

Reproduction asexuée dans une population de *Holothuria difficilis* (Echinodermata: Holothuroidea) à La Réunion

Philippe Bourjon¹ et Thomas Desvignes²

Résumé

La reproduction asexuée chez *Holothuria difficilis* a été suivie de mai 2016 à mai 2017 dans le récif de Saint-Gilles-La Saline à La Réunion. La population étudiée a une densité très faible (0,12 ind. m⁻² sur l'ensemble de l'étude, avec un maximum à 0,19 ind. m⁻²), comparée à celles qui ont été documentées ailleurs. Sa distribution éparse est une autre particularité de cette population, l'espèce étant caractérisée par des agrégations à forte densité. La reproduction asexuée au sein de cette population se produit toute l'année, mais un pic a été observé dans la période de transition entre l'été et l'hiver austral. Le pourcentage moyen de produits de scission dans la population est de 19,32%, avec des maxima dépassant de peu 40%. Ces valeurs sont faibles par rapport à celles relevées ailleurs chez cette espèce.

Introduction

De nombreuses espèces d'échinodermes peuvent se reproduire par voies sexuée et asexuée par scission ou fragmentation (Mladenov, 1996). L'holothurie *Holothuria (Platyperona) difficilis* Semper, 1868 fait partie de ces espèces. Après une première observation de scission transversale sur des spécimens préservés faite par Benham (1912), une description détaillée du processus de régénération chez cette espèce fut proposée par Deichmann (1922) à partir du même type de matériel.

Holothuria difficilis est une holothurie de petite taille. Sa longueur maximum chez un individu contracté est de 4 à 5 cm (Lawrence, 1980; Lee *et al.*, 2009) et de 12 cm chez un individu non contracté (Rowe, 1969; Samyn *et al.* 2006). L'espèce est largement répandue dans le bassin Indo-Pacifique et présente une distribution irrégulière composée d'importantes concentrations locales. Elle se trouve le plus souvent à faible profondeur sur les platiers des récifs coralliens (Rowe & Doty, 1977; Kerr, 1994; Conand et Mangion, 2003), ou à proximité du rivage en zone intertidale (Lee *et al.*, 2009).

La biologie de la reproduction de cette espèce est peu connue. La seule étude consacrée à la reproduction asexuée chez *H. difficilis*, menée à One Tree Island (OTI) sur la Grande Barrière de corail (Australie), montre que ce mode de reproduction a lieu toute l'année, avec un pic en début d'hiver austral (Lee *et al.*, 2009). L'objectif du présent article est de documenter la saisonnalité de la reproduction

asexuée dans une population de *H. difficilis* d'un récif de La Réunion.

Matériels et méthodes

Les observations ont été faites sur la côte ouest de l'île de La Réunion (21°07'S, 55°32'E), située dans le sud-ouest de l'océan Indien à environ 680 km à l'est de Madagascar, dans le récif frangeant de Saint-Gilles-La Saline (Fig. 1A). Ce récif, d'une longueur de 7,6 km, d'une largeur maximale d'environ 500 m et d'une profondeur moyenne inférieure à 1,5 m, est séparé en deux parties par la Passe de l'Ermitage. Le site choisi pour l'étude, localisé dans la partie sud du récif, est situé à environ 80 m du front récifal et 425 m du rivage (21°5'45.47''S and 55°13'48.72''E; 21°5'44.68''S and 55°13'47.64''E) (Fig. 1B). Sa profondeur est de 0,3 à 0,8 m en fonction de la marée. Il est caractérisé par un substrat sablo-détritique occupé par quelques massifs de corail dégradé et de nombreux débris coralliens en forme de dalle (Fig. 1C). Il subit des houles d'alizés toute l'année avec un renforcement pendant l'hiver austral (de mai à octobre) et des épisodes de houles australes parfois violents (Tourand *et al.*, 2013). Ce récif est inscrit dans le périmètre de l'aire marine protégée « Réserve Naturelle Marine de La Réunion » (GIP-RNMR), le site d'étude est en zone de protection renforcée de niveau 2a.

La mesure des tailles a été préférée à celle des poids malgré la contractilité des holothuries : en effet, d'une part l'hydrodynamisme du site rendait les pesées sur place impraticables, d'autre part une

¹ Les Sentinelles du Récif, réseau d'observateurs volontaires de la Réserve Nationale Naturelle Marine de La Réunion (GIP-RNMR) France.

² Institute of Neuroscience, University of Oregon, 97401-1254 OR, Eugene, USA. Email: desvignes@uoneuro.uoregon.edu

* Auteur correspondant : seizhavel@wanadoo.fr

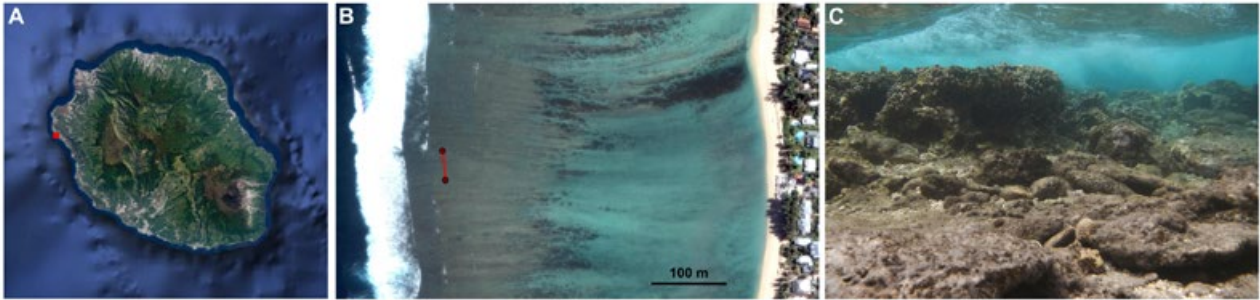


Figure 1. A) L'île de La Réunion (le point rouge situe le récif de Saint Gilles-La Saline). B) Site d'étude et localisation du transect (ligne rouge) près du front récifal. C) Habitat typique de *Holothuria difficilis* dans le récif de Saint-Gilles-La Saline (La Réunion). Cet habitat est caractérisé par la présence de blocs de corail mort en forme de dalle éparpillés sur un substrat sablo-détritique, et par un fort hydrodynamisme.

collecte des individus observés, en vue d'une pesée sur le rivage puis d'un remplacement sur le site, n'était pas envisageable.

Un transect de 40 m x 5 m (200 m²) parallèle au front récifal a été matérialisé sur un site où des agrégations de *H. difficilis* avaient été observées auparavant. Il a été suivi une fois par mois en fin de matinée du 15 mai 2016 au 15 mai 2017. Les observations ont été faites en plongée libre [snorkeling]. Tous les individus observés sur le transect ont été mesurés puis photographiés *in situ*. Les caractéristiques morphologiques suivantes ont ensuite été relevées : 1) état de l'individu : individu « complet » [whole individual] (W), ou produit de scission [regenerating individual] (R), et 2) état de contraction défini par l'aspect du corps : non contracté (nc) ou contracté (c). Chez les individus issus de scission les caractéristiques suivantes ont aussi été notées : 1) nature de la partie issue de la scission quand elle était déterminable : partie antérieure régénérant une partie postérieure [anterior part] (AP), partie postérieure régénérant une partie antérieure [posterior part] (PP), ou individus chez lesquels l'axe antéro-postérieur n'a pas pu être déterminé (P ?), et 2) mesure de la longueur de la partie en régénération.

Tous les produits de scission observés avaient commencé à régénérer leur partie manquante. Tous les individus observés étaient cachés sous des débris

coralliens qui ont été retournés avec précaution et replacés après observation. Aucun individu n'a été prélevé.

Les W (Fig. 2A) et les R (Fig. 2B) sont aisément différenciables grâce à la couleur jaune orange de la partie en régénération, qui contraste avec le brun foncé uniforme des W. Ils sont aussi faciles à différencier des juvéniles, qui sont orangé à jaune-vert plus ou moins clair et uniforme (Fig. 2C).

Par ailleurs, des parcours aléatoires de deux heures chacun allant du rivage aux brisants ont été effectués une fois par mois par deux observateurs dans six sites différents (trois au nord de la Passe de l'Ermitage et trois au sud), pour permettre des estimations de densité et de distribution de l'espèce, ainsi que sur la possible présence d'individus en régénération.

Résultats

La très faible densité de *H. difficilis* dans le récif de Saint-Gilles-La Saline, atypique pour l'espèce, limite l'analyse quantitative des mesures faites sur le transect puisque sur 13 échantillonnages seuls 5 ont permis l'observation de 30 individus ou plus (mai 2016 et février-mars-avril-mai 2017). D'autre part, il a été impossible d'estimer le nombre d'individus recomptés pendant les échantillonnages



Figure 2. A) Individu complet, ≈3.5 cm. B) Produit de scission régénérant une partie antérieure (PP), ≈2 cm. C) Juvénile, ≈1.75 cm. Les barres d'échelle correspondent à 1 cm.

successifs, mais les fortes variations de la densité des W, et dans une moindre mesure de celle des R, permettent de supposer que ce biais reste mineur. Il n'a pas été non plus possible d'estimer les taux de recrutement, d'émigration et d'immigration sur le transect, ni le taux de mortalité puisque l'effectif de la population n'est pas resté constant.

Structure de la population

Tailles

L'étude a permis de mesurer 326 individus, dont 263 W et 63 R. 86,8% étaient contractés (n=283), et 13,2% étaient non contractés (n=43). La prévalence dans l'échantillon des individus contractés est probablement due au stress lié au retournement des blocs sous lesquels les individus se cachaient, qui les exposait à la lumière et au courant. Les petits et les grands individus étaient minoritaires : 4,91 %

des individus avaient une taille inférieure à 2.0 cm (n = 16) et 9,20 % avaient une taille supérieure à 5.0 cm (n = 30) (Fig. 3A).

Les W avaient une taille médiane de 3,3 cm, celle des R était de 3,0 cm (Fig. 3A-B). Les R, quelle que soit la partie en régénération (i.e. AP, PP et P ?), étaient significativement plus petits que les W mais étaient de tailles similaires entre eux (Fig. 3B). Parmi les W, comme parmi les R, les individus contractés étaient significativement plus petits que les individus non contractés (Fig. 3C). La contraction affecte donc la mesure de la taille de l'individu. Par conséquent, l'inclusion des mesures des individus contractés induit un biais dans l'estimation de la taille moyenne des individus de la population. La taille moyenne des individus non contractés dans la population totale était de $4,61 \pm 1.42$ cm (n = 43), celle des W-nc était de $5,13 \pm 1.43$ cm (n = 29) et celle des R-nc était de $3,59 \pm 0.75$ cm (n=14) (Fig. 3C).

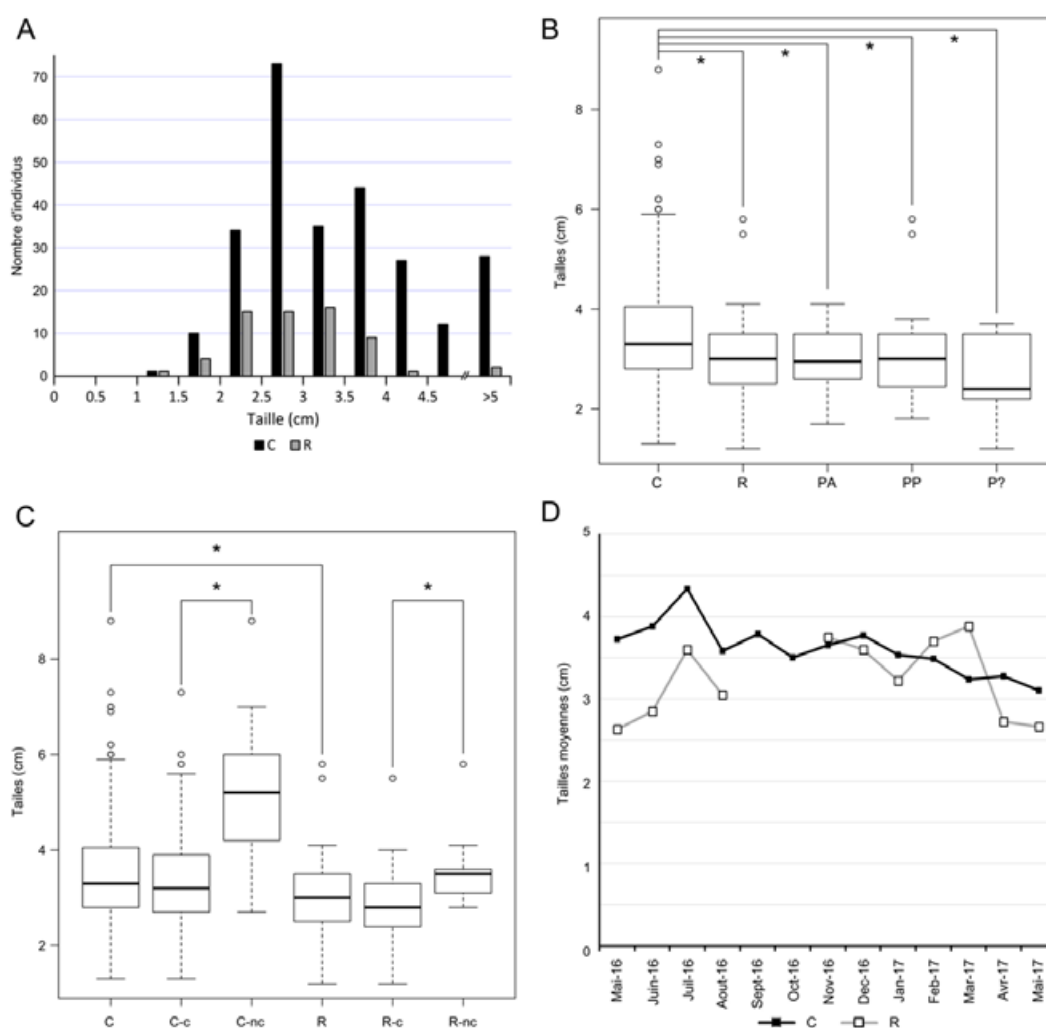


Figure 3. A) Distribution des fréquences de taille des individus complets (C, colonnes noires) et des produits de scission (R, colonnes grises) sur le transect durant les 13 mois de l'étude. B) Les produits de scission (R, PA, PP, et P?) sont significativement plus petits que les individus complets (C). C) Etat de contraction (c = contracté, nc = non contracté). D) Variations des tailles moyennes pendant la durée de l'étude. Aucune donnée n'est disponible pour les R en septembre et octobre 2016 (aucun individu n'a été observé). * indique une différence significative ($p < 0,05$).

La taille moyenne de tous les individus observés pendant la période d'étude était de $3,51 \pm 1,07$ cm, avec une médiane à 3,2 cm, un maximum en juillet 2016 ($4,27 \pm 1,66$ cm, $n = 11$) et un minimum en mai 2017 ($2,98 \pm 1,07$ cm, $n = 32$) (Fig. 3D).

Il n'a été observé que cinq juvéniles durant les parcours aléatoires, et aucun sur le transect. La taille de ces individus était inférieure à 2 cm.

Densités

La densité moyenne de la population étudiée a subi de fortes fluctuations au cours de l'étude (Fig. 4A). Elle était en moyenne de $0,12$ ind. m^{-2} ($n = 326$) sur 13 mois avec un maximum observé en mai 2016 ($0,19$ ind. m^{-2} , $n = 39$) et un minimum en juillet 2016 ($0,06$ ind. m^{-2} , $n = 11$). Elle a connu un autre pic en septembre 2016 ($0,13$ ind. m^{-2} , $n = 26$), succédant à une diminution brutale de mai à juillet et précédant une nouvelle diminution jusqu'en novembre. Une augmentation régulière de cette densité de décembre 2016 à avril 2017 a été observée, elle était en avril de $0,18$ ind. m^{-2} ($n = 36$). La densité moyenne des W sur la durée de l'étude était de $0,1$ ind. m^{-2} ($n = 263$) et celle des R était de $0,02$ ind. m^{-2} ($n = 63$) (Fig. 4A).

Les estimations qualitatives faites durant les parcours aléatoires suggéraient que *H. difficilis* était présente à de très faibles densités dans la plupart des zones du platier proches du front récifal. En

dehors de rares zones d'un ou deux mètres carrés où les densités étaient plus fortes (de l'ordre de 5 ind. m^{-2}), tous les individus observés étaient isolés, souvent à plus de 20 m les uns des autres.

Reproduction asexuée

Aucun individu en cours de scission, de cicatrisation ou en phase de régénération des organes internes (i.e. sans partie en régénération visible) n'a été observé sur le transect ni durant les parcours aléatoires. Le pourcentage moyen des R était de $19,32\%$ de la population étudiée, avec des taux supérieurs à 20% en mai, juin et novembre 2016 ($41,02\%$, $42,85\%$ et $26,66\%$ respectivement) (Fig. 4B), et en avril et mai 2017 ($22,22\%$ et $28,12\%$, respectivement). En septembre et octobre 2017, aucun R n'a été observé sur le transect (Fig. 4A-B), bien que trois R aient été observés en parcours aléatoire. Parmi les R, on a dénombré 32 PP, 26 AP et cinq individus chez lesquels l'axe antéro-postérieur n'a pas pu être déterminé. La partie originelle représentait en moyenne $77,65 \pm 12,23\%$ de la longueur du corps chez les R ($77,54\% \pm 14,72\%$ chez les R-nc, $n = 14$) (Fig. 4C). La partie originelle des PP était en moyenne de $76,82\% \pm 14,53\%$ de la longueur du corps ($78,14 \pm 20,08\%$ chez les PP-nc, $n=6$), celle des AP était de $79,60 \pm 9,22\%$ ($78,63 \pm 12,28\%$ chez les AP-nc, $n = 8$) (Fig. 4C). La taille de la partie originelle était en moyenne de $2,57 \pm 0,41$ cm chez les AP-nc ($n = 8$) et de $3,03 \pm 1,28$ cm chez les PP-nc ($n = 6$).

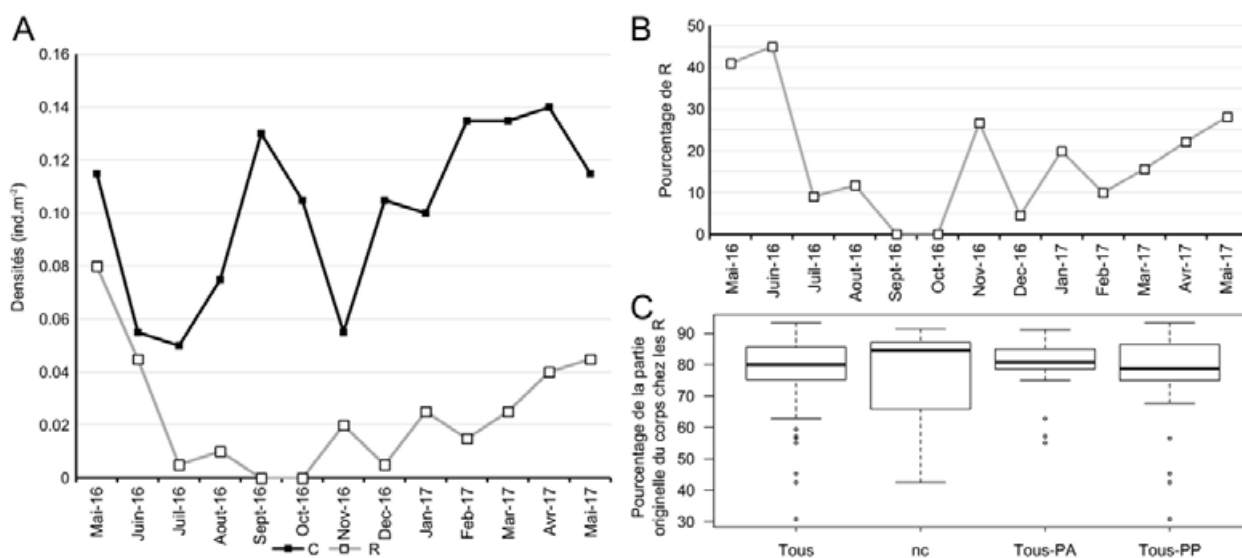


Figure 4. A) Distribution de la densité moyenne (individus par m^2) des individus complets (C, ligne noire) et des produits de scission (R, ligne grise) sur le transect. B) Distribution du pourcentage des R dans la population. C) Pourcentages de la partie originelle dans la longueur du corps chez les R.

Discussion

Structure de la population

Taille

La taille moyenne des individus de la population échantillonnée ($3,51 \pm 0,7$ cm) a peu évolué pendant la durée de l'étude. Elle était de $4,61 \text{ cm} \pm 1,42 \text{ cm}$ ($n = 43$) chez les individus non contractés, ce qui est proche de la taille moyenne de 4 cm estimée à Enewetak Atoll par Bakus (1968), et de la taille maximale relevée par Lawrence (1980) dans d'autres populations du même atoll (4 cm contracté). En revanche, la distribution des tailles entre La Réunion et OTI est très différente. Lee *et al.* (2009) observent à OTI une population dominée par des individus d'une taille inférieure à 2 cm et composée majoritairement d'individus issus de scission, alors qu'à La Réunion plus de 95% des individus mesurés ont une taille supérieure à 2 cm dans une population constituée de moins d'un cinquième d'individus issus de scission. De plus, Lee *et al.* (2009) estiment à 5 cm la longueur maximale des individus à OTI. Dans la population étudiée à La Réunion les individus dont la taille est supérieure à 5 cm représentent 9,20% de la population ($n = 30$) et les tailles maximales mesurées sont 8,8 cm (nc) sur le transect et 10,9 cm (nc) en parcours aléatoire. Ces différences de distribution de tailles peuvent être liées aux faibles pourcentages de produits de scission observés à La Réunion comparés à ceux qui ont été documentés à OTI, ou à un recrutement sexué vraisemblablement limité. Nous n'avons en effet observé que 11 W sur 263 (4,18%) dont la taille soit inférieure ou égale à 2 cm, ce qui suggère que le recrutement issu de la reproduction sexuée est faible ou que le taux de mortalité des larves et/ou des juvéniles est élevé. Ces deux

hypothèses sont soutenues par le fait qu'il n'a été observé que 5 juvéniles en parcours aléatoire pendant les 13 mois de l'étude.

Chez les R contractés, la partie en régénération n'était que peu ou pas du tout contractée, cette particularité étant probablement liée au faible diamètre des muscles longitudinaux en régénération par rapport au diamètre de ceux de la partie originelle (Conand *et al.*, 1997).

Habitat et densité

L'habitat privilégié par *H. difficilis* à La Réunion est identique à celui qui a été majoritairement documenté ailleurs : sur des platiers semi-exposés ou exposés (Conand et Mangion, 2003; Lee *et al.*, 2009; Kerr, 2014; Lawrence, 1980) et près des fronts récifaux (Rowe and Doty, 1977; Kerr, 1994), ces habitats étant caractérisés par une très faible profondeur et un hydrodynamisme important. La distribution spatiale éparse de l'espèce dans le récif de Saint Gilles-La Saline est en revanche différente de la distribution en zones de forte densité documentée ailleurs.

La densité de la population étudiée dans le récif de Saint Gilles-La Saline (0,12 ind. m⁻²) est la plus faible de celles qui ont été documentées (Tableau 1). On estime que les fortes densités relevées chez certaines holothuries tropicales sont liées à la reproduction asexuée, qui serait susceptible de maintenir – et parfois d'augmenter – la densité des populations (Emson & Mladenov, 1987; Chao *et al.*, 1993, 1994; Conand, 1996; Uthicke, 1997, 2001; Conand *et al.*, 1998, 2002; Uthicke & Conand, 2005; Lee *et al.*, 2009; Pirog *et al.*, 2017). Nos observations suggèrent qu'à La Réunion la population pourrait se maintenir, bien qu'à très faible densité, grâce à la reproduction

Tableau 1. Densités documentées chez *Holothuria difficilis* avec les localités, la durée de l'échantillonnage et les références bibliographiques

Localité	Durée	Densité estimée	Référence
Atoll Enewetak, Îles Marshall	1 mois	1.4 à 32 ind. 900 cm ⁻² . Maximum 130 ind. m ⁻² le jour et 200 ind. m ⁻² la nuit	Bakus 1968
Atoll Enewetak, Îles Marshall	nd	324 ind. m ⁻²	Lawrence 1980
Kosrae, Îles Carolines	3 mois	572 ind. 100 m ⁻² (abondance)	Kerr 1994
Île One Tree, GBA, Australie	Octobre 2006 (durée nd)	102 ind. m ⁻²	Lee <i>et al.</i> 2009
Île Fantome, GBA, Australie	nd	247 ind. m ⁻²	Uthicke obs. pers., cité dans Lee <i>et al.</i> 2009
La Réunion	13 mois (une fois par mois)	0.12 ind. m ⁻²	Cette étude

asexuée puisque 1) son pic de mai 2016 est lié à la plus forte densité des R sur toute la durée de l'étude (0,08 ind. m⁻², n = 16), 2) son pic de septembre 2016 pourrait être lié à la croissance de R observés en mai 2016 (il est concomitant à un pic de densité chez les W et à une absence des R), 3) son pic d'avril 2017 est lié à l'augmentation de la densité dans les deux populations depuis janvier. De plus, la similitude des densités en mai 2016 (0,19 ind. m⁻², n = 39) et avril 2017 (0,18 ind. m⁻², n = 36), soit pendant les périodes de fortes densités des R, suggère que la densité globale se maintient sur un cycle d'un an grâce à la reproduction asexuée, dont l'apport pourrait donc compenser la mortalité et l'émigration dans cette population.

Reproduction asexuée

Les produits de scission représentent 19,32% de la population étudiée sur 13 mois avec deux pics à plus de 40%. Deichmann (1922) en décompte 68,29% sur les 123 individus échantillonnés sous le synonyme *Actinopyga parvula*, et Lee *et al.* (2009, Figure 3A) en comptent plus de 30% dans 9 échantillonnages sur 10 répartis sur 20 mois, avec des pics à plus de 60%. Les pourcentages de produits de scission relevés dans la population étudiée à La Réunion semblent donc faibles pour l'espèce.

Saisonnalité

La présence régulière d'individus en régénération, observée sur le transect ou en parcours aléatoire pendant toute la durée de l'étude, suggère que la reproduction asexuée chez *H. difficilis* a lieu toute l'année dans le récif de Saint Gilles-La Saline. Cependant, les pourcentages mensuels de produits de scission supérieurs à 20% de la population évoquent deux périodes de plus forte intensité de ce mode de reproduction. La première, en mai et juin, constitue un pic, la seconde se situe en novembre mais la faible taille de l'échantillon de ce mois (11 W et 4 R) limite l'interprétation de ces données. La reproduction asexuée chez *H. difficilis* à OTI a lieu, elle aussi, toute l'année avec un pic de présence des individus issus de scission en mai, mais à la différence de la population étudiée à La Réunion le pourcentage des individus issus de scission est supérieur à 50% de mai à septembre, soit pendant tout l'hiver austral. Toutefois les pics de présence d'individus ayant commencé à régénérer leur partie manquante ne témoignent qu'indirectement de la période des pics de scission (Dolmatov, 2014), puisque la régénération des organes internes est antérieure à l'apparition d'un segment en régénération. La durée de la régénération des organes internes chez *H. difficilis* n'est pas connue. Elle est comprise entre un et deux mois après scission induite chez de nombreuses espèces (Kille, 1942; Uthicke, 1997; Purwati *et al.*, 2009; Dolmatov

et al., 2012), bien qu'elle puisse aller au-delà pour d'autres espèces (Reichenbach & Holloway, 1995). Il est donc probable que les pics de scission soient antérieurs au mois de mai à La Réunion comme à OTI (où les individus observés présentaient eux aussi divers stades de régénération de leur partie manquante), et se situent en fin d'été austral. Les latitudes des deux îles dans l'hémisphère sud étant similaires, il est possible que des facteurs abiotiques favorisant la reproduction asexuée tels que les variations saisonnières de la photopériode (Mladenov, 1996; Conand *et al.*, 2002) ou les températures océaniques de surface, qui atteignent leurs valeurs maximales à cette période (Donguy and Meyers, 1996; Conand *et al.*, 2007), soient déterminants pour les deux populations.

Taux de survie des AP/PP

La faible différence dans le nombre des individus AP et PP observés (44,8% et 55,2%, respectivement) suggère un taux de survie relativement équilibré des parties, ce qui est en accord avec la composition de l'échantillon de Deichmann (1922), dans lequel on trouve 48,8% d'AP et de 51,2% de PP. Des taux de survie similaires se rencontrent généralement chez les espèces dont le site de scission avoisine le milieu du corps, comme *Stichopus chloronotus* (Conand *et al.*, 1998, 2002), *Holothuria atra* (Conand, 1996; Thorne & Byrne, 2013) malgré des différences régionales (Uthicke, 2001), ou *H. parvula* (Emson & Mladenov, 1987), alors que dans d'autres espèces la partie postérieure connaît un taux de survie plus élevé (see for review Thorne & Byrne, 2013).

Site de scission

L'emplacement auquel a lieu la scission sur le corps semble être spécifique à chaque espèce (Purwati, 2004 ; Dolmatov, 2014), mais il n'a pas été documenté chez *H. difficilis*. Bien que ni scission en cours, ni individus en cours de cicatrisation n'aient pu être observés durant l'étude, nos résultats permettent de supposer que la scission chez cette espèce pourrait se produire à proximité du milieu du corps. En se basant sur la taille moyenne de la partie originelle chez les individus AP-nc et PP-nc, dont les tailles ne sont pas modifiées par une contraction (2.57 ± 0.41 cm et 3.03 ± 1.28 cm respectivement), la taille moyenne des individus non contractés avant scission pourrait être de 5.60 ± 1.69 cm (ce qui serait en accord avec l'hypothèse de Lee *et al.* (2009), qui suggèrent que la scission ne pourrait se produire qu'à partir d'une taille de 4 à 5 cm dans l'espèce). Cette taille placerait le site de scission à 46% du corps en partant de la bouche. Ce site de scission proche du milieu du corps se rencontre dans la majorité des espèces chez lesquelles cette question a été documentée (voir Dolmatov, 2014, Tableau 1).

Conclusion

La présente étude est la seconde à documenter la reproduction asexuée de *H. difficilis*, espèce dont la biologie est peu connue. Elle a montré des similitudes avec la première étude effectuée dans le Pacifique (Lee *et al.*, 2009), notamment au sujet de l'habitat privilégié de l'espèce et de la période du pic de reproduction asexuée. Notre étude a aussi mis en évidence des différences, notamment en ce qui concerne la distribution des fréquences de taille des individus. La population étudiée à La Réunion présente de plus deux différences frappantes avec toutes les études précédentes : une répartition dispersée sans agrégations et des densités très faibles, sans commune mesure avec celles qui ont été documentées pour cette espèce.

Remerciements

Nous remercions Chantal Conand (Université de La Réunion) et François Michonneau (Florida Museum of Natural History, FLMNH) pour leurs encouragements à mener cette étude, et Chantal Conand pour ses remarques sur le manuscrit. Nous remercions également Jean-Pascal Quod (ARVAM) pour son aide dans la géolocalisation du transect et pour la création de la figure 2B, ainsi qu'Elisabeth Morcel (Les Sentinelles du Récif, RNMR) pour son assistance efficace sur le terrain.

Bibliographie

- Aboutoïhi L., Saindou K. and Salaün P. 2010. La pêche à pied à Mayotte: la pratique des pêches à Mayotte. Mission d'étude pour la création d'un parc naturel marin à Mayotte, Agence des aires marines protégées. 32 p.
- Andréfouet S., Chagnaud N. and Kranenburg C.J. 2009. Atlas of Western Indian Ocean coral reefs. Nouvelle-Calédonie: Centre IRD-Nouméa. 157 p.
- Conand C. 2008. Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in Africa and Indian Ocean. p. 153–205. In: Toral-Granda V., Lovatelli A., Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers. A global review on fishery and trade. FAO Fisheries Technical Paper No. 516. Rome: FAO.
- Conand C. 2006. Harvest and trade: Utilization of sea cucumbers; sea cucumber fisheries; current international trade; illegal, unreported and unregulated trade; by-catch; socio-economic characteristics of the trade in sea cucumbers. p. 51–73. In: Bruckner A.W. (ed). The Proceedings of the CITES workshop on the conservation of sea cucumbers in the families Holothuriidae and Stichopodidae. USA: NOAA Technical Memorandum NMFS-OPR-34.
- Conand C. 2004. Present status of world sea cucumber resources and utilisation, an international overview. p. 13–23. In: Lovatelli A., Conand C., Purcell S., Uthicke S., Hamel J-F. and Mercier A. (eds). Advances in sea cucumber aquaculture and management. FAO Fisheries Technical Paper (463).
- Conand C., Dinhut V., Quod J.P. and Rolland R. 2005. Éléments pour l'inventaire des holothuries de Mayotte, sud-ouest océan Indien. La bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS 22:19–22.
- Conand C. and Muthiga N. 2007. Commercial sea cucumbers: A review for the Western Indian Ocean. WIOMSA Book Series No. 5. 66 p.
- Conand C., Polidoro B.A., Mercier A., Gamboa R.U., Hamel J-F. and Purcell S.W. 2014. L'évaluation des holothuries aspidochirotés pour la Liste rouge de l'IUCN et ses implications. La bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS 34:3–7.
- Eriksson H. and Byrne M. 2013. The sea cucumber fishery in Australia's Great Barrier Reef Marine Park follows global patterns of serial exploitation. Fish and Fisheries. doi: 10.1111/faf.12059.
- Eriksson H., Byrne M. and De la Torre-Castro M. 2012. Sea cucumber (Aspidochirotida) community, distribution and habitat utilization on the reefs of Mayotte, Western Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series 452:159–70.
- Eriksson H., Conand C., Lovatelli A., Muthiga N. and Purcell S. 2015. Governance structures and sustainability in Indian Ocean sea cucumber fisheries. Marine Policy 56:16–22.
- FAO. 2013. Report on the FAO Workshop on sea cucumber fisheries: An ecosystem approach to management in the Indian Ocean (SCEAM Indian Ocean). FAO Fisheries and Aquaculture Report No. 1038. 92 p.
- Friedman K., Purcell S., Bell J. and Hair C. 2008. Sea cucumber fisheries: a manager's toolbox. Monograph Series 135. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR).
- IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-2. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 6 March 2018.
- Marty N. 1993. Distribution et dynamique des sédiments des lagons Est et Nord-Est du lagon de Mayotte (SW océan Indien). Mémoire de Maîtrise en Océanologie Appliquée, Programme ERASMUS, Univ. Perpignan-Paris VI-Barcelone.