

Dans les eaux de l'île de Saugi, *Holothuria scabra* connaît deux saisons de ponte, c'est à dire un cycle de reproduction semestriel, comme décrit par Conand (1993) pour les individus du lagon de Nouvelle-Calédonie.

Au stade de maturation (stade III), un individu peut présenter des tubules mûrs. Une ponte limitée, concernant quelques tubules mûrs, peut donc avoir lieu à n'importe quel moment de l'année, comme l'ont observé Ong Che et Gomez (1985) sur Calatangan, à Batangas (Philippines).

### Conclusion

La population de *Holothuria scabra* de l'île de Saugi connaît deux saisons de reproduction. Une ponte restant d'une importance limitée peut cependant être observée à partir de quelques tubules mûrs tout au long de l'année.

### Remerciements

Ces travaux ont été possibles grâce au soutien obtenu dans le cadre du projet Enseignement des sciences de la mer (MSEP) [894-INO/895/INO(SF)] du ministère de l'Éducation et de la culture d'Indonésie.

### Bibliographie

- CONAND, C. (1993). Reproductive biology of the holothurians from the major communities of the New Caledonian Lagoon. *Mar. Biol.* 116: 439-450.
- KRISHNASWAMY, S. & S. KRISHNAN. (1967). A report on the reproductive cycle of the holothurian *Holothuria scabra* Jaeger. *Curr. Sci.* 36: 155-156.
- ONG CHE, R. G. & E. D. GOMEZ. (1985). Reproductive periodicity of *Holothuria scabra* Jaeger at Calatangan, Batangas, Philippines. *Asian Mar. Biol.* 2: 21-29.
- TANAKA, Y. (1958). Seasonal changes occurring in the gonad of *Stichopus japonicus*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido University*, 9: 29-36.
- TUWO, A. & C. CONAND. (1992). Reproductive biology of the holothurian *Holothuria forskali* (Echinodermata). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 72: 745-758.
- TUWO, A. & C. CONAND. (1996). Commercial holothurians in Southwest Sulawesi (preliminary observations). *Torani* 6 (2): 129-134.

## Paramètres de la reproduction asexuée et influence de la scission sur une population de l'holothurie *Holothuria atra* sur un récif frangeant de la Réunion (océan Indien)

par S. Jaquemet, V. Rousset & C. Conand<sup>1</sup>

### Introduction

*Holothuria atra* est l'une des holothuries les plus couramment rencontrées dans les zones intertidales de l'indopacifique tropical. L'étude de sa reproduction asexuée par scission transversale est un phénomène biologique qui a déjà été étudié, en particulier dans le sud de l'île de Taiwan (Chao & Chang, 1989; Chao *et al.*, 1994), sur les récifs de Nouvelle Calédonie (Conand, 1989) et sur la Grande Barrière en Australie (Harriot, 1982; Uthicke, 1994; Uthicke, 1997).

À la Réunion, on la trouve répartie sur l'ensemble du récif frangeant du complexe récifal de St Gilles/la Saline, où sa taille varie de 10 cm à 30 cm, et son poids est compris entre 10 g et 220 g. On la trouve sur un substrat composé de sable et de débris d'origine corallienne.

Chez *H. atra*, l'individu se coupe en deux parties (scission) à 45 % du corps à partir de la bouche (Conand & de Ridder, 1990; Conand, 1996). Il y a ensuite régénération de chacune des parties pour donner naissance à deux nouveaux individus identiques. Le phénomène concerne un pourcentage non négligeable d'individus de la population à la station d'étude de Planch'Alizés

(entre 11,4 % et 35 % d'après Boyer, Caillasson et Mairesse, 1995; Conand, 1996).

La présente étude a été réalisée par un échantillonnage biannuel sur un secteur d'une surface de 80 m<sup>2</sup> repéré par des plots permanents. Le but de cette étude est de suivre l'évolution de la population sur une période de quatre ans (novembre 93 à novembre 97) au niveau de différents paramètres (taux de scission et de régénération, densité de la population, taille des individus) afin de déterminer l'importance et les effets du phénomène de reproduction asexuée par scissiparité sur cette population.

On distingue deux grandes catégories d'individus, les normaux et ceux en cours de reproduction asexuée qui nous permettent de répartir les individus selon six classes différentes (Doty, 1977; Conand & de Ridder, 1990; Conand, 1996):

- les individus "N" (normaux): ne présentant aucun signe de reproduction asexuée,
- les individus "F" (fission): présentant des signes de division transversale (constriction à 45 % du corps à partir de la région antérieure),

- les individus "A" (antérieur): venant de se couper et ne possédant que la partie antérieure,
- les individus "P" (postérieur): venant de se couper et ne possédant que la partie postérieure,
- les individus "Ap" (Antérieur-postérieur): présentant des signes de régénération de la partie postérieure,
- les individus "Pa" (Postérieur-antérieur): présentant des signes de régénération de la partie antérieure.
- l'évolution de la densité de la population, en utilisant un test de variance pour déterminer s'il existe des fluctuations de la population au cours du temps;
- l'évolution des distributions des poids au cours des quatre années dans la catégorie d'individus normaux (N) pour observer l'influence de la scission sur la taille des individus à moyen terme. Pour cela les différents modes ont été déterminés par une analyse graphique des distributions de poids, selon la méthode des maxima successifs.

Une catégorie "S" regroupe tous les individus provenant de la scission (F, A, P, Ap, Pa).

Pour mettre en évidence l'influence de la reproduction asexuée sur cette population nous avons suivi:

- les taux de scission ( $S(\%) = [(A+P)/2T] * 100$ ) et de régénération ( $R(\%) = [(Ap+Pa)/2T] * 100$ ), commencée par Boyer *et al.*, 1995 et Conand, 1996 ; (A+P) correspond aux individus ayant subi une scission récente, (Ap+Pa) correspond aux individus en régénération et T au total d'individus échantillonnés;
- la saisonnalité du phénomène de reproduction asexuée en comparant les échantillonnages correspondant respectivement à l'été (novembre) et à l'hiver (juin) pour les individus venant de subir la reproduction asexuée (A+P) et ceux en régénération (Ap+Pa);

## Résultats

Les proportions des différentes classes d'individus échantillonnés ainsi que les moyennes et les écarts types ont été reportés dans le tableau 1

### Taux de scission, taux de régénération, saisonnalité de la scission

Les résultats obtenus sur le taux de scission  $S(\%)$  à partir des données du tableau 1 sont reportés sur la figure 1.

Le taux de scission moyen est de 3,7%, et l'écart-type est égal à 2,1. Les taux de scission ainsi calculées montrent deux périodes distinctes sur l'histogramme (figure 1). Une première période de novembre 93 à juin 95 où le taux est élevé (>3,7%) et une seconde de novembre 95 à novembre 97 où le taux est plus faible (<3,7%). Bien que le taux de juin 96 soit le plus faible (1,3%) de l'ensemble

Tableau 1 : Données générales du nombre d'individus, différents pourcentages, moyennes et écarts-types pour les individus normaux (N), venant de subir une scission récente (A+P), en régénération (Ap+Pa) en scission (F), du total d'individus (T) et des individus ayant un rapport avec la reproduction asexuée (S).

Dates	T	N	A+P	Ap+Pa	F	S
Nov-93	293	219 74,7%	37 12,6%	32 10,9%	1 0,3%	74 25,3%
Juin-94	362	276 76,2%	50 13,8%	23 6,4%	13 3,6%	86 23,8%
Nov-94	387	303 78,3%	25 6,5%	59 15,2%	0 0,0%	84 21,7%
Juin-95	433	372 85,9%	41 9,5%	19 4,4%	1 0,2%	61 14,1%
Nov-95	421	369 87,6%	18 4,3%	34 8,1%	0 0,0%	52 12,4%
Juin-96	393	373 94,9%	10 2,5%	10 2,5%	0 0,0%	20 5,1%
Nov-96	390	358 91,8%	15 3,8%	17 4,4%	0 0,0%	32 8,2%
Nov-97	376	326 86,7%	21 5,6%	28 7,4%	1 0,3%	50 13,3%
<b>Total</b>	<b>3,055</b>	<b>2596</b> 85,0%	<b>217</b> 7,1%	<b>222</b> 7,3%	<b>16</b> 0,5%	<b>459</b> 15,0%
<b>Moyenne</b>	<b>381,9</b>	<b>324,5</b>	<b>27,1</b>	<b>27,8</b>	<b>2,0</b>	<b>57,4</b>
<b>Écart-type</b>	<b>42,6</b>	<b>55,6</b>	<b>14,0</b>	<b>14,9</b>	<b>4,5</b>	<b>23,7</b>

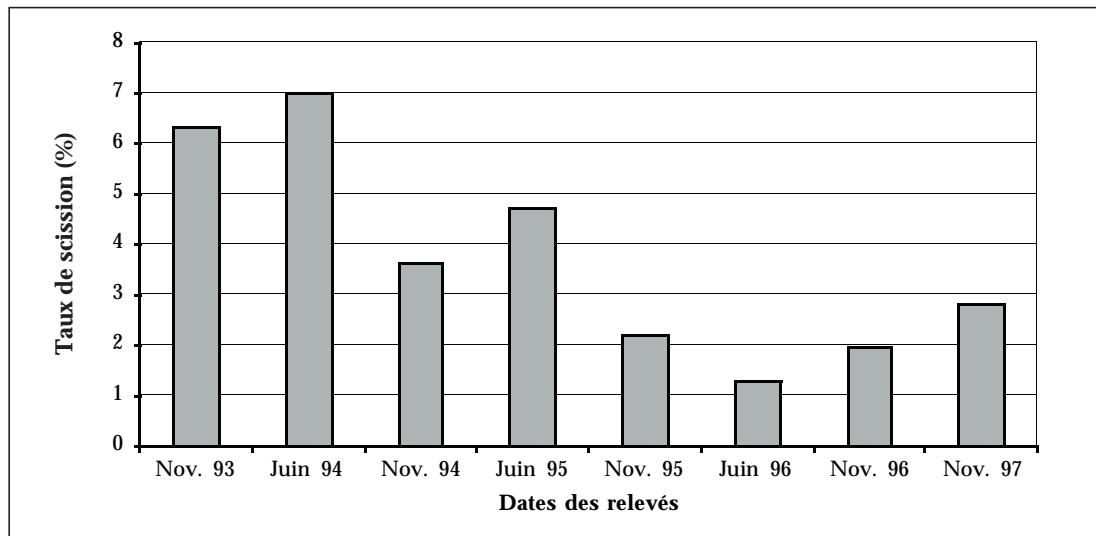


Figure 1 : Variations dans les taux de fission entre novembre 1993 et novembre 1997

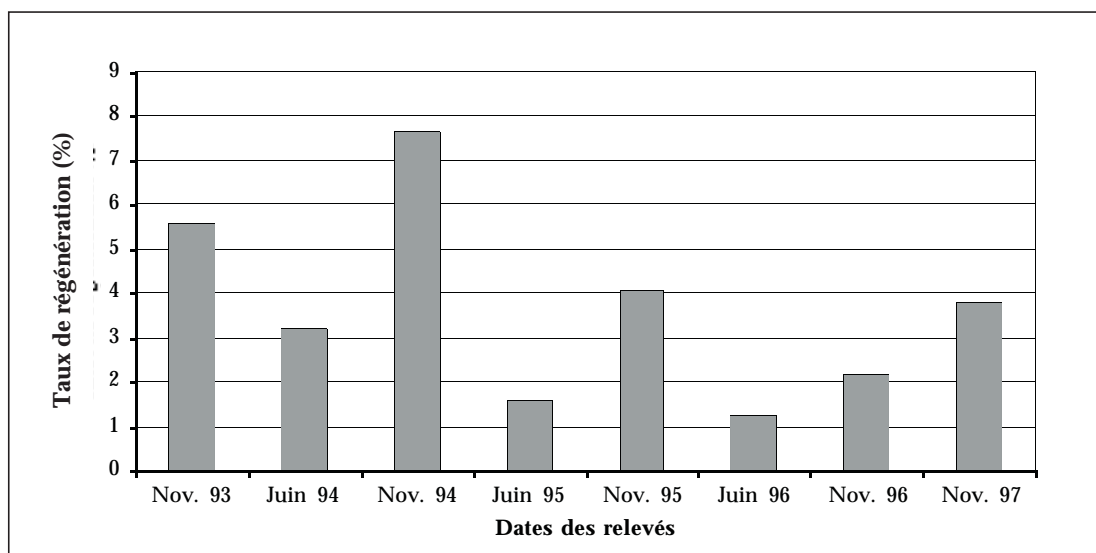


Figure 2 : Variations dans les taux de régénération entre novembre 1993 et novembre 1997

des relevés, on constate que la moyenne des taux de juin (4,3%) est supérieure à la moyenne des taux de novembre (3,3%). De plus, on observe qu'après la forte chute de juin 96, le taux croît de nouveau pour les relevés suivants. On peut penser qu'il y a eu un événement qui aurait influencé la scission à cette période.

Le calcul du taux de régénération  $R(\%)$  se fait selon le même principe que le taux de scission, en remplaçant les individus A et P (en scission) par les individus  $A_p$  et  $P_a$  (en régénération), (figure 2).

Le taux de régénération moyen est de 3,7%. Le taux de régénération moyen pour les mois de novembre (4,6%) est deux fois plus important que les taux moyen pour juin (2,21%).

Ces résultats sont l'inverse de ceux obtenus pour le taux de scission. Comme pour le taux de scission, la valeur du mois de juin 96 est la plus faible (1,27%).

La comparaison du taux de scission et du taux de régénération montre des valeurs égales à 3,7% pour les deux taux, ce qui permet d'envisager des périodes de scission et de régénération de même durée, et un taux de mortalité quasiment nul.

Les dates choisies pour les échantillonnages (novembre et juin), nous permettent d'étudier l'importance de la reproduction asexuée dans la population. En effet, il y a une alternance de relevés en saison chaude (novembre) et en saison froide (juin) excepté pour les années 1993 (début de l'étude en novembre 93) et 1997 (absence de relevé pour juin 97).

L'analyse de l'évolution des densités des individus venant de subir la scission et des individus en régénération (figure 3) montre pour les deux courbes (évolution de la densité des individus venant de subir une scission récente  $A+P$ , et les individus en régénération  $A_p+P_a$ ) une alternance de valeurs fortes et de valeurs plus

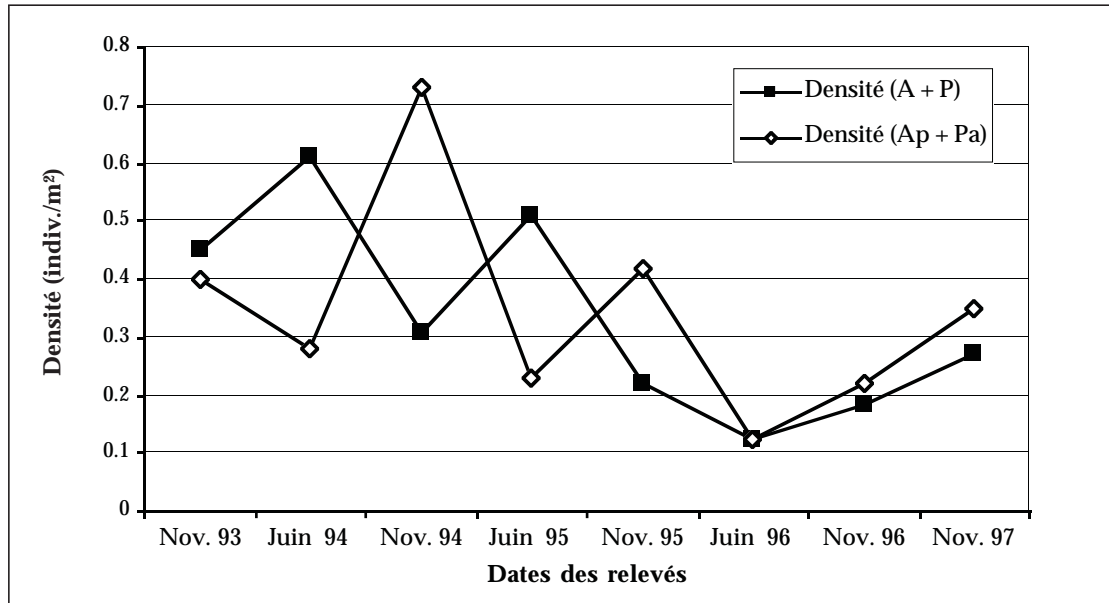


Figure 3 : Évolution de la densité des individus venant de subir une scission récente (A+P), et les individus en régénération (Ap+Pa)

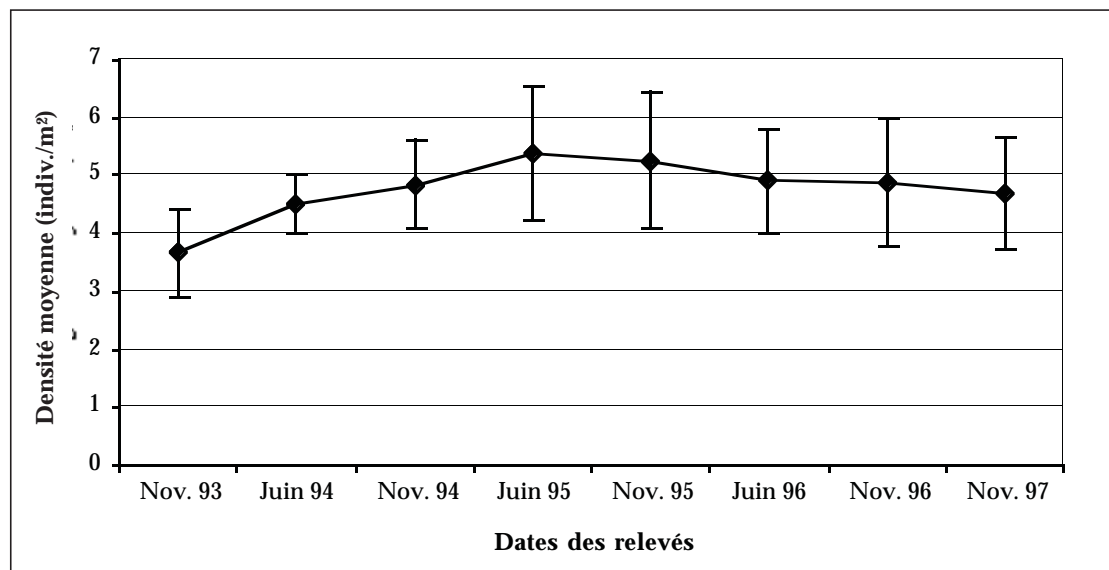


Figure 4 : Évolution des effectifs moyens ( $\pm$  écart-type) par relevés (Nov. 93 à Nov. 97)

faibles. La densité des individus en scission (A+P) est plus faible pour les mois de novembre (Nov. 93: 0,45; Nov. 94: 0,30; Nov. 95: 0,20) que pour les mois de juin (Juin 94: 0,65; Juin 95: 0,50).

Cette même densité pour les individus en régénération évolue selon une tendance inverse, à savoir des valeurs plus faibles pour les mois de juin (Juin 94: 0,30; Nov. 94: 0,75; Juin 95: 0,20; Nov. 95: 0,40); ceci laisse supposer une période d'environ six mois pour qu'il y ait régénération. Cette période de six mois est révélée sur la figure 3 par les décalages observés entre les points maximaux ou minimaux successifs. Pour les deux courbes, les valeurs obtenues pour le relevés de juin 96 sont les plus faibles de l'ensemble des relevés effectués (A+P: 0,10; Ap+Pa: 0,10). Enfin, l'analyse des trois derniers relevés montre une

forte différence avec l'allure générale de la première partie de la courbe à cause de la chute importante de densité pour les deux catégories d'individus étudiés en juin 96.

Le test de comparaison des moyennes pour les mois de juin et novembre des effectifs d'individus issus d'une scission récente (A+P) confirme que les moyennes des mois de juin sont significativement supérieures au seuil de 1% aux moyennes des mois de novembre.

### Évolution de la densité et des poids des individus

La figure 4 décrit l'évolution de la population d'*H. atra* au cours du temps dans l'ensemble des huit quadrats (80 m<sup>2</sup>) échantillonnés

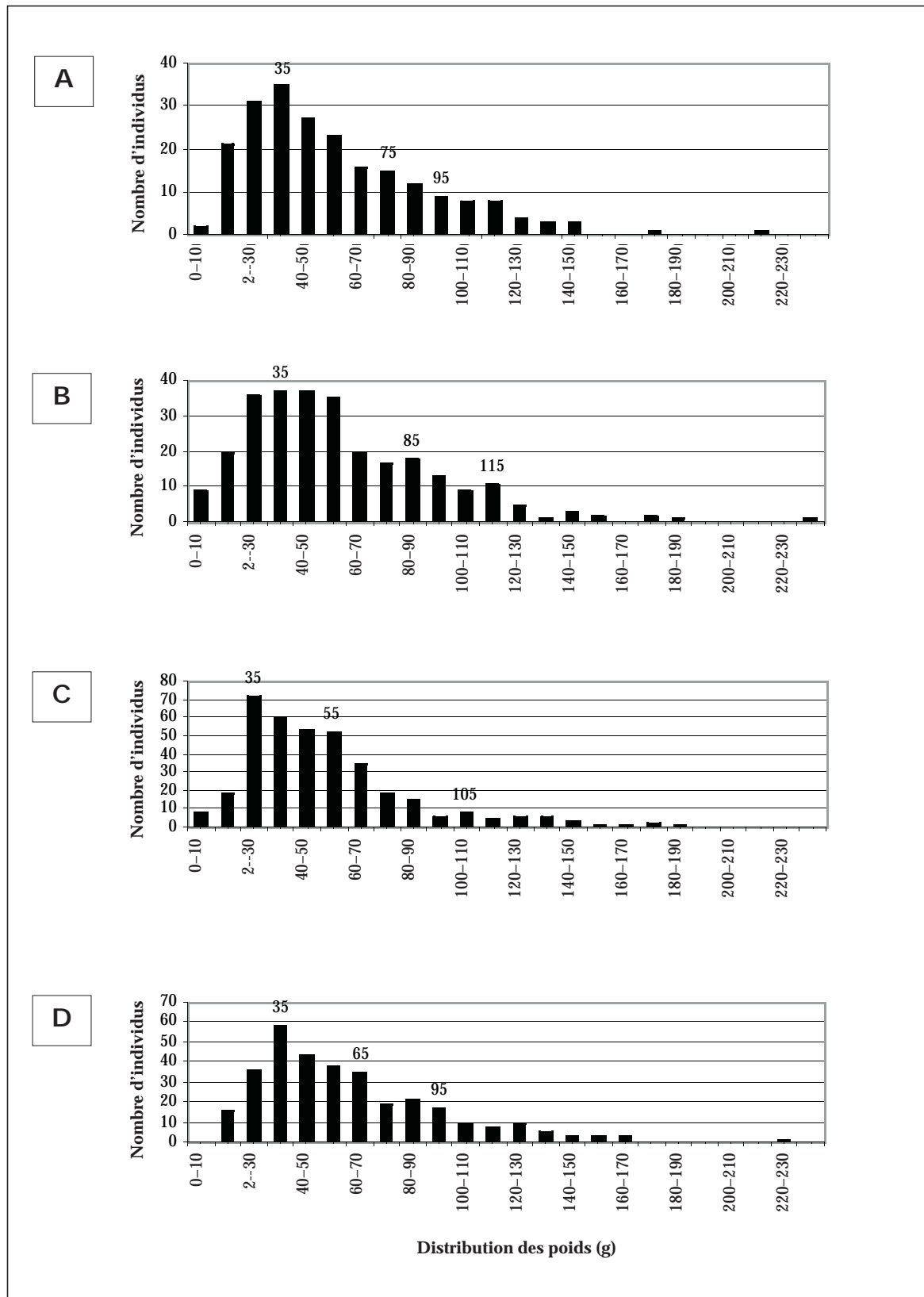


Figure 5 (A-D) : Évolution et valeurs des modes dans la distribution des poids des individus normaux pour les relevés de novembre 93 (A) et 97 (D) et juin 94 (B) et 95 (C)

La courbe traduit dans son ensemble une stabilité relative du nombre moyen d'individus dans la population d'holothuries. Cependant, deux tendances inverses se dégagent : dans la première partie (Nov. 93 à Juin 95), la population augmente de façon linéaire mais faiblement, après juin 95 elle décroît très légèrement jusqu'au mois de novembre 97.

La distribution des poids pour les individus normaux (N) est une distribution plurimodale, mais seuls les trois premiers modes sont pris en considération, car le nombre d'individus dans les classes de poids supérieures à 130 grammes est trop faible. Ces modes sont représentés sur la figure 5, pour suivre leur évolution au cours des quatre années d'études.

Les distributions de poids pour les individus normaux ont été reportés sur la figure 5, pour les relevés de novembre 93 et 97 et juin 94 et 95. Le premier mode pour l'ensemble des relevés (Nov. 93 à Nov. 97) varie entre 15 g et 35 g. Le deuxième mode déterminé varie entre 35 g et 85 g et le troisième mode varie entre 75 g et 115 g. On peut remarquer que les valeurs du premier mode sont très proches pour novembre 93 et novembre 97 (35 g). La différence entre les valeurs extrêmes pour le premier mode est de 20 g, celle du deuxième est de 40 g et pour le troisième 50 g. Ces différences montrent des variations certaines années dans les poids des individus, mais le suivi des modes sur l'ensemble de l'étude ne traduit pas d'évolution dans le sens d'un accroissement ou d'une diminution du poids des individus de la population puisque les valeurs du début de l'étude (Nov. 93) et de la fin de l'étude (Nov. 97) sont très proches respectivement 35 g, 75 g, 95 g pour novembre 93 et 35 g, 65 g, 95 g pour novembre 97.

## Discussion

### Taux de scission, taux de régénération et saisonnalité de la scission

Le taux de scission S(%) sur la période d'étude (Nov. 93 à Nov. 97), que nous avons calculé à partir des individus ayant subi une scission récente (A+P) est de 3,7%. Il est plus faible que celui calculé par Conand (1996), soit 4,5% sur la même population, mais sur une période d'un an (1994) avec des relevés mensuels. La différence peut s'expliquer en partie par le taux de scission extrêmement faible observé en juin 96 (1,3%). Le taux de régénération R(%) pour *H. atra* pour l'étude est de 3,7%; *H. atra* semble donc avoir un taux de mortalité quasiment nul (S(%)=R(%)) des individus en régénération. S'il n'existe quasiment pas de mortalité des individus venant de subir une scission, le pourcentage de clones dans la population est en augmentation puisque les individus issus de la scission peuvent à leur tour donner naissance à 2 individus identiques; ce qui peut entraîner à long terme une chute de la diversité génétique qui peut avoir des conséquences sur la conservation de l'espèce.

Une alternance des valeurs fortes et faibles des taux d'individus venant de subir une scission récente (A+P) et des individus en régénération (Ap+Pa) en fonction de la saison a été démontrée. La densité des individus

(A+P) est plus forte (test de comparaison de moyenne à 1% pour les mois de juin (saison froide), que pour les mois de novembre (saison chaude). Des résultats similaires ont été observés sur des périodes d'étude plus courtes en Nouvelle Calédonie (Conand & de Ridder, 1990), à Taiwan (Chao *et al.*, 1994) et à Great Palm Island GBR (Uthicke, 1997) sur la même espèce.

Bonham et Held (1963) suggèrent que la scission serait provoquée chez *H. atra* par des variations de température de l'eau, et Conand (1989) pense que l'heure d'émergence en Nouvelle-Calédonie, peut jouer un rôle important. Compte tenu de la situation des quadrats sur l'arrière récif et des caractéristiques des marées à la Réunion, on peut penser qu'il n'est jamais soumis à l'émergence. De plus, la courbe des températures de l'eau à la station, à des périodes proches de juin 96 n'indique rien d'anormal par rapport aux températures moyennes pour la saison. Le faible taux de juin 96 semble donc induit par d'autres facteurs. La salinité à ces périodes a également été étudiée et ses valeurs n'ont pas révélé d'anomalies. Uthicke (1997) avance l'hypothèse que le taux d'oxygène dans l'eau plus important en saison froide faciliterait la régénération des holothuries après la perte totale de l'arbre respiratoire chez *H. atra*. Une eutrophisation du milieu en juin 96 pourrait alors expliquer la "chute" du taux de scission, observée sur la figure 3. Cette hypothèse d'eutrophisation du milieu est d'ailleurs émise par Conand *et al.* (1997) pour *H. leucospilota* sur l'arrière récif de la Saline qui est soumis comme la station d'étude à une action anthropique importante.

### Évolution temporelle de la densité et du poids des individus

Les densités moyennes dans les quadrats sont comprises entre 3,1 indiv./m<sup>2</sup> et 6,35 indiv./m<sup>2</sup>. La moyenne est de 4,80 indiv./m<sup>2</sup> dans le secteur pour la période de quatre ans (Nov.93 à Nov.97), ce qui est relativement proche de la valeur calculée pour l'année 93-94 sur la même population par Conand (1996). Cette valeur moyenne de densité est environ 40 fois supérieure à la valeur observée pour la même espèce à Rib reef et environ 10 fois supérieure à la densité d'*H. atra* à Fantome Island (Uthicke, 1997). Contrairement aux résultats de Uthicke (1997), qui observe une plus forte densité dans les populations qui ont un taux de scission important (Rib reef: S(%)=9%, densité=10 indiv./100 m<sup>2</sup>; Fantome Island: S(%)=76%, densité=42 indiv./100 m<sup>2</sup>), à Planch'Alizés, malgré une très forte densité (4,8 indiv./m<sup>2</sup>), le taux de scission n'est que de 3,7%. La population semble avoir atteint sa densité optimale par rapport aux conditions biotiques et abiotiques du milieu (arrière récif de petite taille et sûrement disponibilité en nourriture réduite); ceci expliquerait le faible taux de scission qui ne permettrait que le maintien au niveau optimal de densité de l'espèce (Harriott, 1982; Conand & de Ridder, 1990; Chao *et al.*, 1993a; Chao *et al.*, 1994; Uthicke, 1997). Ceci est une hypothèse pour expliquer le faible taux de scission rencontré en juin 96, qui ne serait peut-être pas un "accident" mais une conséquence des fortes densités observées en juin et novembre 95, qui seraient supérieures à la densité optimale (Chao *et al.*, 1994) dans ces conditions de milieu pour l'espèce (densité <5 indiv./m<sup>2</sup>).

Globalement, sur une période de quatre ans, la reproduction asexuée n'entraînerait donc pas d'augmentation de la densité de la population.

Concernant l'évolution temporelle des poids, il existe des variations importantes des valeurs modales au cours d'une même année, mais rapporté à l'ensemble de l'étude elles montrent une relative stabilité. Les poids étant constants, il en est de même pour les tailles moyennes, la reproduction asexuée n'entraîne donc pas de diminution de la taille et du poids de l'ensemble des individus normaux de *H. atra*. Il est difficile de mettre en relation le poids et la taille avec l'âge des individus, car il n'existe pas de relation claire entre les différents modes. En effet, la détermination d'éventuelles cohortes d'âge n'est pas simple du fait de l'influence de la reproduction asexuée. Le poids des individus normaux, après régénération peut être faible, et donc influencer directement les valeurs modales, car il y a cessation d'alimentation et une dépense d'énergie accrue qui influencent négativement la croissance de l'organisme lors de la régénération (Chao *et al.*, 1994). D'autre part, les variations de répartition des modes dans les distributions de poids de deux relevés successifs peuvent s'expliquer par la disponibilité de nourriture et par l'influence d'autres facteurs modifiant les conditions du milieu (Chao *et al.*, 1994).

En conclusion, le phénomène de reproduction asexuée chez *H. atra*, à la Réunion, est saisonnier, avec un taux de scission plus important en saison froide. La durée de régénération est probablement d'environ cinq à six mois. La densité de la population et les poids moyens des individus restent relativement stables au cours de l'étude (4 ans), ce qui confirmerait l'hypothèse selon laquelle la reproduction asexuée permet le maintien d'une "densité-seuil" régulée par les conditions du milieu et la disponibilité en nourriture.

Une étude plus approfondie des facteurs environnementaux permettrait de mieux comprendre les causes extrinsèques qui déclenchent la scission, des mécanismes endocriniens pouvant aussi exister.

## Bibliographie

- BOYER, C., S. CAILLASSON & K. MAIRESSE. (1995). Reproduction asexuée chez *Holothuria atra* d'un récif de l'île de la Réunion, Océan Indien. La Bêche de mer Bulletin d'information de la CPS. 7: 7-9.
- CHAO, S.-M. & K.H. CHANG. (1989) The shallow-water holothurians (Echinodermata: Holothuridea) of southern Taiwan. Bull. Inst. Zool., Acad. Sin. 28: 107-137.
- CHAO, S.-M., C.-P. CHEN & P.S. ALEXANDER. (1994) Reproduction and growth of *Holothuria atra* (Echinodermata: Holothuridea) at two contrasting sites in southern Taiwan. Mar. Biol. 119: 565-570.
- CONAND, C. (1989) Les holothuries aspidochirotes du lagon de Nouvelle-Calédonie: biologie, écologie et exploitation. Etudes et thèses ORSTOM, Paris, 393 p.
- CONAND, C. (1996) Asexual reproduction by fission in *Holothuria atra*: Variability of some parameters in population from the tropical Indo-Pacific. Oceanologica acta 19, 3: 209-216.
- CONAND, C. & C. DE RIDDER. (1990). Reproduction asexuée par scission chez *Holothuria atra* (Holothuridea) dans des populations de platiers récifaux: 71-76. In : Echinoderm Research. De Ridder *et al.* (Eds). Balkema, Rotterdam: 343 p.
- CONAND, C., C. MOREL & R. MUSSARD. (1997). Une nouvelle observation de reproduction asexuée chez les holothuries : scission dans des populations de *Holothuria leucospilota* à La Réunion, Océan Indien. La Bêche de mer, Bulletin d'information de la CPS 9: 5-11.
- DOTY, J.E. (1977). Fission in *Holothuria atra* and holothurian population growth. M.Sc. Thesis, University of Guam: 54 p.
- HARRIOT, V.J. (1982). Sexual and asexual reproduction of *Holothuria atra* Jaeger at Heron Island reef, great barrier reef. Australian Museum Memoir, 16: 53-66.
- UTHICKE, S. (1994). Distribution patterns and growth of two reef flat holothurian *Holothuria atra* and *Stichopus chloronotus*. In: David D, Guille A, Feral JP, Roux M (eds) Echinoderms through time. Proceeding of the Eighth International Echinoderm Conference. A.A. Balkema, Rotterdam.
- UTHICKE, S. (1997) The seasonality of asexual reproduction in *Holothuria atra*, *Holothuria eludis* and *Stichopus chloronotus*. (Holothuridea: Aspidochirotida) on the Great Barrier Reef. Mar. Biol. 129: 435-441.

