

Évaluation de référence de la biomasse vierge des stocks d'holothuries des îles d'Old Providence et de Santa Catalina, dans l'ouest des Caraïbes

Haruko Koike^{1,*}, Paolo Usseglio^{1,2} et Francisco Ramos²

Résumé

Cet article rend compte des résultats d'une évaluation de référence indépendante réalisée en 2014 dans les îles d'Old Providence et de Santa Catalina (Colombie) en vue d'établir une caractérisation spatialement explicite de l'abondance et de la distribution des communautés d'holothuries.

Nous avons associé les petits pêcheurs locaux aux phases de planification et de collecte des données. Nos résultats témoignent d'une très faible diversité spécifique, *Holothuria mexicana* étant l'espèce la plus abondante. Les densités de *H. mexicana* étaient plus élevées dans les habitats sableux et détritiques que dans les herbiers et les zones soumises à une bioturbation. Nous avons repéré des sites de concentration d'holothuries présentant une densité beaucoup plus forte ; ces habitats consistaient en une étroite bande entre les zones d'herbier et les fonds sableux et détritiques. La taille globale des populations a été jugée insuffisante pour soutenir une exploitation, et, dans cette région, tout protocole d'élevage expérimental d'holothuries en mer devra impérativement tenir compte du nombre d'organismes pouvant être prélevés sur les stocks.

Mots clés : récifs coralliens, holothuries, pêche artisanale, bêche-de-mer, services écosystémiques.

Introduction

Il y a environ dix ans que l'exploitation des holothuries a débuté en Colombie, essentiellement de façon illicite, et la filière ne fait à ce jour l'objet d'aucune réglementation ou système de déclaration (Toral-Granda 2008 ; Rodriguez et al. 2013). Alors que les espèces exploitées dans les eaux caribéennes de la Colombie sont principalement *Isostichopus badionotus*, *Stichopus herrmanni* et *Stichopus variegatus* (Rodriguez et al. 2013), les rapports concernant la grande Caraïbe font état de six espèces (Toral-Granda 2008). Dans les premiers temps, les pêcheurs étaient recrutés par des intermédiaires pour ramener autant d'holothuries que possible ; à mesure que les densités baissaient, la pêche est devenue une activité à la demande rémunérée à environ 3 dollars des États-Unis kg⁻¹ (Rodriguez et al. 2013). L'absence de réglementation et le manque de connaissances sur les populations d'holothuries ont suscité des inquiétudes sur l'état de la ressource. Comme la demande commerciale ne cesse de croître, certains auteurs ont proposé de substituer l'élevage marin des holothuries à l'exploitation des stocks sauvages, ce qui permettrait de donner une nouvelle source de revenus aux pêcheurs, de remettre en service les installations aquacoles abandonnées et d'établir des programmes de conservation (Rodriguez et al. 2013).

Les habitants d'Old Providence et de Santa Catalina, deux îles situées à près de 300 km des côtes d'Amérique centrale dans l'ouest des Caraïbes, ont un lien étroit avec le milieu marin. La plupart pratiquent la pêche à temps plein ou partiel. Le récent recul des captures provoqué par la surexploitation des stocks a incité les pêcheurs locaux à envisager d'autres activités. Persuadés que les holothuries se vendent à bon prix sur les marchés asiatiques, certains considèrent l'élevage marin des holothuries comme une option possible. Comme les holothuries sont des espèces sensibles à la surpêche (Toral-Granda 2008), la population locale envisage avec intérêt l'aménagement de fermes en mer. Cette étude, réalisée avec la collaboration de pêcheurs locaux, visait à dresser un état des lieux des stocks naturels d'holothuries en vue de démarrer une filière d'aquaculture marine dans la zone d'Old Providence et de Santa Catalina.

Méthodes

Zone d'échantillonnage

L'archipel de San Andrés, Providencia et Santa Catalina est situé dans l'ouest des Caraïbes, par 13°17' N et 81°22' O, à 190 km du plateau continental d'Amérique centrale, et à 720 km de la Colombie continentale (Geister

¹ Fisheries Ecology Research Lab, Department of Biology, University of Hawai'i at Mānoa, Honolulu, HI, États-Unis d'Amérique

² Proyecto Maricultura, Fish and Farm Coop. Old Providence, Colombie

* Auteur à contacter : hkoike@hawaii.edu

1992). Les îles d'Old Providence et de Santa Catalina se trouvent à 80 km au nord de San Andrés ; Old Providence est la deuxième île de l'archipel, avec une superficie de 17 km², tandis que Santa Catalina est un îlot satellite situé à 150 mètres au nord d'Old Providence. Les deux îles communiquent par une passerelle piétonnière flottante et présentent 32 km de récifs coralliens qui s'étendent du nord au sud-est. Le récif-barrière compte de multiples pâtés récifaux, des fonds sableux et des zones d'herbier (Gómez-López et al. 2012) (figure 1).

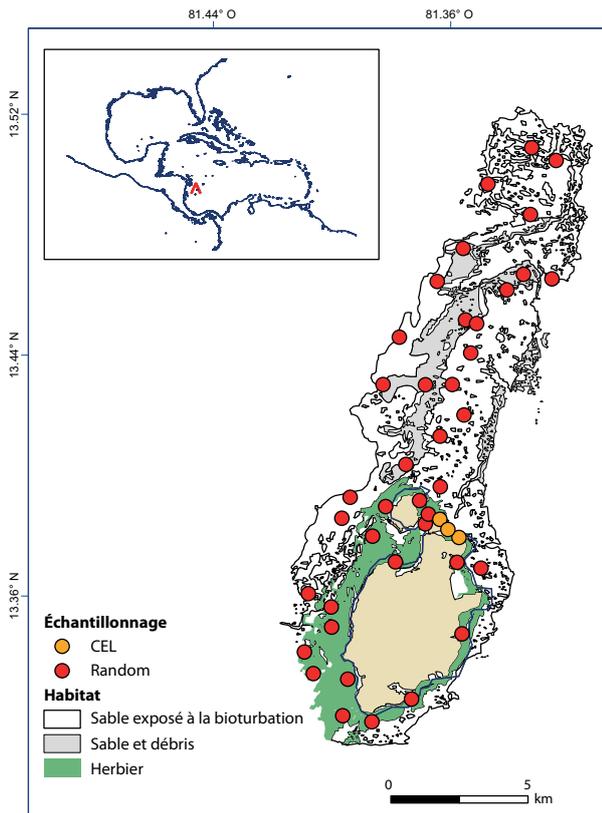


Figure 1. Emplacement de l'île d'Old Providence et points d'échantillonnage autour de l'île. Petit encadré : Golfe du Mexique et région de la mer des Caraïbes (World Vector Shorelines, National Imagery and Mapping Agency, anciennement Defense Mapping Agency des États-Unis d'Amérique).

Plan de l'étude et participation des communautés

Cette étude a été pilotée par les communautés ; les pêcheurs ont été associés à toutes ses étapes et nous avons privilégié une démarche fondée sur la collaboration plutôt que sur la coopération (Yochum et al. 2011).

Neuf espèces d'holothuries (tableau 1) ont été répertoriées dans la région par Borrero-Pérez et al. (2012). Elles sont principalement réparties dans des habitats sableux bioperturbés, des fonds sableux et détritiques et des herbiers. Sur la base des cartes d'habitat fournies par CORALINA, l'agence locale de protection de l'environnement, nous avons élaboré un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié, axé sur ces habitats. L'évaluation de référence portait au total sur 40 sites d'échantillonnage répartis

entre les différentes strates d'habitat identifiées à l'aide de l'outil de conception de plans d'échantillonnage du logiciel ArcGIS (Menza et Finnen 2007). Par ailleurs, étant donné la propension des holothuries à se rassembler dans les habitats favorables (Shiell et Knot 2010 ; Young et Chia 1982), il était important d'estimer la taille totale des populations en incluant les sites de concentration qui peuvent abriter de nombreux individus. Comme ces sites résultent souvent d'une combinaison de multiples facteurs environnementaux, ils risquent peu d'être inclus dans les études fondées sur des échantillons aléatoires. Nous avons donc fait appel aux pêcheurs locaux et à leur connaissance du milieu pour identifier trois sites d'échantillonnage présentant de fortes densités de population. Dans le reste de ce document, ils sont appelés « sites CEL », pour connaissances écologiques locales (figure 1).

Tableau 1. Espèces d'holothuries signalées pour l'île d'Old Providence (Borrero-Pérez et al. 2012).

Espèce

| |
|---|
| <i>Actinopyga agassizii</i> |
| <i>Holothuria (Cystipus) cubana</i> |
| <i>Holothuria (Halodeima) floridana</i> |
| <i>Holothuria (Halodeima) grisea</i> |
| <i>Holothuria (Halodeima) mexicana</i> |
| <i>Holothuria (Thymiosycia) thomasi</i> |
| <i>Isoistichopus badionotus</i> |

Méthode d'étude

La diversité et l'abondance des holothuries d'Old Providence et de Santa Catalina ont été estimées au moyen de comptages à vue en plongée le long de transects. Sur chaque site d'échantillonnage, deux plongeurs ont parcouru un transect couloir de deux mètres de large pendant vingt minutes et dans une direction aléatoire, tout en veillant à demeurer dans le même habitat. La profondeur d'échantillonnage a été limitée à 20 mètres pour des raisons de logistique et de sécurité. Pour chaque transect, les plongeurs ont enregistré les espèces d'holothuries repérées, et mesuré la longueur totale et le diamètre des individus, au centimètre près, à l'aide d'un mètre-ruban en fibre de verre. La longueur des transects a été calculée avec un GPS (système mondial de localisation) tracté réglé en mode poursuite, avec activation du système de renforcement à couverture étendue (WAAS) pour une meilleure précision. Le problème de la variabilité inter-observateurs a été contourné en organisant des séances préalables de formation pour expliquer les méthodes d'échantillonnage et l'identification des espèces. Comme des pêcheurs locaux étaient inclus dans les équipes, aucun effort n'a été épargné pour s'assurer que tous les plongeurs étaient conscients des limites des zones d'échantillonnage et ne comptabilisaient pas les holothuries repérées hors des transects.

Comparaison des tailles

Les différences significatives entre les longueurs et les largeurs moyennes des holothuries observées dans les sites d'échantillonnage aléatoires et les sites CEL ont été évaluées au moyen d'une analyse de variance suivie d'un test HSD de Tukey.

Calcul des densités et estimation de la taille des populations

Afin d'estimer la densité des holothuries, nous avons utilisé la méthode de sélection de modèles qui nous permettait de tenir compte de la distribution irrégulière des holothuries (Campagna et Hand 1999). Nous avons créé un ensemble de modèles linéaires généralisés prenant pour hypothèse quatre distributions : normale, loi de Poisson, binomiale négative et à inflation en zéro. Nous avons aussi testé l'influence des strates d'habitat sur la densité. Au total, huit modèles ont été établis (tableau 2).

La sélection de modèles était fondée sur le critère d'information d'Akaike (AIC) qui permet de calculer la probabilité log du modèle tout en affectant une pénalité pour le nombre de paramètres (Akaike 1973). Nous avons retenu le meilleur modèle explicatif fondé sur le plus petit nombre de paramètres au sein de deux unités présentant le score AIC le plus faible (Burnham et Anderson 2002). Nous avons aussi appliqué le test de rapport de vraisemblance aux modèles concurrents présentant le meilleur ajustement pour mettre en évidence les différences significatives. Cette démarche a été appliquée aux sites d'échantillonnage aléatoires comme aux sites CEL.

La taille totale des populations a été calculée en multipliant la densité résultante estimée pour chaque habitat par la superficie de l'habitat. Pour les sites CEL, les superficies étaient données par les cartes de l'habitat benthique. La superficie totale a été calculée en délimitant le périmètre des habitats sur une photographie aérienne numérisée et géoréférencée au moyen du logiciel ArcGIS 10.2.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel en libre accès R (R Development Core Team 2009) ;

le logiciel ggplot2 a été utilisé pour le traçage (Wickham 2009) ; la manipulation des données a été effectuée avec le logiciel reshape2 (Wickham 2007) ; le modèle linéaire généralisé de la distribution binomiale négative a été ajusté au moyen du logiciel pscl (Jackman et al. 2012) ; et le test du rapport de vraisemblance a été réalisé à l'aide du logiciel lmtest (Hothorn et al. 2010).

Résultats

Bien que neuf espèces d'holothuries aient été décrites pour Old Providence et Santa Catalina (Borrero-Pérez et al. 2012 ; tableau 1), nous n'en avons repéré que deux dans notre évaluation de référence. L'espèce la plus courante était *Holothuria mexicana*, suivie par *Holothuria thomasi* qui a été occasionnellement observée. La densité globale était faible, avec 82 holothuries dénombrées au total. Nous avons repéré 43 holothuries (41 spécimens de *H. mexicana* et 2 de *H. thomasi*) sur les transects aléatoirement tracés ($n = 40$), et 39 spécimens de *H. mexicana* sur les transects CEL ($n = 3$). Comme *H. thomasi* était peu abondante, nous avons axé toutes les autres analyses sur *H. mexicana*.

Répartition des tailles

Les holothuries *H. mexicana* observées à Old Providence et à Santa Catalina mesuraient entre 15,0 et 46,5 cm, avec une moyenne de 29,66 cm \pm 0,75 ÉT, pour une largeur allant de 2 à 15 cm, avec une moyenne de 8,25 cm \pm 0,23 ÉT. Les différences de longueur étaient significatives d'un habitat à l'autre ($P < 0,01$), avec des individus nettement plus grands dans les habitats sableux et détritiques et dans ceux exposés à la bioturbation que dans les habitats CEL et les herbiers ($P < 0,05$ avec le test HSD de Tukey) (figure 2).

Évaluation de référence des stocks d'holothuries

La procédure de sélection a montré que le modèle 7 (distribution binomiale négative tenant compte de l'habitat) était le plus parcimonieux, avec le plus faible score AIC (tableau 2). Pour chaque strate d'habitat, la densité estimée à l'aide du modèle 7 se présente telle qu'énumérée : les zones sableuses et détritiques représentaient la densité

Tableau 2. Types de modèle utilisés pour tester les effets de l'habitat et les distributions. dl = degré de liberté ; AIC = critère d'information d'Akaike.

| Modèle | Effet de l'habitat | Distribution | dl | Score AIC |
|--------|--------------------|-----------------------------|----|-----------|
| 1 | Non | Normale | 2 | 245,94 |
| 2 | Non | Loi de Poisson | 1 | 274,86 |
| 3 | Non | Binomiale négative | 2 | 151,55 |
| 4 | Non | Normale à inflation en zéro | 2 | 210,52 |
| 5 | Oui | Normale | 5 | 210,91 |
| 6 | Oui | Loi de Poisson | 4 | 153,86 |
| 7 | Oui | Binomiale négative | 5 | 136,96 |
| 8 | Oui | Normale à inflation en zéro | 8 | 137,54 |

la plus élevée avec $6,38 \text{ ind. ha}^{-1} \pm 3,01 \text{ ÉT}$, suivies des herbiers avec $1,56 \text{ ind. ha}^{-1} \pm 0,66 \text{ ÉT}$, et des habitats sableux soumis à la bioturbation, avec $1,47 \text{ ind. ha}^{-1} \pm 0,63 \text{ ÉT}$ (tableau 3). Les zones sableuses et détritiques présentaient une densité supérieure (bien que non significative) à celle constatée dans les deux autres habitats (tableau 3).

Évaluation des sites de concentration

Les sites de concentration — que les pêcheurs qualifient de « bons sites » — étaient systématiquement situés entre les herbiers et les zones sableuses et détritiques, à proximité de la côte est d'Old Providence (figure 1). Ils consis-

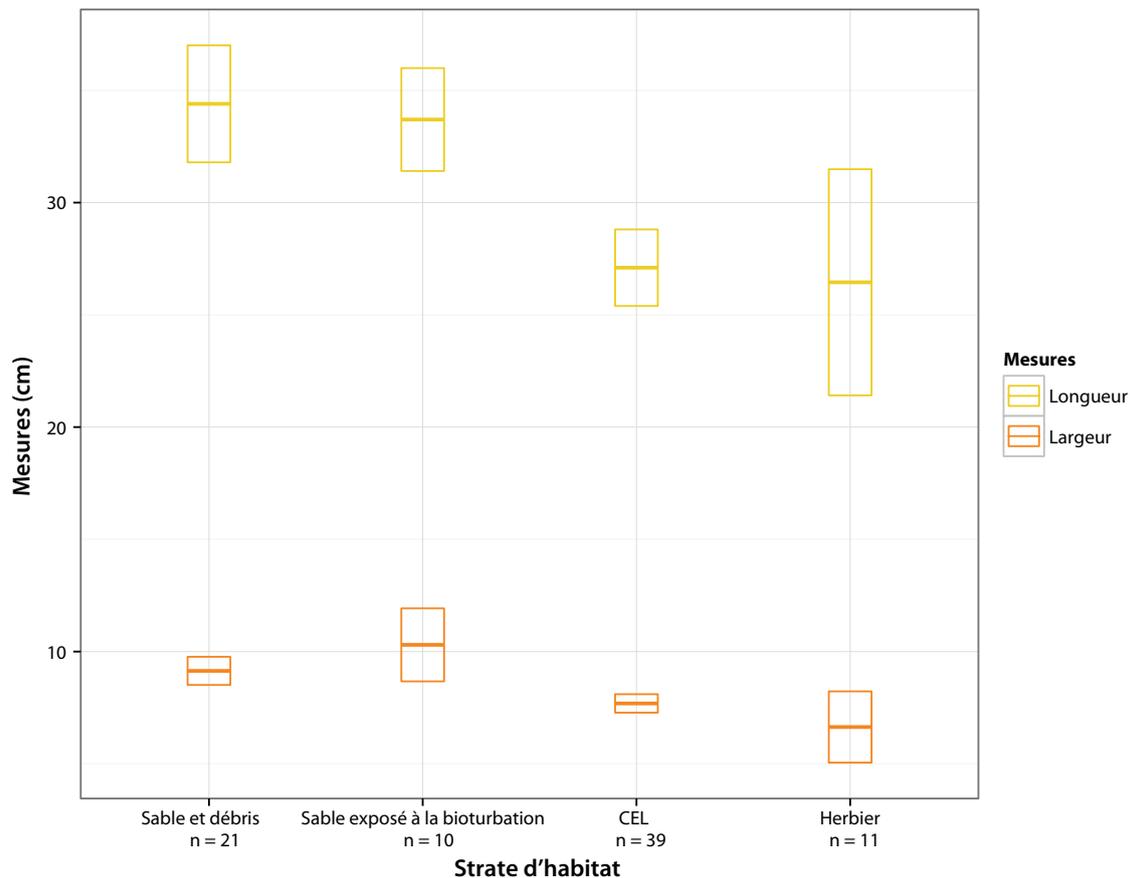


Figure 2. Longueur et largeur (cm) de l'holothurie *Holothuria mexicana* pour chaque strate d'habitat. Les encadrés illustrent la limite de l'intervalle de confiance de 95 %. La taille de l'échantillon pour chaque strate d'habitat est indiquée en bas.

Tableau 3. Informations sur les différents types d'habitat étudiés, notamment : nombre de transects, densité estimée avec un intervalle de confiance (IC) de 95 %, superficie de chaque strate d'habitat, et taille estimée des populations. Des données sont également fournies pour les sites de concentration (notés CEL).

| Habitat | n | Densité (ind. ha ⁻¹) | IC 95% | Superficie (ha) | Taille de la population |
|----------------------------------|----|----------------------------------|-------------|-----------------|-------------------------|
| CEL | 3 | 32,99 | 17,97–60,56 | 29,59 | 976 |
| Sable et débris | 8 | 6,38 | 2,53–16,07 | 1 183,14 | 7 550 |
| Herbier | 16 | 1,56 | 0,68–3,59 | 1 563,78 | 2 444 |
| Sables exposés à la bioturbation | 16 | 1,47 | 0,63–3,43 | 5 405,30 | 7 928 |

taient en d'étroites bandes de trois à six mètres de large, et ne représentaient que 0,3 % de la superficie dans les deux îles (tableau 3).

Le modèle offrant le meilleur ajustement montre que les données provenant des sites CEL ont une distribution binomiale négative. La densité estimée y était significativement plus élevée que dans les sites aléatoirement sélectionnés, avec une densité moyenne de $32,99 \text{ ind. ha}^{-1} \pm 10,22 \text{ ÉT}$ (figure 3).

Taille totale des populations d'Old Providence et de Santa Catalina

La densité totale estimée de chaque habitat a été calculée comme étant la densité estimée par strate d'habitat, multipliée par la superficie. La taille de la population de chaque habitat se présente comme suit : $7\,550 \pm 3\,558 \text{ ÉT}$

individus pour les habitats sableux et détritiques ; $2\,444 \pm 1\,037 \text{ ÉT}$ individus pour les herbiers ; $7\,928 \pm 3\,431 \text{ ÉT}$ individus pour les habitats sableux soumis à la bioturbation ; et $976 \pm 302 \text{ ÉT}$ individus pour les sites CEL (concentration) (tableau 3). En conséquence, les îles d'Old Providence et de Santa Catalina abritent une population totale estimée à 18 898 individus, avec un intervalle de confiance de 95 %, soit 7 994–44 959. L'intervalle de confiance a été calculé en tenant compte de l'écart-type pour chaque strate d'habitat.

Discussion

À Old Providence et à Santa Catalina, *H. mexicana* présentait une distribution très irrégulière, avec d'évidents sites de concentration au nord de l'île d'Old Providence, le long d'habitats en bande très étroite, logés entre les herbiers et les zones sableuses et détritiques. Même en tenant compte

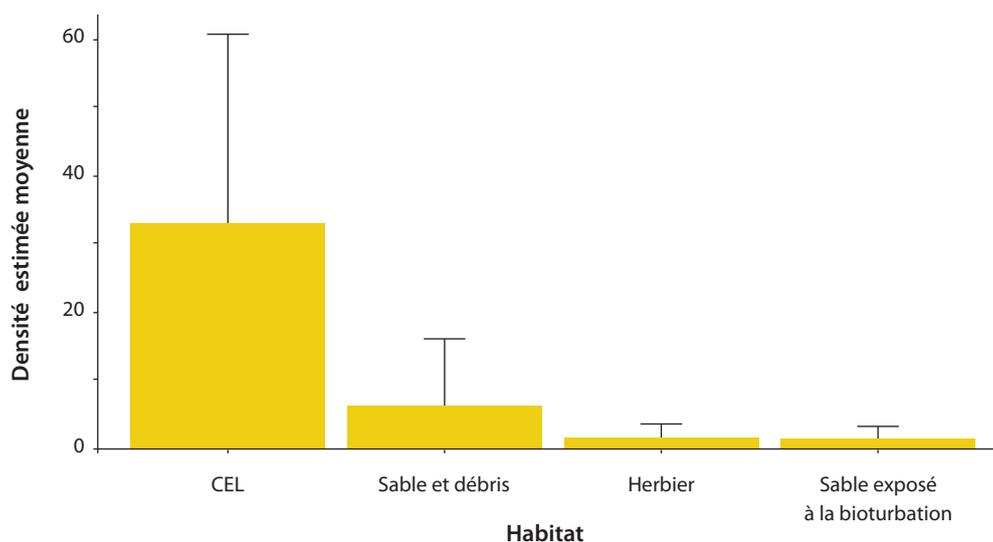


Figure 3. Densité estimée de l'holothurie *Holothuria mexicana* pour chaque strate de l'étude dans les îles d'Old Providencia et de Santa Catalina.

Tableau 4. Densités estimées de l'holothurie *Holothuria mexicana* dans plusieurs lieux des Caraïbes.

| Pays | Année | Abondance (ind. ha ⁻¹) | Référence |
|----------------------------|-------|------------------------------------|-----------------------------------|
| Panama, Bocas del Toro | 2000 | 161,8 | Guzman and Guevara (2002) |
| Venezuela, Isla de Cubagua | 2008 | 7,7 | Trigliafico et al. (2011) |
| Jamaïca | 1981 | 70 | Hammond (1981) |
| Venezuela | 1998 | 110–210 | Rodríguez-Milliet et Pauls (1998) |
| Venezuela | 1999 | 13 500 | Bitter (1999) |
| Venezuela, Isla de Cubagua | 1987 | 7 000–9 400 | Sambrano (1987) |
| Venezuela | 1988 | 1 400–19 700 | Bitter (1988) |
| Venezuela | 1997 | 9 400 | Conde (1997) |
| Cuba | 2006 | 0–17 000 | Alfonso-Hernandez (2006) |

de sa distribution binomiale négative, l'espèce était présente à de faibles densités par rapport à d'autres sites des Caraïbes (tableau 4). D'après les différences de densité et de taille entre les strates d'habitat (figures 2 et 3), nous pouvons interpréter que les herbiers abritaient probablement les individus les plus jeunes (d'où les tailles nettement plus petites observées chez les individus présents dans les sites CEL et les strates d'herbier), bien qu'aucun juvénile n'ait été repéré pendant les missions d'observation.

L'estimation de l'abondance totale des holothuries à Old Providence et à Santa Catalina (tant du point de vue de la richesse spécifique que de la taille du stock) exclut la possibilité d'une exploitation commerciale des stocks naturels. Dans le domaine de la pêche, la règle générale est qu'il faut une biomasse vierge de 20 % pour garantir une exploitation viable (Restrepo et al. 1998). Dans le cas des holothuries, il a aussi été démontré que l'exploitation d'une biomasse vierge de seulement 5 % a conduit à l'épuisement des stocks (Uthicke 2004). Si nous appliquons ces principes à la taille estimée des populations actuelles, une pêche durable impliquerait de limiter les prélèvements annuels à seulement 944 holothuries, à savoir un chiffre trop faible pour assurer la viabilité économique d'une exploitation des stocks naturels.

Malgré sa petite taille, cette population pourrait toutefois supporter la capture de géniteurs en vue de l'établissement de fermes aquacoles en mer. L'objectif serait alors de prélever des holothuries adultes dans le stock sauvage et de les conditionner en bacs dans le but de recueillir des œufs viables, un aspect déterminant pour l'élevage (Morgan 2000). Or, les larves planctoniques d'holothuries ont un très faible taux de survie, et l'on estime parfois qu'un seul individu de la cohorte parvient au stade de juvénile (Purcell et al. 2012), d'où une relation négative entre la densité de stockage des larves et la survie jusqu'à la fixation (Battaglione et Bell 2004). De plus, ce faible taux de survie au stade larvaire est suivi d'une prédation importante des juvéniles par les poissons carnivores, les oiseaux, les tortues, les étoiles de mer, les crabes, les gastéropodes et autres invertébrés (Dance et al. 2003 ; Francour 1997). Ce problème se pose quand les enclos sont aménagés en pleine eau, où il est difficile de se prémunir contre ces prédateurs (Purcell et al. 2012). Le prélèvement d'un stock de géniteurs assez nombreux pour garantir l'approvisionnement en larves d'un élevage aquacole risquerait donc de réduire le nombre de larves disponibles pour la population sauvage. Toute décision concernant le nombre d'adultes prélevés dans le milieu naturel devra donc être prise avec grande prudence. Par ailleurs, les sites de concentration où les densités sont beaucoup plus fortes (figure 3) risquent d'être davantage ciblés dès qu'il y aura une demande commerciale, car la pêche y est bien plus facile et rapide. L'épuisement de ces sites à forte densité pourrait avoir des effets préjudiciables sur les populations d'holothuries d'Old Providence et de Santa Catalina, voire provoquer un effet Allee (Uthicke 2004), et il faudra absolument en tenir compte si la pêche venait à être autorisée.

Étant donné la demande toujours plus forte de bêche-de-mer, il est inévitable que l'exploitation des holothuries soit considérée comme une nouvelle source de revenus. Toutefois, la mise à l'étude de cette possibilité économique doit impérativement s'appuyer sur une bonne connais-

sance de l'état des stocks locaux. Sur la base de nos résultats, nous formulons les recommandations ci-après.

- L'exploitation des stocks naturels de l'holothurie *H. mexicana* ne doit pas être envisagée dans les îles d'Old Providence et de Santa Catalina.
- Les prélèvements annuels de *H. mexicana* dans le milieu naturel en vue d'activités aquacoles devront être limités à 944 individus.
- S'il est envisagé d'établir des élevages marins, des mesures devront être prises pour prévenir le braconnage d'animaux sauvages et leur commercialisation en tant qu'animaux d'élevage.
- Bien que les sites de concentration puissent constituer une source de géniteurs, ils ne doivent pas être épuisés. Les prélèvements pourraient plutôt être effectués dans les zones de faible densité, de manière à protéger les sites de concentration et à assurer un approvisionnement suffisant en larves.

Remerciements

Nous souhaitons témoigner notre profonde gratitude aux pêcheurs d'Old Providence et de Santa Catalina qui ont pris part à tous les aspects de ce projet et l'ont considérablement amélioré en partageant leurs connaissances avec nous. Nous remercions aussi le personnel de Fish and Farm Cooperative Enterprise et de Sony dive shop, en particulier Rosana Torres et June Marie Mow. Nous remercions l'agence CORALINA du soutien logistique qu'elle nous a apporté. Nos remerciements vont également à Julio Andrade pour l'aide qu'il nous a fournie sur le terrain, ainsi qu'à Laura Rodriguez pour son assistance lors des recherches pratiques et documentaires. Ce projet s'inscrit dans le cadre de l'initiative publique Plan San Andrés, et a été financé au titre du programme Fase I de un Proyecto de Ciencia, Tecnología e Innovación para el desarrollo de técnicas de cultivo de especies marinas a escala de laboratorio y de planta piloto con fines comerciales, accord de coopération n° 9677-20-822-2013 entre Fish and Farm Cooperative Enterprise et Unidad nacional para la gestión del riesgo de desastres — Fondo nacional de gestión del riesgo de desastres, Presidencia de la República.

Bibliographie

- Akaike H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. p. 267–281. In: Petrov B.N. and Csaki F. (eds). Second International Symposium on Information Theory. Budapest, Hungary: Akademiai Kiado.
- Alfonso-Hernandez I. 2006. National Report Cuba. p. 141–144. In: Bruckner A.W. (ed.). Proceedings of the CITES workshop on the conservation of sea cucumbers in the families Holothuriidae and Stichopodidae. 1–3 March 2004. Silver Spring, United States of America: NOAA Technical Memorandum NMFS-OPR 34. 244 p.
- Battaglione S.C. and Bell J.D. 2004. The restocking of sea cucumbers in the pacific islands. p. 109–132. In: Bartley D.M. and Leber K.L. (eds). Case Studies in Marine Ranching. FAO Fisheries Technical Paper No. 429. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization from the United Nations. 213 p.

- Bitter R.S. 1988. Análisis multivariado de la comunidad asociada a *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy. PhD. Thesis. Caracas, Venezuela: Universidad Central de Venezuela. 153 p.
- Bitter R.S. 1999. Benthic communities associated to *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) at three localities of Morrocoy Nacional Park, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 47:443–452.
- Borrero-Pérez G.H., Benavides-Serrato M. and Diaz-Sanches C.M. 2012. Equinodermos del Caribe colombiano II: Echinoidea y Holothuroidea. Santa Marta, Colombia: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras. 252 p.
- Burnham K.P. and Anderson D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. 2nd Edition. New York, United States of America: Springer-Verlag. 488 p.
- Campagna S. and Hand C.M. 1999. Density estimates of giant red sea cucumber (*Parastichopus Californicus*) populations, by dive survey, in the Gulf Islands and Jervis Inlet Areas, British Columbia, Canada, in November 1997 and January 1998. Nanaimo, Canada: Fisheries and Oceans Canada, Science Branch, Pacific Region, Pacific Biological Station. 53 p.
- Conde J.E. 1997. Après les bébés phoques, les concombres de mer. *La Recherche* 304:61–64.
- Dance S.K., Lane I. and Bell J.D. 2003. Variation in short-term survival of cultured sandfish (*Holothuria scabra*) released in mangrove-seagrass and coral reef flat habitats in Solomon Islands. *Aquaculture* 220:495–505.
- Francour P. 1997. Predation on holothurians: A literature review. *Invertebrate Biology* 116:52–60.
- Geister B.J. 1992. Modern reef development and Cenozoic evolution of an oceanic island / ref. complex: Isla de Providencia (western Caribbean Sea, Colombia). *Erlangen* 27:1–70.
- Gómez-López D.I., Segura-Quintero C., Sierra-Correa P.C. and Garay-Tinoco J. 2012. Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives De Andrés" -INVEMAR- y Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina -CORALINA-, Santa Marta, Colombia. 180 p.
- Guzman H.M. and Guevara C.A. 2002. Population structure, distribution, and abundance of three commercial species of sea cucumber (Echinodermata) in Panama. *Caribbean Journal of Science* 38(3–4):230–238.
- Hammond L.S. 1981. An analysis of grain size modification in biogenic carbonate sediments by deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata). *Limnology and Oceanography* 26(5):898–906.
- Hothorn T., Zeileis A., Millo G. and Mitchell D. 2010. Package 'lmtest'. Testing Linear Regression Models.
- Jackman S., Zeileis C.M., Fearon J., Jackman M.S. and MCMCpack S. 2012. Package 'pscl'. Stanford University, United States of America: Political Science Computational Laboratory.
- Menza C. and Finnen E. 2007. Manual for the sampling design tool for ArcGIS. NOAA Center for Coastal Marine Monitoring.
- Morgan A.D. 2000. Induction of spawning in the sea cucumber *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea). *Journal of the World Aquaculture Society* 31:186–194.
- Purcell S.W., Hair C.A. and Mills D.J. 2012. Sea cucumber culture, farming and sea ranching in the tropics: Progress, problems and opportunities. *Aquaculture* 368–369:68–81.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: The R Foundation for Statistical Computing. 409 p.
- Restrepo V.R., Thompson G.G., Mace P.M., Gabriel W.L., Low L.L., MacCall A.D., Methot R.D., Powers J.E., Taylor B.L., Wade P.R. and Witzig J.F. 1998. Technical guidance on the use of precautionary approaches to implementing national standard 1 of the Magnuson-Stevens fishery conservation and management act. NOAA Technical Memorandum NMFS-F/SPO 31. United States of America: National Oceanic and Atmospheric Administration. 54 p.
- Rodríguez F.A., Vergara W. et Agudelo-Martínez V. 2013. Premières observations sur les espèces et la pêche d'holothuries de la Caraïbe colombienne. *La Bêche-de-mer, Bulletin d'information de la CPS* 33:9–13.
- Rodríguez-Milliet E. and Pauls S.M. 1998. Sea cucumbers fisheries in Venezuela. p. 513–516. In: Mooi R. and Telford M. (eds). Echinoderms. Proceedings of the Ninth International Echinoderm Conference, San Francisco, August 1996. San Francisco, United States of America: Balkema. 923 p.
- Sambrano A. 1987. Actividad sedimentívora de *Isostichopus badiionotus* e *Holothuria mexicana* (Echinodermata: Holothuroidea) en bajos de *Thalassia*. Trabajo Especial de Grado. Caracas, Venezuela: Universidad Simón Bolívar. 131 p.
- Shiell G.R. and Knott B. 2010. Aggregations and temporal changes in the activity and bioturbation contribution of the sea cucumber *Holothuria whitmaei* (Echinodermata: Holothuroidea). *Marine Ecology Progress Series* 415:127–139.
- Toral-Granda V. 2008. Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in Latin America and the Caribbean. p. 213–229. In: Toral-Granda V., Lovatelli A. and Vasconcellos M. (eds). Sea cucumbers: A global review of fisheries and trade. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 516. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization from the United Nations. 317 p.

- Tagliafico A., Rangel M.S. and Rago N. 2011. Distribución y densidad de dos especies de holoturoideos en la isla de Cubagua, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 59(2):843–852.
- Uthicke S. 2004. Overfishing of holothurians: Lessons from the Great Barrier Reef. p. 163–172. 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 No. 463. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization from the United Nations. 425 p.
- Wickham H. 2007. Reshaping data with the reshape package. *Journal of Statistical Software*: 21(12):1–20.
- Wickham H. 2009. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. New York, United States of America: Springer-Verlag. 213 p.
- Yochum N., Starr R.M. and Wendt D.E. 2011. Utilizing fishermen knowledge and expertise: Keys to success for collaborative fisheries research. *Fisheries* 36:593–605.
- Young C.M. and Chia F.S. 1982. Factors controlling spatial distribution of the sea cucumber *Psolus chitonoides*: Settling and post settling behaviour. *Marine Biology* 69:195–205.