

Reproduction asexuée par scission d'une population d'*Holothuria hilla* (Lesson 1830) sur l'île One Tree Island, Grande Barrière de corail australienne

Jessica Lee, Maria Byrne¹ et Sven Uthicke

Introduction

La reproduction asexuée par scission est un mode de reproduction caractéristique chez nombre d'holothuriens aspidochirotes présents en plus grande abondance dans la région Indo-Pacifique (Uthicke 1997, 2001). Les espèces scissipares ont la capacité de se diviser en deux parties qui se régénèrent pour reconstituer deux individus entiers. À ce jour, on dénombre six espèces *Holothuria* et deux espèces *Stichopus* scissipares. La reproduction asexuée semble jouer, chez ces espèces, un rôle prédominant dans le maintien des populations (Ebert 1978 ; Harriott 1982 ; Conand et de Ridder 1990 ; Chao et al. 1994 ; Conand et al. 1997 ; Uthicke 2001). Toutes les espèces appartenant à l'ordre Aspidochirotida, dont le mode de reproduction asexuée a été décrit dans la littérature, se reproduisent également par voie sexuée en émettant des larves nageuses. Si la ponte des aspidochirotes intervient à des périodes de l'année variables selon les espèces, les holothuries pondent habituellement en été (ex : Conand 1993 ; Guzman et al. 2003 ; Ramofafia et al. 2000), à quelques exceptions près telles que la ponte hivernale observée chez *H. whitmaei* (Conand 1981 ; Shiell et Uthicke 2006). Les modes de reproduction asexuée et sexuée jouent tous deux un rôle important dans la perpétuation des populations d'aspidochirotes tropicaux et dans leur structure génétique (Conand et al. 2002).

Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes penchés sur les modes de reproduction asexuée et sexuée d'une population d'*Holothuria hilla*. Holothurie à tégument mou, *H. hilla* est très répandue dans la région Indo-Pacifique (Kerr 1994 ; Rowe et Gates 1995). Sa face dorsale, d'un marron clair caractéristique, présente des podia de couleur crème à blanche. Espèce plutôt nocturne, *H. hilla* vit sous des blocs détritiques ou sur les platiers d'où elle émerge à la tombée de la nuit pour s'alimenter (Lawrence 1979 ; Kerr 1994). Sur les récifs situés au milieu de la plate-forme continentale de la Grande Barrière de corail, on a observé des densités de 82–220 individus par hectare, l'espèce étant moins présente sur les récifs situés sur la partie externe de la plate-forme (Hammond et al. 1985).

Matériel et méthodes

L'île One Tree Island (située à 23°30' S, 152°05' E) appartient à l'archipel Capricorn Bunker de la Grande Barrière de corail. La reproduction asexuée d'*Holothuria hilla* a été suivie dans des échantillons prélevés à des

intervalles de 6 à 7 semaines de mars 2005 à novembre 2006. Aucun spécimen n'a été prélevé entre décembre et février. Les individus *H. hilla* ont été dégagés, à marée basse, de blocs détritiques situés autour de l'îlot faisant face à la côte est de One Tree Island. Chaque individu a été mesuré à l'aide d'une règle et pesé avec un peson à ressort Super Samson d'une portée de 1 kg et d'une précision de 5 g. Chaque individu a fait l'objet d'un examen externe visant à détecter des signes de scission. L'ensemble des holothuries prélevées ont été classées en cinq catégories correspondant aux cinq étapes de la scission et de la régénération décrites par Conand (1996) : (1) W = individu entier ou non divisé, (2) A = individu antérieur avec une bouche normale à une extrémité et une cicatrice à l'autre extrémité, et (3) P = individu postérieur avec un anus à une extrémité et une cicatrice à l'autre extrémité. Tous les individus ont ensuite été replacés dans leur habitat d'origine. La proportion d'individus antérieurs et postérieurs résultant d'une scission a été comparée à l'aide d'un test t jumelé. Des plongeurs libres ont observé le positionnement des individus *H. hilla*, la nuit, en juillet 2004 et en novembre 2005, à partir d'environ trois heures après le crépuscule.

En novembre 2006, nous avons recherché, par examen morphologique, la présence de gonades chez cinq individus. L'examen histologique a permis de décrire le développement des gamètes et de définir le stade de maturation des gonades. Les gonades ont été fixées au formol et conservées dans de l'éthanol à 70 %. Pour l'examen histologique à proprement parler, des coupes des gonades (7 µm) ont été colorées à l'hématoxyline-éosine de Mayer, et les lames ont été examinées au microscope optique. Les stades de la gamétogenèse ont été classés dans l'une de ces cinq catégories : (1) Indéterminé — impossible de déterminer le sexe de l'individu, car les gamètes ne sont pas visibles ; (2) Maturation — présence d'ovocytes ou de spermatozoïdes dans les gonades ; (3) Mûr — ovocytes pleinement formés ou spermatozoïdes présents dans les tubules ; c'est le cas lorsqu'on constate un volume important d'ovocytes ou de sperme aggloméré dans la lumière des tubules ; (4) Ponte partielle — ovocytes ou spermatozoïdes observés dans les tubules et peut-être éparpillés dans la lumière du tubule en raison de la libération récente des gamètes. Certaines des gamètes présentes dans les gonades étaient encore en pleine maturation ; et (5) Post-ponte — tubules vides. Des ovocytes ou des spermatozoïdes résiduels peuvent encore être présents. On observe habituellement des sphérules brunes dans les tubules vides.

1. Anatomie et histologie, F13, Institut Bosch, Université de Sydney, Nouvelle-Galles-du-Sud. Courriel : jessicalee@anatomy.usyd.edu.au

Résultats

On a constaté une abondance localisée de *H. hilla* autour de l'îlot adjacent à One Tree Island. Pendant la journée, les animaux ont été observés sous des blocs détritiques, d'où ils émergent la nuit pour s'alimenter. La longueur totale de l'animal entier était de 15–20 cm pour un poids total de 75–80 g. Pour ce qui est des individus scindés, la longueur et le poids maximum étaient respectivement de 10–15 cm et de 45–50 g.

Incidence de la reproduction asexuée et croissance

Au commencement de l'étude, en mars 2005, des individus divisés étaient facilement observables dans la population de *H. hilla*. Le tégument de l'espèce présente une couleur marron clair caractéristique tacheté de podia blancs ou jaunes. On reconnaît aisément les individus qui ont subi une scission à leur couleur (la partie du corps en cours de régénération étant plus claire) et à leur taille (leur diamètre corporel étant inférieur à celui d'un individu entier) (figure 1). Les différents stades de scission et de régénération ont été observés dans toutes les périodes d'échantillonnage. Toutefois, nous n'avons rencontré aucun individu en cours de scission. Bien que le phénomène de scission se produise tout au long de l'année, il semble plus fréquent pendant la saison fraîche (mai-août). Au cours des vingt mois qu'a duré l'étude (figure 2a), les scissions les plus nombreuses ont eu lieu en juin 2005 et en juillet 2006, mois pendant lesquels les individus en régénération représentaient 59 % des effectifs échantillonnés. La fréquence des scissions était au plus bas en novembre 2005 (0 %) et en novembre 2006 (14 %). La présence d'individus antérieurs et postérieurs au sein de la population était variable dans le temps (figure 2b), mais la proportion globale entre individus restait inchangée ($df = 9$, $t = 0,246$, $p > 0,05$).

La figure 3 reprend la distribution de fréquence de poids de *H. hilla*. Le poids des individus entiers se situait dans la fourchette 10–210 g, contre 10–110 g pour les individus en régénération. Les individus de grande taille qui n'étaient pas en cours de régénération mesuraient de 5 à 35 cm de long, alors que les individus issus de la scission atteignaient 5 à 25 cm de long (figure 4). Le poids moyen minimal a été enregistré en mars 2005, avec 42,3 g (erreur-type = 8,38 g, $n = 24$). Les spécimens les plus imposants ont été observés en novembre 2006 (moyenne = 113,5 g, erreur-type = 12,2, $n = 26$). C'est également à cette période qu'on a recensé la plus forte proportion d'individus entiers ne présentant aucun signe de régénération. En 2005, les poids et longueur moyens des individus des populations de *H. hilla* sont passés de 42,2 g et 14 cm, minima enregistrées en mars, à 80 g et 22 cm au mois de novembre. De même, en 2006, les poids et longueur moyens étaient au plus bas en avril, avec 49,8 g et 14 cm, contre 113,5 g et 20 cm en novembre. Ces écarts représentent un gain de poids d'environ 56 % en 2005 et 89 % en 2006 sur une période de 6 à 7 mois, ce qui équivaut à un gain mensuel de 3,14 g et 5,3 g pour ces années respectives. Alors que les animaux ne se sont divisés qu'à une seule reprise pendant cette période, les individus *H. hilla* en régénération ont à peu près doublé leur poids après la scission.

Reproduction sexuée

La gonade de *H. hilla* se compose d'une touffe unique composée de multiples tubules ramifiés, fixés à la base de la gonade dans la région antérieure du tégument. Le sexe des gonades était, dans la plupart des cas, difficilement reconnaissable à l'échelle macroscopique, mais l'examen histologique a montré que les cinq spécimens présentaient tous des gonades : une gonade femelle, une gonade mâle et trois gonades vides (ne contenant



Figure 1. Individus *Holothuria hilla* après scission. Individu postérieur (en haut) et individu antérieur (en bas). Les flèches indiquent les zones en régénération. Échelle = 1:2

aucun gamète) et indéterminées (figures 5A–F). Le sexe des individus n’a pu être identifié dans les échantillons dits indéterminés. En revanche, on a pu identifier le sexe des gonades femelles vides aux quelques ovocytes résiduels encore présents dans les tubules ovariens (figures 5A et B). Les ovocytes mesuraient en moyenne 88,19 µm de diamètre (n = 30, écart-type = 11,52). Les spécimens indéterminés et vides se caractérisaient par des tubules vides, beaucoup plus courts et à l’apparence ridée, et par l’absence de gamètes dans la lumière des tubules (figures 5C–F).

Discussion

La présente étude est la première à décrire la reproduction asexuée d’*Holothuria hilla*. Tout comme les autres holothuries scissipares, *H. atra* et *Stichopus chloronotus*, présentes sur la Grande Barrière de corail et dans d’autres parties du monde (Conand 1996 ; Conand et al. 1997 ; Uthicke 1997 ; Conand et al. 2002), l’espèce *H. hilla*

se reproduit par voie asexuée principalement pendant la saison fraîche. Les populations de *H. hilla* observées à Hawaii se reproduisent également par scission (Anatomie et histologie, Institut Bosch, Université de Sydney, communications personnelles). Espèce prisée des aquariophiles, *H. hilla* se divise également en aquarium (Robert Toonen, Institut de biologie marine d’Hawaii, Université d’Hawaii ; Toonen, Université d’Hawaii, communications personnelles).

Le phénomène de scissiparité a été observé chez *H. hilla* pendant huit mois de l’année, au cours de la période la plus fraîche d’échantillonnage (mars–octobre), de l’automne au printemps. Les scissions étaient les plus nombreuses en juin et en juillet, à savoir à la mi-saison hivernale, comme cela a été observé chez les populations de *H. atra* et *S. chloronotus* sur One Tree Island et dans d’autres parties du monde (Harriott 1982 ; Conand 1996 ; Uthicke 1997, 2001 ; Lee 2005). On considère que la scission joue un rôle essentiel dans la perpé-

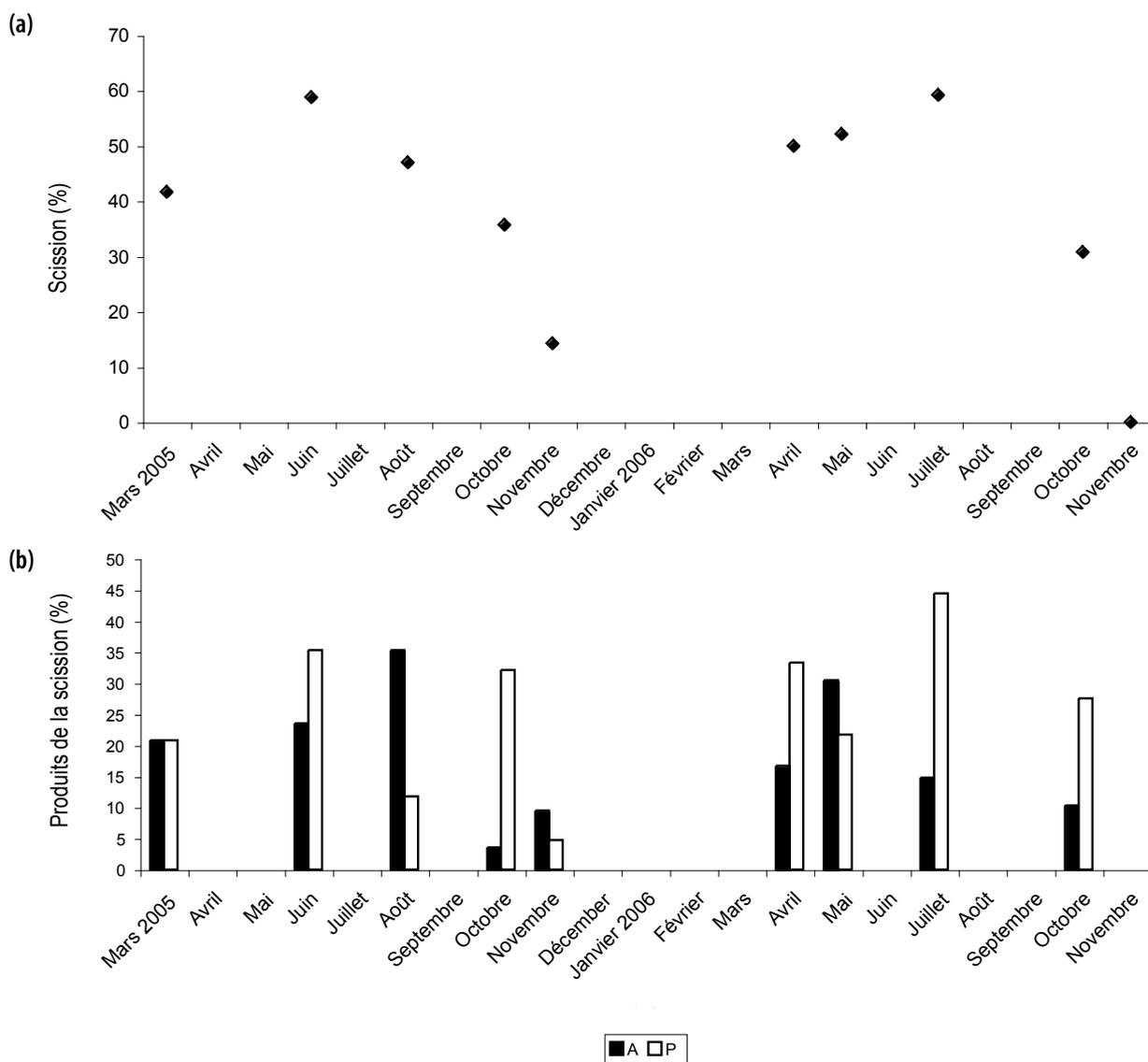


Figure 2. Fréquence de la reproduction asexuée chez *Holothuria hilla* :
 (a) Pourcentage d’individus en scission dans chaque échantillon.
 (b) Pourcentage d’individus antérieurs (noir) et postérieurs (blanc) en régénération dans chaque échantillon.

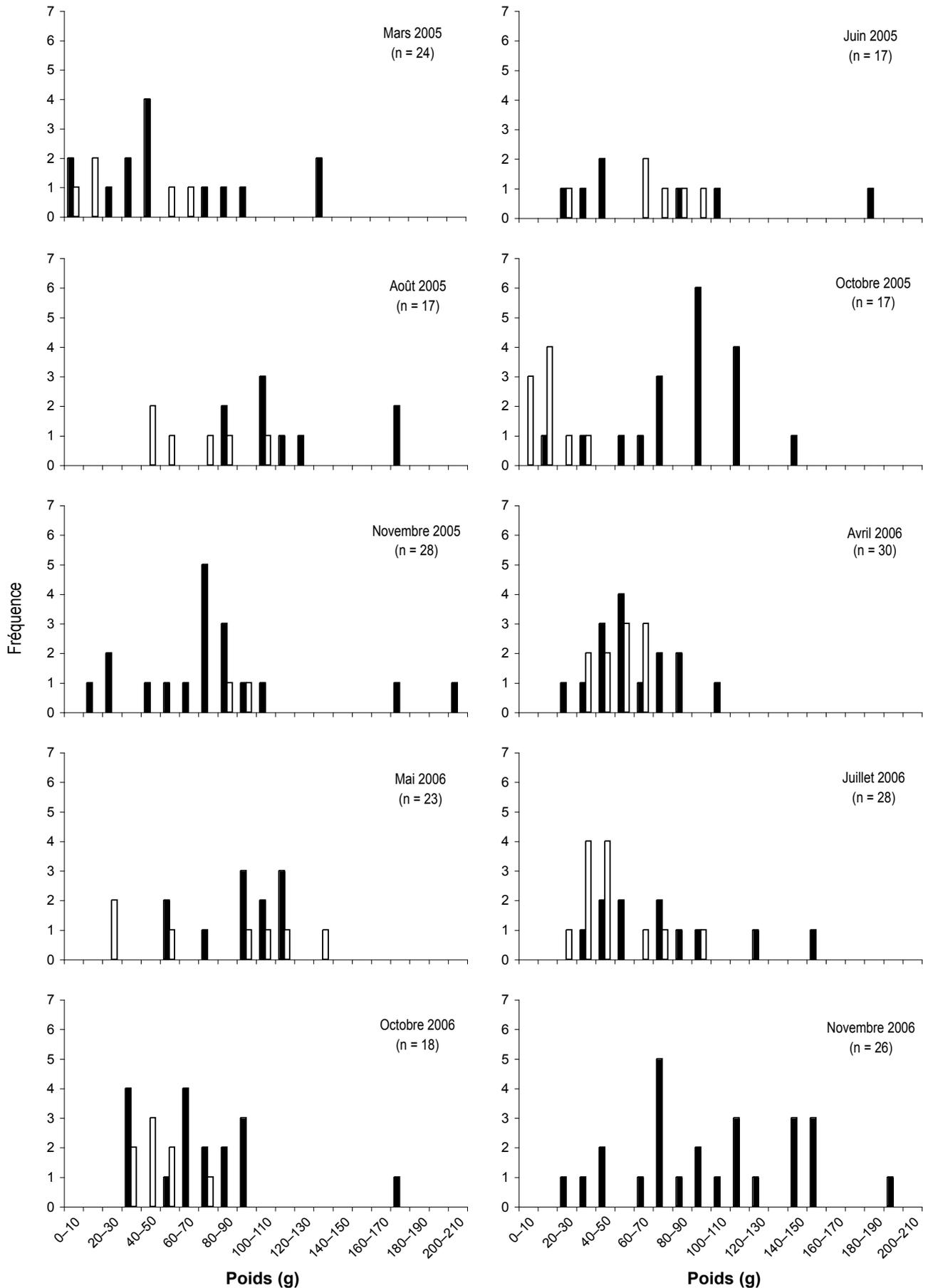


Figure 3. Distribution de la fréquence de poids d'*Holothuria hilla* sur une période de 20 mois. Individus entiers (noir) et individus scindés (blanc). Limite de taille supérieure pour chacune des catégories.

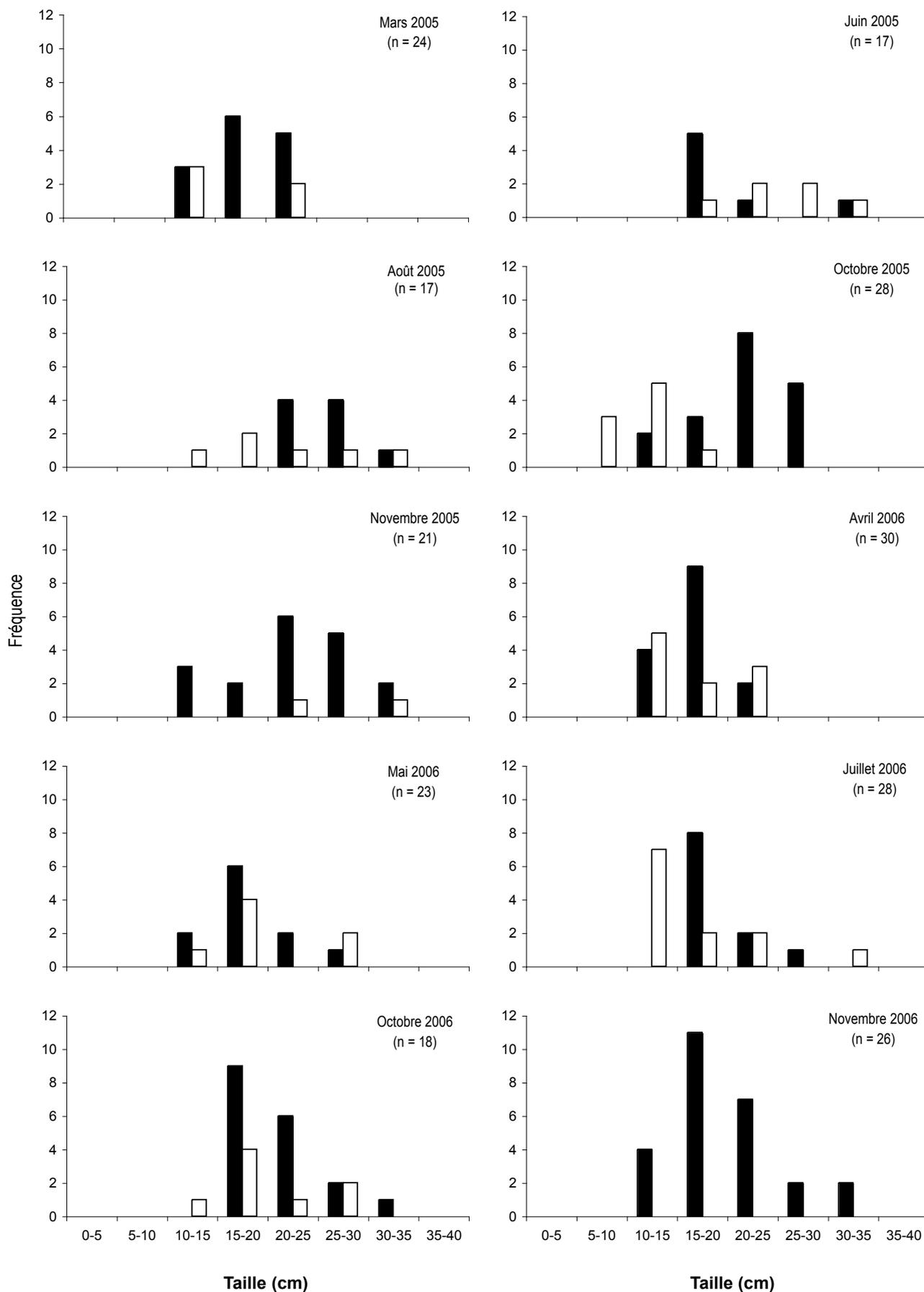


Figure 4. Distribution de la fréquence des tailles de *H. hilla* sur une période de 20 mois. Individus entiers (noir) et individus scindés (blanc). Limite de taille supérieure pour chacune des catégories.

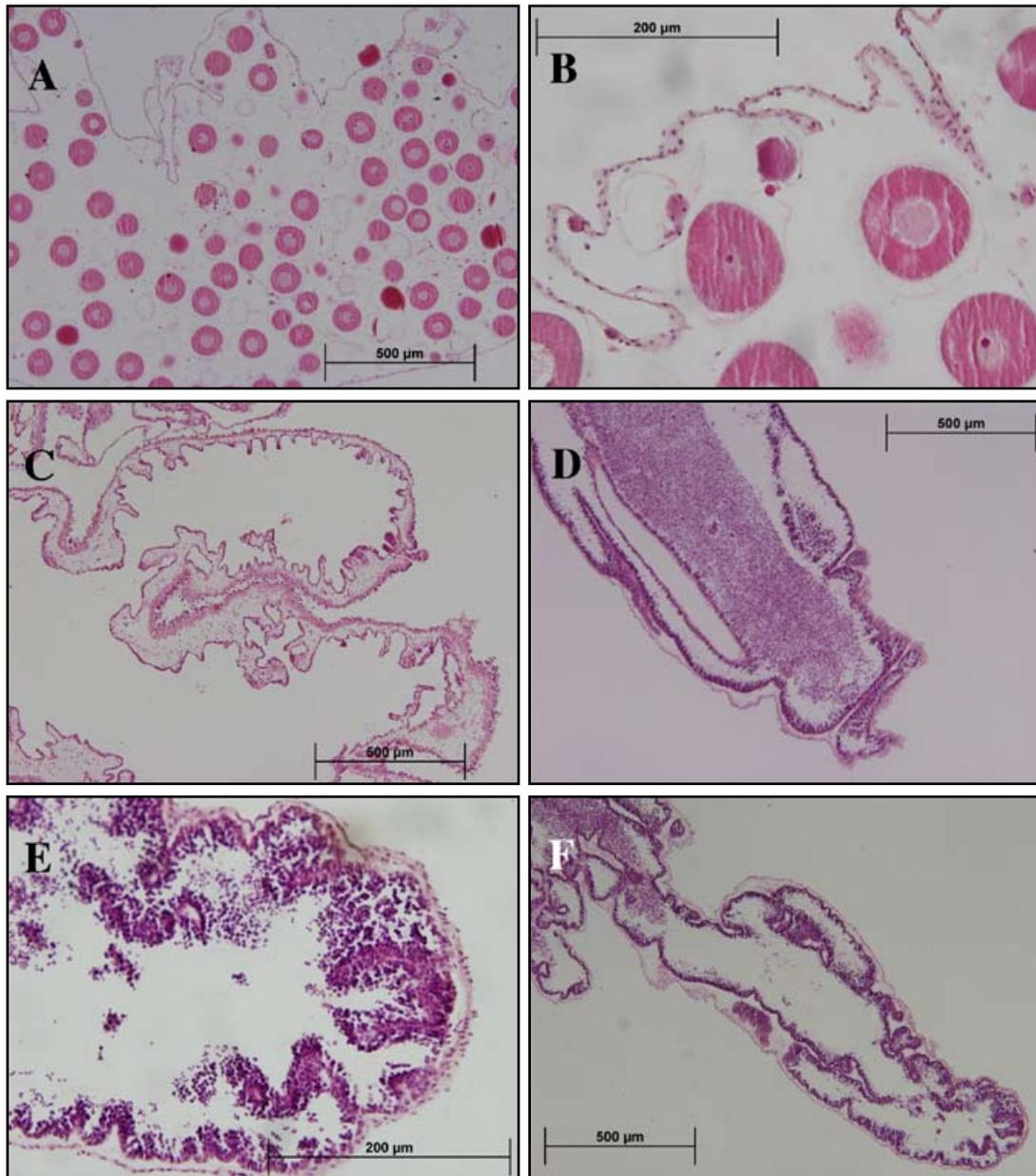


Figure 5. *Holothuria hilla*.
 A, B : ovaires vides ; rétrécissement des tubules en cours et présence de quelques ovocytes.
 C-F : gonades vides et indéterminées.

tuation des populations de plusieurs Holothurides de l'Indo-Pacifique, puisqu'elle permet de compenser la mortalité et les migrations (Ebert 1978 ; Harriott 1982 ; Chao et al. 1994 ; Uthicke 2001). Ce constat s'applique peut-être également à la population de *H. hilla* résidant autour de One Tree Island, mais pour le confirmer, il faudra obtenir des données sur la densité de la population dans le temps.

Le poids moyen de la population de *H. hilla* a augmenté de mars à novembre pour les deux années de l'étude. Étant donné que la scission de *H. hilla* se produit au cours d'une longue période (jusqu'à huit mois), on ne peut savoir avec certitude si cet accroissement du poids est lié au phénomène de régénération qui suit la scission de l'holothurie. Comme il l'a été suggéré pour d'autres

Holothurides scissipares (Uthicke 2001), il se peut que *H. hilla* doive atteindre une longueur et un poids minimum avant de pouvoir se scinder en deux parties. À mesure que *H. hilla* se régénère et grandit après la scission, sa taille va à peu près doubler. Ce constat est proche des comportements observés chez *H. difficilis* et *H. atra* sur One Tree Island et ailleurs dans le monde (Lee et al. en cours de lecture).

La capacité de scission semble inhibée chez *H. atra* et *S. chloronotus* pendant les mois plus chauds, peut-être en raison du développement des gonades et de la préparation à la reproduction sexuée. Il se peut que ce cas de figure s'applique également à *H. hilla*. Toutefois, la présente étude n'a pu déterminer l'état de maturation des gamètes de *H. hilla*. En effet, certains spécimens ne

contenaient que des gamètes résiduels de la ponte ou des gamètes en fin de maturation, et les échantillons restants étaient indéterminés ou vides. L'examen superficiel de *H. hilla* pendant la saison de scission a montré l'absence de gonades (Maria Byrne, Anatomie et histologie, Institut Bosch, Université de Sydney, observations personnelles). Des recherches ont montré que les individus *H. atra*, produits d'une scission, renferment des gonades à tous les stades de développement et suggéré qu'ils se régénèrent deux mois après la scission (Doty 1977 ; Uthicke 1997, 1998). De nouvelles études s'imposent si l'on souhaite comprendre le cycle complet de reproduction de *H. hilla*.

Bibliographie

- Chao S.M. Chen C.P. and Alexander P.S. 1994. Reproduction and growth of *Holothuria atra* (Echinodermata: Holothuroidea) at two contrasting sites in southern Taiwan. *Marine Biology* 119:565–570.
- Conand C. 1981. Sexual cycle of three commercially important holothurian species (Echinodermata) from the lagoon of New Caledonia. *Bulletin of Marine Sciences* 31(3):523–544.
- Conand C. 1993. Reproductive biology of the characteristic holothurians from the major communities of the New Caledonia lagoon. *Marine Biology* 116:439–450.
- Conand C. 1996. Asexual reproduction by fission in *Holothuria atra*: variability of some parameters in populations from the tropical Indo-Pacific. *Oceanologica Acta* 19 (3–4):209–216.
- Conand C. and De Ridder C. 1990. Reproduction asexuée par scission chez *Holothuria atra* (Holothuroidea) dans des populations de platiers récifaux. p. 71-76. In: De Ridder, Dubois, Lahaye et Jangoux (eds). *Echinoderm Research*. Balkema, Rotterdam.
- Conand C., Morel C. et Mussard R. 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 de la CPS* 9:5–11.
- Conand C., Uthicke S. and Hoareau T. 2002. Sexual and asexual reproduction of the holothurian *Stichopus chloronotus* (Echinodermata): a comparison between La Reunion (Indian Ocean) and east Australia (Pacific Ocean). *Invertebrate Reproduction and Development* 41(1–3):235–242.
- Doty J.E. 1977. Fission in *Holothuria atra* and holothurian population growth. MSc thesis. University of Guam.
- Ebert T.A. 1978. Growth and size of the tropical sea cucumber *Holothuria (Halodeima) atra* Jager at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Pacific Science* 32:183–191.
- Guzman H.M., Guevara C.A. and Hernandez I.C. 2003. Reproductive cycle of two commercial species of sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) from Caribbean Panama. *Marine Biology* 142:271–279.
- Hammond L.S., Birtles R.A., Reichelt R.E. 1985. Holothuroid assemblages on coral reefs across the central section of the Great Barrier Reef. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti* 5:285–290.
- Harriott V. 1982. Sexual and asexual reproduction of *Holothuria atra* Jaeger at Heron Island Reef, Great Barrier Reef. *Australian Museum Memoir*. No. 16:53–66.
- Kerr A.M. 1994. Shallow water holothuroids (Echinodermata) of Kosrae, Eastern Caroline Islands. *Pacific Science* 48(2):161–174.
- Lawrence J. 1979. Numbers and biomass of the common Holothuroids on the Windward reef flat at Enewetak atoll, Marshall Island. *Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms, Brussels*.
- Lee J. 2005. Asexual reproduction in four species of tropical aspidochirotid holothuroids at One Tree Island, Great Barrier Reef. Sydney, University of Sydney.
- Lee J., Byrne M. and Uthicke S. (in review). Asexual and sexual reproduction in the aspidochirotid sea cucumber *Holothuria difficilis* at One Tree Island, Great Barrier Reef. In: *Echinoderms, New Hampshire*. L. Harris (ed). Taylor and Francis Group, London.
- 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* 136:1045–1056.
- Rowe F.W.E. and Gates J. 1995. Echinodermata. In: Wells A. (ed). *Zoological catalogue of Australia*. Vol. 33. Melbourne: CSIRO, Australia. Xiii. 510 p.
- Shiell G.R. and Uthicke S. 2006. Reproduction of the commercial sea cucumber *Holothuria whitmaei* (Holothuroidea: Aspidochirotida) in the Indian and Pacific Ocean regions of Australia. *Marine Biology* 148(5):973–986.
- Uthicke S. 1997. Seasonality of asexual reproduction in *Holothuria (Halodeima) atra*, *H. (H.) edulis* and *Stichopus chloronotus* (Holothuroidea: Aspidochirotida) on the Great Barrier Reef. *Marine Biology* 129:435–441.
- Uthicke S. 1998. Respiration of *Holothuria (Halodeima) atra*, *Holothuria (Halodeima) edulis* and *Stichopus chloronotus*: Intact individuals and products of asexual reproduction. p. 531 – 536. In: Mooi R. and Telford M. (eds). *Echinoderms*. Rotterdam: Balkema.
- Uthicke S. 2001. Influence of asexual reproduction on the structure and the dynamics of *Holothuria (Halodeima) atra* and *Stichopus chloronotus* populations of the Great Barrier Reef. *Marine Freshwater Research* 52:205–215.