comparison between estimations of growth and mortality of two stichopodid holothurians: *Thelenota ananas* and *Stichopus chloronotus* (Echinodermata: Holothuroidea). *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia* 2:661–665.
- Conand C. 1989. The fishery resources of Pacific island countries. Part 2. Holothurians. *FAO fisheries technical paper No. 272.2*. Rome, FAO. 143 p.
- Conand C. 1993. Reproductive biology of the holothurians from the major communities of the New Caledonian Lagoon. *Marine Biology* 115:439–450.
- Conand C., Armand J., Dijoux N. et Garryer J. 1998. Reproduction asexuée par scission dans une population de *Stichopus chloronotus*, La Réunion, océan Indien. *La Bêche-de-mer, Bulletin de la CPS* 10:15–23.
- Dawbin W.H. 1949. Auto-evisceration and the regeneration of viscera in the holothurian *Stichopus mollis* (Hutton). *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 77(4):497–523.
- Ebert T.A. 1978. Growth and size of tropical sea cucumber *Holothuria (Halodemia) atra* Jager at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Pacific Science* 43(2):183–191.
- Francour P. 1997. Predation on holothurians: a literature review. *Invertebrate Biology* 116(1):52–60.
- Fuente-Betancourt M.G., Jesus-Navarrete A., Sosa-Cordero E. and Herrero-Perezrul M.D. 2001. Assessment of the sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) as potential fishery resource in Banco Chinchorro, Quintana Roo, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 68(1):59–67.
- Hammond L.S. 1982. Patterns of feeding and activity in deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica, West Indies. *Bulletin of Marine Science* 32(2):549–571.
- Hearn A., Martinez P., Toral-Granda M.V., Murillo J.C. and Polovina J. 2005. Population dynamics of the exploited sea cucumber *Isostichopus fuscus* in the western Galapagos Islands, Ecuador. *Fisheries and Oceanography* 14(5):377–385.
- Herrero-Perezrul M.D. and Reyes-Bonilla H. 2008. Weight-length relationship and relative condition of the holothurian *Isostichopus fuscus* at Espiritu Santo Island, Gulf of California, Mexico. *International Journal of Tropical Biology* 56(3):273–280.
- Herrera-Perezrul M.D., Reyes-Bonilla H., Garcia-Dominguez F. and Cintra-Buenrostro C.E. 1999. Reproduction and growth of *Isostichopus fuscus* (Ludwig, 1875) (Echinodermata: Holothuroidea) in the southern Gulf of California, Mexico. *Marine Biology* 135:521–532.
- Hoening N. and Hanumara C.R. 1982. A statistical study of a seasonal growth model for fishes. *Technical Report Department of Computer Science and Statistics*. University of Rhode Island. 91 p.
- Ito S. 1995. Studies on the technological development of the mass production for sea cucumber juvenile, *Stichopus japonicus*. Japan: Saga Prefectural Sea Farming Centre. 87 p.
- Ito S. et Kitamura H. 1998. Avancées techniques dans la production de larves de l'holothurie japonaise, *Stichopus japonicus*. *La Bêche-de-mer, Bulletin de la CPS* 10:24–28.
- Lawrence J.M. and Bazhin A. 1998. Life history strategies and the potential of sea urchins for aquaculture. *Journal of Shellfish Research* 17(5):1515–1522.
- Lawrence J.M. and Herrera J. 2000. Stress and deviant reproduction in echinoderms. *Zoological Studies* 39(3):151–171.
- LFDA Version 5. Fisheries Management Science Programme. UK Department for International Development (DFIP). Marine Resources Assessment Group (MRAG). www.fmsp.org.uk
- Mladenov P.V. and Campbell A. 1996. Resource evaluation of the sea cucumber, *Stichopus mollis*, in the environmentally sensitive Fiordland region of New Zealand. *Proceedings of the ninth international echinoderm conference*. San Francisco, CA; A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfield 9:481–487.
- Morgan A.D. 2008a. Metamorphosis in the temperate sea cucumber *Australostichopus mollis* (Hutton). *Invertebrate Reproduction and Development* 51(3):127–143.
- Morgan A.D. 2008b. The effect of food availability on phenotypic plasticity in of larvae of the temperate sea cucumber *Australostichopus mollis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 363:89–95.
- Morgan A.D. 2009a. The assessment of egg and larval quality during hatchery production of the temperate sea cucumber *Australostichopus mollis* (Levin). *Journal of the World Aquaculture Society* 40(5):629–642.
- Morgan A.D. 2009b. Spawning in the temperate sea cucumber, *Australostichopus mollis* (Levin). *Journal of the World Aquaculture Society* 40(3):363–373.

- Pauly D. 1987. A review of the ELEFAN system for analysis of length frequency data in fish and aquatic vertebrates. p. 7–34 in Pauly D. and Morgan G.R. (eds). Length-based methods in fisheries research. ICLARM, Manila, Philippines and KISR, Safat, Kuwait. 468 p.
- Raj L. 1998. Reproductive biology and the use of photo identification to study growth in *Stichopus mollis* (Echinodermata: Holothuroidea) in Doubtful Sounds, Fiordland, New Zealand. MSc thesis, University of Otago, Dunedin.
- Ramofafia C., Battaglione S.C., Bell J.D. and Byrne M. 2000. Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Holothuria fuscogilva* in the Solomon Islands. Marine Biology 136(6):1045–1056.
- Reyes-Bonilla H. and Herrero-Perezrul M.D. 2003. Population parameters of an exploited population of *Isostichopus fuscus* (Holothuroidea) in the southern Gulf of California, Mexico. Fisheries Research 59:423–430.
- Rutherford J.C. 1973. Reproduction, growth and mortality of the holothurian *Cucumaria pseudocurata*. Marine Biology 22:167–176.
- Sewell M. 1987. The reproductive biology of *Stichopus mollis* (Hutton). MSc thesis, University of Auckland.
- Sewell M. 1990. Aspects of the ecology of *Stichopus mollis* (Echinodermata: Holothuroidea) in North-Eastern New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 24:97–103.
- Sewell M.A. 1992. Reproduction of the temperate aspidochirote *Stichopus mollis* (Echinodermata: Holothuroidea) in New Zealand. Ophelia 35(2):103–121.
- Sewell M.A. and Bergquist P.R. 1990. Variability in the reproductive cycle of *Stichopus mollis* (Echinodermata: Holothuroidea). International Journal of Invertebrate Reproduction and Development 17(1):1–7.
- Shears N.T. and Babcock R.C. 2007. Quantitative description of mainland New Zealand's shallow subtidal reef communities. Science for Conservation 280. Science and Technical Publishing. Department of Conservation.
- Shepherd J.G. 1987a. A weakly parametric method for the analysis of length composition data. p. 113–120 in Pauly D. and Morgan G.R. (eds). Length-based methods in fisheries research. ICLARM, Manila, Philippines and KISR, Safat, Kuwait. 468 p.
- Silva J., Cameron J.L. and Fankboner P.V. 1986. Movement and orientation patterns in the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Holothuroidea: Aspidochirotida). Marine Behaviour and Physiology 12:133–147.
- Slater M.J. and Carton A.G. 2007. Survivorship and growth of the sea cucumber *Australostichopus (Stichopus) mollis* (Hutton 1872) in polyculture trials with green-lipped mussel farms. Aquaculture 272:389–398.
- Slater M.J. and Jeffs A.G. 2010. Do benthic sediment characteristics explain the distribution of juveniles of the deposit-feeding sea cucumber *Australostichopus mollis*. Journal of Sea Research 64:241–249.
- Sonnenholzer J. 2003. Seasonal variation in the food composition of *Holothuria theeli*: (Holothuroidea: Aspidochirotida) with observations on density and distribution patterns at the central coast of Ecuador. Bulletin of Marine Science 73(3):527–543.
- Sparre P., Ursin E. and Venema S.C. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1, Manual. FAO Fisheries Technical Paper 306/1. Rome, FAO. 407 p.
- Stenton-Dozey J. and Heath P. 2009. A first for New Zealand: Culturing our endemic sea cucumber for overseas markets. Water and Atmosphere 17(1):20–21.
- Toral-Granda M.V. and Martinez P.C. 2008. Reproductive biology and population structure of the sea cucumber *Isostichopus fuscus* (Ludwig, 1875) (Holothuroidea) in Caamano, Galapagos Islands, Ecuador. Marine Biology 151:2091–2098.
- Uthicke S. 1997. Seasonality of asexual reproduction in *Holothuria (Halodeima) atra*, *H. edulis* and *Stichopus chloronotus* (Holothuroidea: Aspidochirotida) on the Great Barrier Reef. Marine Biology 129:435–441.