

N° d'ordre : 2695

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX I

ÉCOLE DOCTORALE DE SCIENCES DU VIVANT, GEOSCIENCES, SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

par **M^{lle} Céline DESCLAUX**

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : **OCEANOGRAPHIE**

INTERACTIONS HOTES-PARASITES :
DIVERSITE, MECANISMES D'INFESTATION ET IMPACT DES
TREMATODES DIGENES SUR LES COQUES *Cerastoderma edule*
(MOLLUSQUE BIVALVE) EN MILIEU LAGUNAIRE MACROTIDAL

Soutenu le : 16 juillet 2003

Après avis de :

Mme Fernanda RUSSELL-PINTO, Professeur
M. Serge MORAND, Directeur de Recherche CNRS

Rapporteur
Rapporteur

Devant la commission d'examen formée de :

M. Guy BACHELET, Directeur de Recherches CNRS, Bordeaux 1
M. Pierre CHARDY, Professeur, Univ. Bordeaux 1

Directeur de Thèse
Président du Jury
Rapporteur de Soutenance
Directeur de Thèse
Invité spécialiste
Rapporteur
Rapporteur
Examineur

M. Xavier de MONTAUDOUIN, Maître de Conférences, Univ. Bordeaux 1
M. Kurt Thomas JENSEN, Associate Professor, Univ. d'Aarhus (Dk)
M. Serge MORAND, Directeur de Recherches CNRS, Montferrier sur Lez
Mme Fernanda RUSSELL-PINTO, Professeur, Univ. de Porto (P)
M. Frédéric THOMAS, Chargé de Recherches CNRS/IRD, Montpellier

❧ *A mon grand-père,*
à mes parents,
à Julien ❧

➤ Remerciements ➤

Ce travail a été effectué au sein du Laboratoire d'Océanographie Biologique d'Arcachon (Université Bordeaux 1), dirigé par **Monsieur le Professeur Pierre Chardy**. Je le remercie vivement de m'avoir accueillie au sein de son laboratoire et d'avoir accepté de présider ce jury de thèse.

Je souhaite exprimer tous mes remerciements à mes deux directeurs de thèse :

Guy Bachelet, pour avoir permis que cette aventure de quatre ans se réalise, pour avoir financé divers colloques grâce à ses budgets et pour avoir corrigé ce manuscrit malgré le peu de temps laissé... mais heureusement les plumes et le goudron ont été évités de peu...

Xavier de Montaudouin, pour m'avoir, déjà lorsque j'étais encore toute petite avec mes longues nattes, donné la chance de découvrir le monde fabuleux des parasites. Je vous remercie plus que grandement pour votre confiance tout au long de ces quasi 5 années passées ensemble, de votre attention, de vos conseils avisés, de votre bonne humeur permanente, de votre soutien sur le terrain jusqu'aux manip. de motopompe 'by night' et j'en passe car la liste des remerciements serait trop grande. Enfin pour conclure, il est vrai que de partager votre bureau a ses avantages : réponses immédiates à mes nombreuses questions, partage de boîtes de chocolats...etc... En revanche, vous me devez quasi 4 ans de salaire en tant que secrétaire de M. de Montaudouin.... Mais, je me contenterai d'une part du gâteau super facile à faire et dont vous avez la recette...

Je souhaite également exprimer ma profonde gratitude aux rapporteurs et membres du Jury :

à **Madame le Professeur Fernanda Russell-Pinto**, pour avoir accepté d'être rapporteur dans ce jury de thèse, pour m'avoir initiée à la découverte des parasites en 3D grâce à la M.E.B. et pour m'avoir accueillie par deux fois à Porto toujours avec beaucoup de gentillesse et de disponibilité. Obrigada.

à **Monsieur Serge Morand**, Directeur de Recherches au CNRS de Montferrier sur Lez, pour avoir apporté son regard avisé sur ce travail de thèse, en acceptant d'être rapporteur mais aussi en me donnant de précieux conseils et avis lors de la soutenance.

à **Monsieur Frédéric Thomas**, Chargé de Recherches au CNRS de Montpellier, examinateur de cette thèse, pour avoir accepté de faire parti de ce jury, malgré un emploi du temps chargé et des nuits à chasser des criquets parasités. Merci également pour les pistes à creuser pour le futur dont la recherche de post-doc.

I wish to thank **Dr Kurt Thomas Jensen** for taking part in this PhD examining board and consequently disrupting his holidays travel way. I'm also very grateful for his review and useful advices concerning the article published in DAO (2002); for reviewing this manuscript and attending the oral communication despite the French language I used in both cases.

Je suis très honorée de votre présence à tous dans mon jury de thèse.

Je ne saurai oublier toute l'équipe du LOB :

Merci **Isa** pour m'avoir cédé ta place en DEA, me laissant l'opportunité de réaliser cette thèse passionnante. Pour moi il est évident que tu fais toujours parti de la 'parasite family'.

Hugues, tu te doutais bien qu'un minuscule paragraphe ne résume pas quasi 5 années de vie commune au sein du labo 5. Tout d'abord merci pour ton amitié, ta gentillesse, ta patience, ta capacité à écouter mes blagues à 2 frs 6 sous, pour avoir supporté mes humeurs parfois dévastatrices et m'avoir lors de ces moments là appris à modérer mes écrits et mes dires et merci pour tes

talents culinaires lors des pique-niques terrain...(1/0 pour moi). Merci aussi pour toutes les fois où tu t'es sacrifié, qu'il pleuve, qu'il vente, qu'il neige ou que l'on grille au soleil, mes prélèvements de coques dans un endroit paradisiaque, La Canelette !!! Enfin, je pense que tu as de grands talents de couturier notamment pour les gigantesques 'S---G' 'milieu marin', si tu vois ce que je veux dire.....(1 partout).

Maintenant c'est à toi de mettre le dernier coup de collier, alors je te dis courage et M---E, mais je sais déjà que tu seras un super Doc. Enfin, et j'en finirai là, ne t'inquiètes pas tes secrets gazéifiés en piscine, ton maillot zébré, tes chaussettes mauves etc... seront bien gardés secret et bien sûr une super surprise est déjà en préparation : vengeanceeeeeeee !!!

M^{elle} Raigné je ne t'oublie pas, bien évidemment, d'abord merci pour ton amitié, pour notre quotidien au labo 5 rendu plus agréable, pour tes grimaces hallucinantes (j'ai des preuves photographiques récentes), pour ta tarte aux tomates et aussi pour ta précieuse aide dans la recherche des H. quissetensis et autres parasites de gastéropodes. Bien sûr je ne révélerai pas que tu es la spécialiste de la mesure au μm près des pénis de nasse.... Il est vrai que nous aurions pu t'offrir pour ton départ un pénissomètre d'or... Et pour finir merci de m'avoir fait l'honneur d'être la marraine de ton super poisson d'avril....

Merci **Marco**, pour ton amitié, et les fins de soirées devant une vidéo style 'la pêche au brochet' ou 'l'art de réussir vos mouches' et pour les fous rires quand tu finissais à l'eau ou lors de vos concours perte de leurres avec Julien. J'espère que l'on pourra vous revoir très bientôt avec la **Miss Emma** à qui je souhaite une très bonne thèse. Alors rendez-vous pour un super gueuleton au bord d'un lac ?

Merci à tous les étudiants qui se sont succédés pour partager le quotidien de la vie du Labo 5 et pour avoir travaillé avec nous sur les parasites. Je pense à **Aude, Peggy, Manu, Carole, Audrey L., Marie-Céline, Laetitia, Stéphanie, Benoît, Guillaume, Nico, etc...** MERCI de votre aide et surtout pour vos nuits sacrifiées lors des fameuses chronobiologie.

En parlant de chronobiologie, un grand merci aussi à **Juju ou Tioffo** pour son aide, sa gentillesse et maintenant pour son amitié. Je te souhaite sincèrement de trouver ta voie en hydrobiologie (je crois que c'est bien parti d'ailleurs), bon courage et bonne continuation...

Merci à **Fred, K-Lou, Amaia, Tiffaine, Laure, Petite Véro, Bruno ...** pour les bons moments passés au labo ou hors labo.

Enfin merci à mes camarades thésards pour les moments partagés ensemble, je pense à **Astrid, Emmanuelle**, bon courage dans la recherche d'un poste, et maintenant je pense à **Valérie, Corine** bon courage pour la continuation et la fin de thèse, mais je ne me fais pas de soucis...

Merci également aux autres permanents du LOB, je pense à :

- **B. Sautour** pour m'avoir permis d'effectuer des vacances, prêté ses cours et permis de baby-sitter sa ribambelle de neveux,
- **M. Capdepu**y sans qui je n'aurais sans doute pas eu ces 2 demi-postes d'Ater,
- **N. Raymond** et à **Y. del Amo** respectivement pour leurs cours et leurs conseils en Biochimie et Ecologie/Biologie cellulaire,
- **mon R'né**, le moulin à blagues et humour de ce labo sans qui l'ambiance serait plus que tristounette, merci aussi pour mon bain à bulle géant spécial coques et pour avoir été mon binôme de piscine (no comments...),
- **M. Leconte** pour ses nombreuses interventions sauvetage en informatique,
- **Y. Montel** et **Line** pour leur gentillesse et les longues discussions,
- **P. Lebleu** pour son aide pour la création d'appareillage 'high tech', je pense à l'aspirateur des mers, mais aussi pour avoir été le marin des motopompes by night.

Une spéciale dédicace à notre marin de la Station Marine, **Pascal M.**, pour toutes les fois où tu nous as amenés vers nos sites de prélèvements, pour tes sifflements divers (oiseaux, dauphins,...). Merci et rendez-vous l'an prochain à 'El Meson'.

*Je tiens également à remercier **F. Truong, D. Moreno, R. Cazes** et depuis peu **N. Gueguen**, pour leur aide dans les démarches administratives de frais de mission, de billets d'avion, d'envoi de thèse et j'en passe...Merci beaucoup car sans vous nous serions perdus.*

*Merci à **Agnès** pour son aide dans la recherche de références bibliographiques et elles sont nombreuses, en raison de ce sujet plus parasitologie qu'océanographie.*

*Merci également à **Marie-Claude** et **Micheline**, les patronnes de la cantine, qui nous préparent le café chaque jour et partagent nos repas.*

*Merci aussi à **Monique** et **Bruno V.**, au labo depuis moins longtemps mais qui nous rendent le quotidien ô combien plus agréable par leur gentillesse et leur aide dans les tâches de tous les jours.*

*Je n'oublie bien évidemment pas ma deuxième équipe d'adoption depuis 1 an, cette fois-ci en enseignement, je pense tout particulièrement et je remercie grandement toute l'équipe du DUSA : **M-L Santucci, E. Buffan-Dubau, F. Marc, M. Valat, V. Domec, P. Chauchard, Yves, M-J Jacobin...** pour leur aide et plus particulièrement **Carine Ferrand** qui m'a hébergée, aidée, guidée, prêtée ses cours et j'en passe... merci à vous tous.*

*Merci également à **B. Vitte** qui m'a concédé pas mal de son temps pour mes 'révisions' dissections et avec qui j'ai eu la chance de faire les TP d'Ecologie à Arcachon.*

Enfin dans un registre plus personnel je tiens à remercier :

***Ma famille** pour m'avoir permis de réaliser ce qui me plaisait, m'avoir toujours encouragée dans mes démarches et mes choix et pour m'avoir épaulée lors des périodes critiques d'exams et dépôts de dossiers car je sais que je ne suis pas toujours facile à vivre.*

***Papi Robert** pour avoir toujours été fier de ce que je faisais, même si tu n'as pas pu assister à la finalité de ce que j'entreprenais.*

***Ma 'belle-famille'** pour m'avoir soutenue au cours de la rédaction de cette thèse pour leur intérêt, leurs gentilles attentions (dont l'exemption du footing du dimanche) ainsi que par leur présence lors la soutenance de cette thèse.*

*Et enfin, mon **Julien**, sans qui je n'aurai jamais fini cette thèse dans les temps. Merci de m'avoir coachée, poussée à bout pour finir le manuscrit. Merci pour avoir subi mes répétitions de cours de géologie, pour avoir relu au moins trois fois cette thèse et surtout surtout : Merci de m'avoir supportée pendant cette année qui a dû te paraître interminable car je sais que j'ai été horrible et que tu as été d'une patience exemplaire. Merci aussi tout simplement d'être toi et de partager ma vie qui serait bien triste et monotone sans toi. Et je finirai tout simplement par trois lettres qui sont souvent les intitulés de nos mails ---.*

Avant-propos

Ce sujet s'inscrit dans le thème 4 de l'UMR 5805 (Ecosystèmes aquatiques) et dans le cadre de l'Action de Recherche Thématique 'Dynamique des Populations' du Programme National Environnement Côtier (dans la suite de l'action menée dans le Programme National sur le Déterminisme du Recrutement - GLOBEC-France-PNDR).

Cette thèse a été financée par le Ministère de L'Education Nationale, de la Recherche et de la Technologie.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
Chapitre 1	
LES TREMATODES DIGENES : PHYLOGENIE – BIOLOGIE – IMPACTS SUR LES MOLLUSQUES MARINS HOTES	
<hr/>	
I. INTRODUCTION	7
II. IDENTITE DES TREMATODES DIGENES	8
II.1. Classification et phylogénie : des Plathelminthes aux Echinostomatidae.....	8
II.1.1. Phylum des Plathelminthes	8
II.1.2. Les Neodermata	11
II.1.3. Classe des Digènes	13
II.1.4. Famille des Echinostomatidae	14
II.1.5. Genres <i>Himasthla</i> et <i>Curtuteria</i>	15
II.2. Caractéristiques des Trématodes Digènes	17
II.2.1. Caractéristiques anatomiques	17
II.2.2. Mode de vie et spécificité	19
a. Adaptations à la vie parasite	19
b. Spécificité de l'infestation	20
c. Spécificité tissulaire dans l'hôte	21
II.2.3. Stades larvaires	21
a. Miracidium	23
b. Sporocystes et rédies	23
c. Cercaires	23
d. Métacercaires	24
II.2.4. Modalités du cycle de vie général des Digènes	25
III. IMPACTS CONNUS DES TREMATODES DIGENES SUR LES MOLLUSQUES MARINS.....	30
III.1. Impact des Digènes au niveau individuel	30
III.1.1. Premier hôte intermédiaire	30
a. Castration parasitaire et mortalité.....	30
b. Réduction de la fécondité.....	32
c. Altération de la croissance.....	32
III.1.2. Second hôte intermédiaire	33
III.1.3. Changement de la réponse hôte aux stress environnementaux	37
a. Hypoxie du milieu	37
b. Pollutions.....	37
c. Température - dessiccation.....	38
III.2. Impact des Trématodes sur les populations	39
III.3. Impact des Trématodes au niveau des communautés	41

Chapitre 2

MATERIELS & METHODES

I. SITES D'ETUDE	45
I.1. Le Bassin d'Arcachon.....	45
I.2. Le Banc d'Arguin	47
I.3. La Canelette	49
II. L'HOTE : LA COQUE, <i>Cerastoderma edule</i> L.....	50
III. METHODE DE COLLECTE DES ORGANISMES	51
III.1. Dynamique des populations de coque.....	51
III.1.1. Densités des populations et structures de taille.....	51
III.1.2. Détermination des différentes cohortes.....	52
III.2. Identification et dynamique de populations de Digènes.....	52
III.2.1. Détermination des Echinostomatidae.....	52
III.2.2. Détermination des autres Digènes.....	53
III.2.3. Dynamique des populations de parasites	53
IV. MESURES <i>in situ</i> DES TEMPERATURES.....	54
V. ANALYSES DE DONNEES.....	54

Chapitre 3

INVENTAIRE DES TREMATODES DIGENES DANS LE BASSIN D'ARCACHON

I. INTRODUCTION	55
II. METHODOLOGIE	59
II. 1. Recherche des hôtes	59
II.1. 1. Les sites d'étude	59
II.1.2. Les hôtes	59
II.1.3. Les prélèvements	61
II.2. Recherche des parasites chez les Mollusques	62
II. 2.1. Recherche des Digènes chez les bivalves (coques).....	62
II. 2.2. Recherche des parasites chez les gastéropodes	62
a. Emission des stades larvaires	62
b. Dissection des organismes	65
II.3. Les parasites	65
III. RESULTATS	69
III.1. Les Digènes de mollusques premiers hôtes intermédiaires.....	69
III.1.1. <i>Hydrobia ulvae</i>	69
III.1.2. <i>Gibbula</i> spp.	71
III.1.3. <i>Littorina littorea</i> et <i>Bittium reticulatum</i>	71

III.1.4. <i>Natica alderi</i> et <i>Rissoa</i> sp.....	71
III.1.5. Les Nassariidae : <i>Nassarius reticulatus</i> et <i>Cyclope neritea</i>	73
III.1.6. La coque : <i>Cerastoderma edule</i>	75
III.2. Les Digènes de mollusques seconds hôtes intermédiaires.....	75
III.3. Les parasites non Trématodes des coques.....	77
III.4. Données existantes sur les Digènes au sein du Bassin d’Arcachon.....	79
IV. DISCUSSION.....	83
IV.1. Parasites des gastéropodes	83
IV.2. Parasites des bivalves.....	85

Chapitre 4

COMPARAISON ENTRE TROIS ESPECES DU GENRE *Himasthla* ET UN NOUVEL Himasthlineae, *Curtuteria* sp.

I. INTRODUCTION.....	90
II. METHODOLOGIE.....	92
II.1. Préparation pour l’observation des différents stades larvaires.....	92
II.1.1. Emissions expérimentales de cercaires.....	92
II.1.2. Infestation expérimentale de bivalves	92
II.1.3. Désenkystement biochimique des métacercaires d’ <i>Himasthla</i> spp.....	93
II.1.4. Fixation des organismes pour la microscopie optique.....	94
II.1.5. Fixation des organismes pour la Microscopie Electronique à Balayage	95
II. 2. Méthodes d’observation.....	96
II.2.1. En Microscope Optique	96
II.2.2. En Microscope Electronique à Balayage.....	96
II.3. Etude de la population parasite au sein de l’hôte, <i>Cerastoderma edule</i>.....	96
III. RESULTATS.....	100
III.1. Etude de l’Himasthlineae <i>Curtuteria</i> sp.....	100
III.1.1. Etude anatomique et morphologique.....	100
a. Description en Microscopie Optique.....	100
b. Description en Microscopie Electronique à Balayage (MEB).....	104
III.1.2. Etude écologique	106
a. Suivi mensuel	106
b. Cartographie de <i>Curtuteria</i> sp. autour de la conche.....	106
c. Spécificité tissulaire.....	108
d. Recherche du premier hôte de <i>Curtuteria</i> sp.	110
III.2. Comparaison des différents Himasthlineae du Bassin d’Arcachon	110
III.2.1. Comparaison de la morphologie au MEB.....	110
III.2.2. Comparaison des niches écologiques.....	114
III.2.3. Prévalences et abondances d’infestation en Himasthlineae à Arguin.....	116
a. Suivi mensuel des Himasthlineae lors de l’inventaire	116
b. Cartographie des Himasthlineae autour de la conche	116
IV. DISCUSSION.....	118
IV.1. Les Himasthlineae du Bassin d’Arcachon.....	118
IV.2. Infestation des coques : au niveau temporel, spatial, tissulaire.....	121

Chapitre 5
MODALITES D'INFESTATION DE *Cerastoderma edule* PAR *Himasthla quissetensis*

I. INTRODUCTION	127
II. METHODOLOGIE	131
II.1. Recherche du premier hôte infesté	131
II.2. Etudes <i>in situ</i> des processus de dissémination et d'infestation des coques par <i>H. quissetensis</i>	131
II.2. 1. Expériences de transplantation de 1998-2002 : température et hétérogénéité spatiale.....	131
a. Transplantations simples	131
b. Transplantation cumulée	133
c. Transplantation perpendiculaire à l'estran	134
d. Transplantation le long de l'estran	134
II.2. 2. Recherche de cercaires <i>in situ</i> dans la masse d'eau : fluctuations nyctémérales.....	135
II.3. Chronobiologie en laboratoire pour différentes températures et phases lumineuses	135
III. RESULTATS	139
III.1. Premier hôte intermédiaire.....	139
III.2. Transplantations <i>in situ</i>.....	139
III.2.1. Transplantations classiques et températures de l'eau.....	139
III.2.2. Transplantations 'cumulées'	141
III.2.3. Transplantations perpendiculaires au rivage	143
III.2.4. Transplantations le long de l'estran	143
III.3. Cercaires libres dans la masse d'eau	143
III.4. Expériences de chronobiologie	147
IV. DISCUSSION	151
IV.1. Saisonnalité - Dispersion	151
IV.2. Facteurs abiotiques : température et luminosité	153
V. CONCLUSION.....	155

Chapitre 6

IMPACT DES PARASITES TREMATODES SUR LA MORTALITE DE DEUX POPULATIONS DE *Cerastoderma edule*

I. INTRODUCTION 157

II. LE ROLE INDIRECT DES DIGENES DANS LA MORTALITE DES COQUES : LA FAVORISATION 159

Cockle emergence at the sediment surface : ‘favourization’ mechanism by digenean parasites ?..... 159

RESUME: 159

ABSTRACT : 162

INTRODUCTION..... 164

MATERIALS AND METHODS..... 167

Study areas. 167

Sampling procedures. 168

Study of parasite communities by correspondence analysis. 170

RESULTS..... 171

Vertical migration of cockles towards the surface of the sediment 171

In situ survey 171

Laboratory experiment 173

Diversity of digenean parasites at La Canelette and Banc d’Arguin 175

Effects of the 2 dominant trematode species..... 175

Comparison of parasite communities by correspondence analysis 181

DISCUSSION 183

Emergence and disappearing of surface cockles..... 183

Does favourization by digeneans apply to cockles?..... 186

Is there any effect of the digenean community on cockles? 191

III. LE ROLE DIRECT DES DIGENES DANS LA MORTALITE DES COQUES....193

Cockle (*Cerastoderma edule*) population mortality :the role of digenean parasites..... 193

RESUME: 194

ABSTRACT: 196

INTRODUCTION 198

MATERIAL AND METHODS..... 201

Study area 201

Biological models..... 203

Field transplant experiments	204
Host and parasite dynamics survey	204
Data analysis	205
RESULTS.....	207
Transplant experiments	207
Cockle population dynamics	207
<i>H. quissetensis</i> infection phenology.....	211
DISCUSSION	215
IV. CONCLUSION	221

DISCUSSION GENERALE & PERSPECTIVES.....223

BIBLIOGRAPHIE228

ANNEXE I

INTRODUCTION

I. INTRODUCTION

La coque commune, *Cerastoderma edule* (L.), est un Mollusque Bivalve très exploité sur les côtes européennes. A l'instar des autres populations d'invertébrés marins, l'abondance et la biomasse de ces populations subissent des fluctuations spatio-temporelles importantes (Bachelet 1990, de Montaudouin 1995), avec des variations inter-annuelles dont les causes restent le plus souvent indéterminées (Jensen 1992). Les travaux menés sur la biologie de la coque et les facteurs régulant sa dynamique de population ont permis d'acquérir de nombreuses connaissances. Les facteurs intervenant dans cette régulation peuvent être divisés en facteurs abiotiques et en facteurs biotiques. Parmi les facteurs abiotiques ayant un impact sur les populations de coque il y a :

- **la température** qui agit sur la gamétogénèse (Gimaze et Lubet 1972), sur le recrutement (Yankson 1986, André et Rosenberg 1991), sur la période de ponte (Guillou et al. 1992) et sur les mortalités lors des hivers rigoureux (Ducrotoy et al. 1991, Beukema et al. 1993, Strasser et al. 2001a, b) ;
- **la salinité** qui peut engendrer un ralentissement de la croissance pour des conditions de dessalures (Essink et Boss 1985) ;
- **la durée d'émersion en zone intertidale** qui est négativement corrélée au temps d'émersion (Richardson et al. 1980, Jensen 1992, de Montaudouin 1996, de Montaudouin et Bachelet 1996) en relation avec la disponibilité en nourriture (de Montaudouin et Bachelet 1996, Honkoop et Beukema 1997) ;
- **la nature du sédiment** pour la sédentarisation des larves (Snelgrove et al. 1993) et la répartition des populations (Allen 1954) ou les remaniements sédimentaires responsables de fortes mortalités par ensevelissement des populations de coque (Deltreil et His 1970, Dewarumez 1983) ;

- *les MES* qui pour de fortes charges dans le milieu induisent des croissances plus faibles (Essink et Boss 1985) ;
- *la lumière et le rythme nyctéméral* agissent plus particulièrement semble-t-il sur l'activité locomotrice des coques notamment la nuit (Richardson et al. 1993) ;
- *l'hydrodynamisme* qui agit sur la sédentarisation des larves à l'interface eau-sédiment (Mullineaux et Garland 1993, Snelgrove et al. 1993), sur la remise en suspension des juvéniles pour coloniser un habitat plus favorable (Beukema et Vlas 1989, de Montaudouin 1995, 1997) sur la disponibilité des ressources alimentaires (Kamermans 1993) ;
- *l'oxygénation du milieu* (Rosenberg et Loo 1988, Modig et Olafsson 1998)
- *l'eutrophisation* (Labourg et Lasserre 1980), **la présence de macro-algues** (Österling et Pihl 2001) etc.

Les facteurs biotiques les plus évoqués pour leurs impacts défavorables sur les populations sont en premier lieu la compétition et la prédation (Wilson 1991, Rodriguez et al. 1993) puis la bioturbation et le parasitisme.

La compétition concerne essentiellement des ressources trophique et spatiale (Barbault 1992) non seulement au niveau interspécifique (Olafsson 1989, Kamermans 1993) mais aussi au niveau intraspécifique (Williams 1980, Jensen 1992). La compétition spatiale intraspécifique peut se jouer non seulement entre les adultes (de Montaudouin 1995) mais aussi entre les adultes et les juvéniles (André et Rosenberg 1991, Jensen 1993, Bachelet et al. 1992 a, b), avec parfois des effets possibles de cannibalisme des juvéniles par les adultes (de Montaudouin et Bachelet 1996).

La prédation, facteur interspécifique typique, est pleinement prise en compte dans les dynamiques de population de bivalves qui font l'objet de prédatons épibenthiques non

seulement par l'avifaune (Hancock et Urquhart 1965, Labourg et Lasserre 1980, Sutherland 1982 a, b, McArthur 1998a,b) mais aussi par des crustacés Décapodes (Sanchez-Salazar et al. 1987 a, b, Jensen 1992).

La bioturbation d'une espèce sur une autre ou au sein d'une même espèce d'un adulte sur son juvénile entraîne des répercussions au niveau des effectifs de l'espèce 'victime' (Olafsson 1989, Wilson 1991) ou de sa croissance (Murphy 1985).

Enfin *le parasitisme*, en tant que processus de régulation des populations naturelles d'organismes marins, est un thème qui a fait l'objet de peu d'attention en raison des caractéristiques de la relation parasite-hôte : '*discrétion-durabilité*' (Combes 1995). L'étude et la caractérisation de ces interactions parasites-hôtes, aussi bien pour l'hôte que pour le parasite, peuvent être analysées à plusieurs niveaux d'intégration allant de l'analyse moléculaire à l'écosystème (Combes 1995). En effet tout être vivant (hôte ou parasite) est concerné par le parasitisme. Sa définition bien que discutée par les différents auteurs (Zelmer 1998) pourrait globalement être : 'un parasite est un être vivant qui utilise un autre organisme, non seulement comme source d'habitat mais aussi comme source de nutrition et qui se livre en partie ou totalement à la régulation des relations de leurs hôtes avec leur environnement extérieur'. Trois disciplines fondamentales : l'écologie, la génétique et la biologie permettent d'analyser ces diverses relations étroitement liées. L'écologie des parasites qui sera plus particulièrement abordée au cours de ce travail, peut être analysée comme définit par Combes (1995) au niveau de :

- '*l'horizon*' immédiat du parasite (ex. villosité intestinale, ...ou la séquence adjacente de l'ADN d'un parasite) ;
- la cellule ou l'organe ;
- l'individu-hôte ;
- la population-hôte ;

- l'écosystème hôte.

Les effets sublétaux des parasites Trématodes Digènes sur les *individus* sont bien documentés, contrairement à ceux concernant les *populations* et les *communautés* hôtes qui restent spéculatifs. Quelques modèles ont essayé :

- de représenter la complexité des cycles de vie des parasites, afin de comprendre les processus de régulation des parasites et des populations hôtes (Anderson et May 1978, Dobson et Hudson 1986, Kuris et Lafferty 1992, Morand et al. 1999) ;
- mais aussi d'intégrer le parasitisme dans les modèles d'écosystèmes (Morand et Gonzalez 1997).

Il est, en effet, beaucoup plus difficile d'étudier l'effet des parasites sur de larges échelles de temps et sur des populations entières d'hôtes, d'autant plus que '*le parasite est un acteur qui joue dans l'ombre, et que l'on ne voit pas*' (Combes 1995). A cela s'ajoute, également, la petite taille des parasites et la complexité de leur cycle de vie.

Les écologistes ont donc souvent ignoré ce facteur biotique qu'est le parasitisme, relatant essentiellement des effets à l'échelle de l'individu, tels que la castration (Deltreil et His 1970 ; Mouritsen et Jensen 1994), la réduction du taux de croissance (Huxham et al. 1993), les modifications du comportement (Lauckner 1983, Jensen et al. 1999) ou la diminution de la résistance face aux stress environnementaux (Lauckner 1983, Wegeberg 1998). Néanmoins, depuis quelques années, de réels efforts ont été effectués concernant l'étude du parasitisme sur les populations, les communautés et les écosystèmes. Lauckner (1984a), Souza (1990, 1991), Gorbushin (1997), Jensen et Mouritsen (1992), Thomas et al. (1997) sont parmi les premiers chercheurs à avoir entrepris des travaux concernant l'effet des parasites sur les *populations* d'invertébrés marins. Récemment, l'étude de l'impact des Digènes sur les populations et communautés de crustacés (Thomas 1996, Meißner et Bick

1997, 1999) ou de bivalves tels que les coques *Austrovenus stutchburyi* (Mouritsen 2002) et *Cerastoderma edule* (de Montaudouin et al. 2000, Desclaux et al. 2002) a pris un certain essor.

Aussi dans cette thèse, après une revue des connaissances actuelles sur les parasites Digènes (**Chapitre 1**) et une description sommaire du site d'étude et du modèle biologique hôte (la coque, *Cerastoderma edule*) (**Chapitre 2**), le premier travail a consisté à recenser l'ensemble des parasites Trématodes Digènes dans les communautés de bivalves (notamment les coques, moules et palourdes), mais aussi de gastéropodes (nasses, cyclopes, gibbules, etc.) du Bassin d'Arcachon par des suivis mensuels ou des prélèvements ponctuels (**Chapitre 3**). A cela s'est ajoutée également une comparaison avec les rares études précédemment effectuées au sein du Bassin d'Arcachon sur certaines de ces espèces hôtes (Lespès 1857, Deltreil et His 1970, 1972, Deblock 1979, 1980, Madani 1989, Javanshir 1999, de Montaudouin et al. 2003). Une nouvelle espèce, apparemment non décrite jusqu'ici en Europe, a été découverte et son étude en Microscopie Electronique a été réalisée dans le but de parfaire son identification avec si possible des espèces du même genre déjà connues au sein du Bassin d'Arcachon (**Chapitre 4**).

L'un des objectifs principaux de ce travail était de comprendre les mécanismes d'infestation des mollusques par les parasites dominants en intégrant la variabilité spatio-temporelle des Digènes. Dans un premier temps, la discontinuité spatiale entre hôte-amont et hôte-aval au sein d'un même cycle parasitaire, impliquant des phénomènes de dispersion a été évaluée. Ensuite, le rôle des paramètres abiotiques (température et lumière) et biotiques (charge parasitaire pré-installée) a été abordé à travers des expériences *in situ* et en laboratoire. Ces travaux seront présentés dans le **Chapitre 5**.

Enfin, dans le **Chapitre 6**, l'impact des Digènes dominants sur deux populations de coques, *Cerastoderma edule*, a été étudié, via la dynamique des parasites dominants ainsi que par des expériences et des échantillonnages haute fréquence sur le terrain. Le but était principalement de déterminer la part du parasitisme dans la régulation des populations de coques en terme de mortalité, par favorisation et par action directe du parasite.

Chapitre 1

LES TREMATODES DIGENES : PHYLOGENIE – BIOLOGIE – IMPACTS SUR LES MOLLUSQUES MARINS HOTES

I. INTRODUCTION

Ce premier chapitre a pour objet d'effectuer un état des connaissances actuelles sur les Trématodes Digènes* et sur leur relation avec leurs hôtes. Les relations parasite-hôte sont souvent comparées aux relations prédateur-proie (Combes 2001). Néanmoins, la grande différence entre ces deux relations est que la capture et l'ingestion de la proie par le prédateur sont 'visibles et instantanées'. En revanche, dans le système parasite-hôte, l'essentiel de la relation commence après la rencontre :

- 1) soit par destruction du stade infestant par l'hôte ;
- 2) soit par la survie durable du parasite dans l'hôte.

Cette seconde phase de la relation parasite-hôte qui succède à *la rencontre* est appelée la *compatibilité* (Combes 1995). Si les filtres de rencontre et de compatibilité sont ouverts, il y aura *interaction durable* entre ces deux partenaires (Combes 1995). Pour cela, il est évident que l'intérêt du parasite est de développer des adaptations lui permettant de rencontrer son hôte et de survivre dans ce dernier.

Dans ce premier chapitre, après avoir resitué les Trématodes Digènes dans un contexte phylogénétique et taxonomique, seront abordés : leurs caractéristiques, leur cycle de vie et leurs particularités adaptatives, notamment à la vie parasitaire. Dans la seconde partie de ce chapitre, les connaissances actuelles de l'impact de ces parasites sur leurs hôtes (premier et second hôtes intermédiaires) seront développées, aussi bien au niveau de l'individu qu'à celui des populations et des communautés d'invertébrés marins.

***Digènes** : vers parasites du groupe des Trématodes qui suivent un cycle de vie complexe comportant plusieurs générations et, en général, le passage dans deux hôtes ; les phases larvaires se déroulent toujours dans un mollusque et les adultes vivent dans un viscère de vertébré (surtout intestin et ses dépendances).

II. IDENTITE DES TREMATODES DIGENES

Les Trématodes Digènes appartiennent au phylum des Plathelminthes. Actuellement, la phylogénie des Plathelminthes est en pleine évolution en raison de l'utilisation récente des outils moléculaires et génétiques. Aussi, cette première partie abordera les modifications de la phylogénie des groupes descendants de ce phylum et ce jusqu'aux Digènes et à la famille des Echinostomatidae à laquelle appartiennent les espèces du genre *Himasthla*, parasites dominants observés au sein du Bassin d'Arcachon (de Montaudouin et al. 2000), mais également dans de nombreux systèmes côtiers (Lauckner 1980, 1983).

II.1. Classification et phylogénie : des Plathelminthes aux Echinostomatidae

II.1.1. Phylum des Plathelminthes

Les Plathelminthes sont des vers aplatis dorso-ventralement et à symétrie bilatérale. Ils sont caractérisés par l'absence de coelome, d'anus et de système circulatoire. Leur système excréteur est composé de protonéphridies ou 'cellules flammées' et leur épiderme de cils vibratiles remplacés, chez les formes adultes, par une cuticule.

Le phylum des Plathelminthes regroupe au moins 20 000 espèces (Caira et Littlewood 2001) bien que la majorité d'entre elles soient encore inconnues (Rohde 1994). Le nombre et la diversité des parasites sont sous-estimés en raison :

- de la description des parasites uniquement réalisable après identification des espèces hôtes ;

- de leur petite taille, rendant leur identification difficile, même lorsque les espèces hôtes sont bien connues (Poulin et Morand 2000).

Ce phylum montre une grande diversité morphologique, d'habitat, de biogéographie et de stratégies de vie (Littlewood et al. 1999a). Classiquement, les Plathelminthes sont divisés en Turbellariés, organismes en majorité libres, et en trois classes parasites : les Trématodes, les Monogènes et les Cestodes (ce dernier groupe incluant les Amphilinidea, les Gyrocotylidea et les Eucestoda) (Rohde 1994). Le phylum des Plathelminthes est cependant en évolution permanente en raison des nouvelles hypothèses phylogénétiques et de trois causes méthodologiques :

- la pratique accrue de la méthode cladistique ;
- l'utilisation de nouveaux caractères notamment ultrastructuraux ;
- le développement de la systématique moléculaire (ARN 18S et 28S) (Justine 1998).

Justine (1998) considère deux groupes dans ce phylum à partir de caractères communs des organismes (**Figure I.1**) ; ce sont les :

- **Trepaxonemata** : groupe basé sur la présence d'un axonème* dont le centre est spiralé dans les spermatozoïdes. Ce groupe inclut les Polycladida, les Seriata, les Rhabdozoela et les grands groupes libres (ex. Turbellaria) ;
- **Neodermata** : groupe basé sur le renouvellement de l'épithélium à la fin de la vie larvaire. Ce dernier groupe inclut exclusivement des Plathelminthes parasites (Trématodes, Monogènes, Cestodes).

C'est à ce second groupe qu'appartiennent les parasites Trématodes Digènes. Concernant les Neodermata, Rohde (1994) considère ce groupe comme monophylétique**, sur la base d'évidences morphologiques ultrastructurales.

***axonème** : microtubules répartis en une paire centrale et neuf paires périphériques constituant des filaments disposés dans l'axe d'un cil ou d'un flagelle (sorte de cil) que l'on retrouve en particulier dans le spermatozoïde, et qui permet à celui-ci d'avancer en bougeant à la manière d'un 'poisson'.

****monophylétique** : en systématique phylogénétique, groupe qui comprend une espèce ancestrale et tous ses descendants. Un groupe monophylétique est défini par au moins une synapomorphie

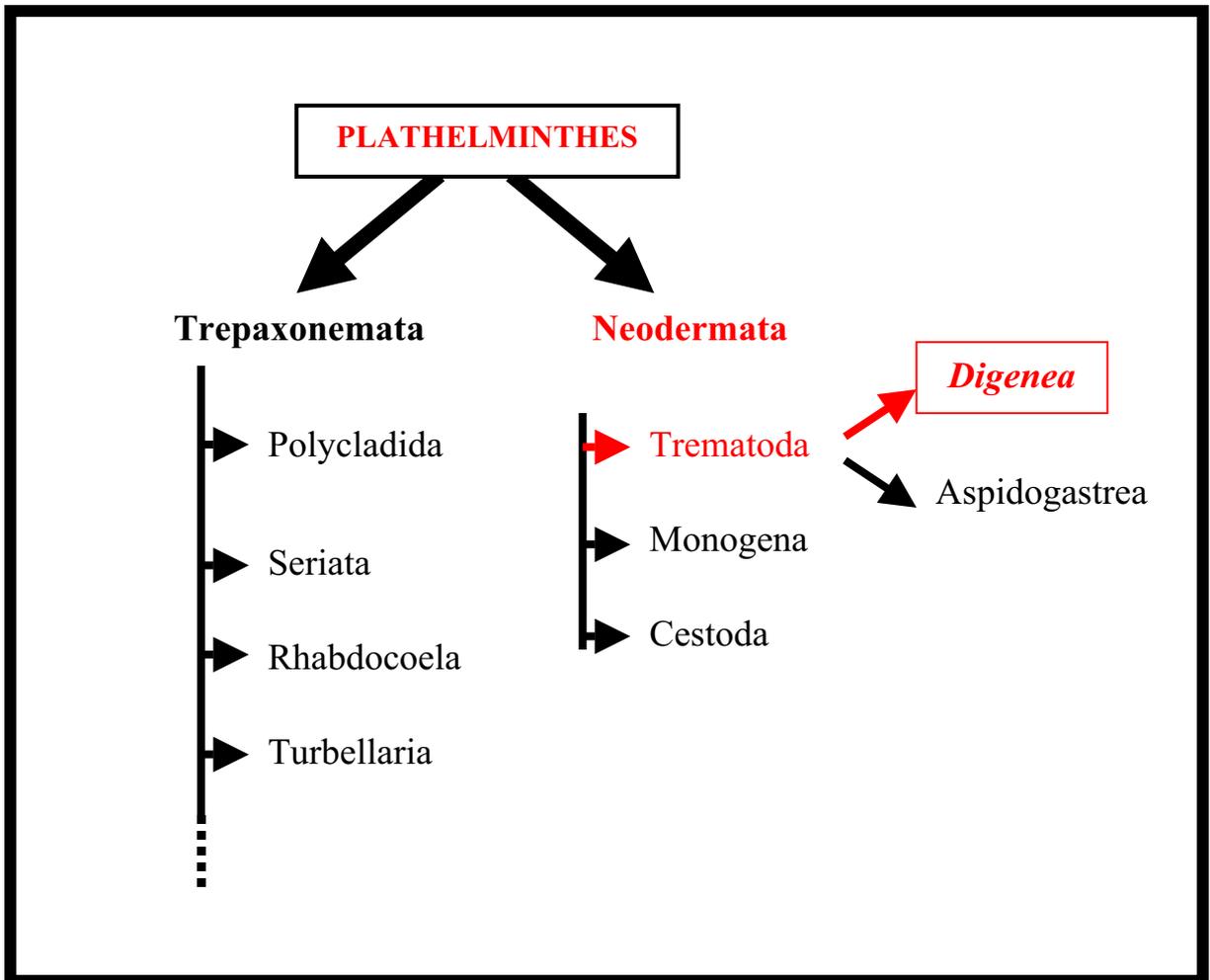


Figure I.1. Place des Digènes dans le groupe des Plathelminthes.

II.1.2. Les Neodermata

Tous les Neodermata ont en commun un néoderme ou tégument, un épiderme cilié et des protonéphridies ou 'cellules flammées'. Ce sont tous des endo-, méso- ou ectoparasites (Cassier et al. 1998). La vaste majorité de ces vers plats appartient aux Trématodes (Digenea et Aspidogastrea), aux Monogènes (Monopisthocotylea et Polyopisthocotylea) et aux Cestodes (Amphilinidea, Gyrocotylidea et Eucestoda). La monophylie, de ces groupes parasites majeurs, originellement proposée sur la base d'évidences morphologiques (Ehlers 1984 cité par Rohde 1994), a été vérifiée par de récents travaux utilisant :

- les techniques de séquençage en biologie moléculaire (ARN/ADN) ;
- ou la comparaison de bases de données morphologiques et de séquences de rADN 18S (Littlewood et al. 1999a).

Les Neodermata forment bien un monophylum indiscuté (Justine 1998, Littlewood et al. 1999a,b, Caira et Littlewood 2001). Cependant, Littlewood et al. (1999a) assimilent les Trématodes (Aspidogastrea + Digenea) au groupe sœur* des autres Neodermata.

Un nombre de synapomorphies** convaincantes supporte la monophylie des Trématodes, comme la présence :

- d'un pore excréteur postérieur ;
- d'un système reproductif avec canal de Laurer ;
- de cellules épidermales ciliées chez les larves avec des nuclei intra-épithéliaux, séparés de tous les autres par le néoderme ;
- d'organes copulateurs mâles à cirrus ;
- d'une ventouse postérieure ou ventrale délimitée par du parenchyme avec des capsules distinctes ;

***groupe-sœur** : groupe monophylétique qui a en commun une espèce ancestrale qui lui est propre, et forme avec elle un groupe monophylétique de rang supérieur.

****synapomorphie** : caractère apomorphe*** partagé par deux ou plusieurs taxons.

*****apomorphe** : qualifie, dans une séquence de transformations évolutives d'un caractère, l'état dérivé d'un état ancestral. On dit aussi caractère apomorphe ou dérivé.

Superfamilles	Nombre de familles	Nombre de genres
Digènes	156	2553
Allocreadioidea	3	179
Clionostomoidea	1	13
Cyclocoeloidea	4	45
Diplostomoidea	10	158
Echinostomatoidea	21	213
Hemiuroidea	16	358
Gymnophalloidea	12	176
Lepocreadioidea	10	162
Microphalloidea	3	85
Notocotyloidea	7	76
Opisthorchioidea	8	236
Paramphistomatoidea	15	162
Plagiorchioidea	29	462
Schistosomatoidea	3	84
Transversatrematoidea	1	5
Troglotrematoidea	7	29
Zoogonoidea	6	110

Tableau I.1. Nombre de superfamilles, familles et genres au sein des Trématodes Digènes (d'après Caira et Littlewood 2001).

et l'utilisation d'invertébrés (mollusques) et de vertébrés comme hôtes facultatifs ou obligatoires dans leur cycle de vie (Littlewood et al. 1999b, Caira et Littlewood 2001).

II.1.3. Classe des Digènes

Avec plus de 2500 genres, la classe des Digènes est de loin le groupe le plus diversifié des Plathelminthes. Elle est le plus souvent considérée au niveau des superfamilles (**Tableau I.1**) (Caira et Littlewood 2001) et non au niveau des ordres. Malheureusement, les relations parmi les 156 familles recensées restent peu connues et par conséquent aucun schéma de niveau de classification supérieur n'a été accepté (Pearson 1992 cité par Caira et Littlewood 2001). Caira et Littlewood (2001) divisent les Digènes en 17 groupes (**Tableau I.1**) et considèrent plutôt le concept de superfamille en se basant sur la combinaison des cycles de vie, de la morphologie des adultes et des caractères des associations hôtes.

Néanmoins, bien que la phylogénie moléculaire des Digènes ne concerne pas le groupe entier, elle s'est développée au niveau des espèces (Morgan et Blair 1995), des genres (Barker et al. 1993), des familles (Tkach et al. 2001), des superfamilles (Blair et al. 1998), mais aussi pour l'identification des cycles de vie (Schulenburg et al. 1999). Rohde (1998) considère que les cycles de vie complexes des Digènes auraient évolué à partir des Aspidogastrea par une intercalation des stades larvaires multiplicatifs (sporocystes, rédies) dans l'hôte mollusque et de stades cercaires assurant la dispersion vers l'hôte final obligatoire actuel.

II.1.4. Famille des Echinostomatidae

La famille des Echinostomatidae Looss, 1899 est un groupe plutôt hétérogène et cosmopolite de Digènes hermaphrodites. Ce groupe a une diversité taxonomique importante puisque 91 genres ont été décrits. Cette diversité est associée à une large gamme d'hôtes définitifs parmi les vertébrés et à une vaste distribution géographique (Kostadinova et Gibson 2000).

Historiquement, les essais explorant les relations systématiques à l'intérieur des Echinostomatidae ont commencé avec les monographies de Dietz (1909, 1910) qui fournissent la fondation de révisions supplémentaires et l'établissement de plusieurs systèmes de classification (Kostadinova sous presse). A peu d'exceptions près, les Echinostomatidae ont été considérés comme un taxon monophylétique. Cependant, la diversité morphologique de ce groupe et/ou la diversité des critères adoptés par différents auteurs ont résulté dans des subdivisions en un nombre impressionnant de taxa (un total de 21 sous-familles). Au départ, les auteurs se basaient sur des critères morphologiques tels que la présence ou l'absence d'épines dorso-médianes, un nombre total régulier ou non d'épines du collier, la présence ou l'absence d'une interruption du collier, etc. (Kostadinova sous presse). Mais ces caractères n'ont pas été reconnus à ce niveau et c'est la structure supra-générique des Echinostomatidae qui a été acceptée dans le but de faciliter l'identification à défaut de refléter la phylogénie (Kostadinova sous presse). Aussi, les caractères traditionnellement utilisés pour l'identification sont considérés significatifs au niveau du genre. Bien que ces caractères soient utilisés pour le stade adulte du parasite, comme la position et la morphologie des organes génitaux, la morphologie du collier semble être néanmoins utilisable pour l'identification des stades larvaires cercaire et métacercare. En effet, aucune référence ne spécifie un nombre d'épines céphaliques différent entre ces deux stades larvaires (cercaire, métacercare) et

l'adulte parasite, pour une espèce donnée. Kostadinova (sous presse) a réalisé une clef de détermination des Echinostomatidae, de leurs sous-familles et genres (**Tableau I.2**). Elle isole, ainsi, dix sous-familles d'Echinostomatidae.

II.1.5. Genres *Himasthla* et *Curtuteria*

Les adultes de la famille des Echinostomatidae sont trouvés de façon prédominante dans des oiseaux, mais ils peuvent l'être également dans les mammifères et occasionnellement dans les reptiles et les poissons. Le site typique de leur localisation est l'intestin de l'hôte définitif, mais il existe des exemples dans les uretères, les tubules urinaires, le cloaque et les bourses de Fabricii (Kostadinova et Gibson 2000).

Le principal trait distinctif de cette famille est la présence d'un collier d'épines entourant la ventouse orale et comportant une ou deux couronnes de larges épines interrompues ventralement. Les modèles de couronnes sont essentiels dans la détermination des genres. En revanche, dans la plupart des cas, la taille des épines est utilisée au niveau de l'espèce (Kostadinova et Gibson 2000). Kostadinova (sous presse) isole dix sous-familles d'Echinostomatidae (**Tableau I.2**). Au sein du Bassin d'Arcachon, les larves d'Echinostomatidae identifiées par de Montaudouin et al. (2000) et Desclaux et al. (2002) appartiennent uniquement à la sous-famille des Himasthlinae Odhner, 1910.

Aussi, en recoupant les caractéristiques spécifiques des stades larvaires des Himasthlinae (Loos-Frank 1967, Deblock 1980) avec la clef de Kostadinova (sous presse), on obtient les critères de détermination qui seront utilisés au cours de cette étude (**Figure I. 2**). Les critères concernant la position des organes génitaux (testicules, utérus), le type d'œufs, etc. ne seront pas considérés car l'étude se concentre uniquement sur les stades immatures (cercaires et métacercaires). Le ver adulte n'a pas été recherché.

Sodalinae Skrjabin & Schul'ts, 1937*Sodalis* Kowalewski, 1902**Chaunocephalinae Travassos, 1923***Chaunocephalus* Dietz, 1909*Balfouria* Leiper, 1908**Pelmatostominae Yamaguti, 1958***Pelmatostomum* Dietz, 1909**Himasthlinae Odhner, 1910***Caballerotrema* Prudhoe, 1960*Artyfechinostomum* Lane, 1915*Aporchis* Stossich, 1905*Himasthla* Dietz, 1909*Curtuteria* Reimer, 1963*Cloeophora* Dietz, 1909*Acanthoparyphium* Dietz, 1909**Ignaviinae Yamaguti, 1958***Ignavia* Freitas, 1948**Pegosominae Odhner, 1910***Pegosomum* Ratz, 1903**Echinostomatinae Looss, 1899***Prionosomoides* Freitas & Dobbin, 1967*Singhia* Yamaguti, 1958*Pameileenia* Wright & Smithers, 1956*Parallelotestis* Belopol'skaya, 1954*Petasiger* Dietz, 1909*Lyperorchis* Travassos, 1921*Longicollia* Bykhovskaya – Pavlovskaya, 1954*Bashkirovitrema* Skrjabin, 1944*Echinodollfusia* Skrjabin & Bashkirova, 1956*Neoacanthoparyphium* Yamaguti, 1958*Echinoparyphium* Dietz, 1909*Prionosoma* Dietz, 1909*Hypoderaeum* Dietz, 1909*Echinostoma* Rudolphi, 1809*Moliniella* Hübner, 1939*Drepanocephalus* Dietz, 1909*Paryphostomum* Dietz, 1909*Isthmiophora* Lühe, 1909*Euparyphium* Dietz, 1909**Nephrostominae Mendheim, 1943***Nephrostomum* Dietz, 1909*Patagifer* Dietz, 1909**Ruffetrematinae Kostadinova, 2003***Ruffetrema* Saxena & Singh, 1982**Echinochasmatinae Odhner, 1910***Dissurus* Verma, 1936*Stephanoprora* Odhner, 1902❖ *Stephanoprora* (*Stephanoprora*) Odhner, 1902❖ *Stephanoprora* (*Monilifer*) Dietz, 1909❖ *Mehrastomum* Saksena, 1959❖ *Microparyphium* Dietz, 1909❖ *Pulchrosomoides* Freitas & Lent, 1937❖ *Echinochasmus* Dietz, 1909❖ *Saakotrema* Skrjabin & Bashlirova, 1956Légende : **Sous familles***genre*

❖ sous-genre

Tableau I.2. : Classification des Echinostomatidae issue de la clef de détermination de Kostadinova (sous presse) répertoriant les sous-familles, les genres et quelques sous-genres.

II.2. Caractéristiques des Trématodes Digènes

II.2.1. Caractéristiques anatomiques

Anatomiquement, la plupart des Digènes possèdent :

- une ventouse antérieure ou ventouse orale (Vo.) associée le plus souvent à la bouche et s'ouvrant dans un pharynx ;
- une seconde ventouse ou *Acetabulum* (Ac.) positionnée en général à la moitié du corps au niveau de la partie ventrale et occasionnellement en position postérieure.

Concernant les adultes, les critères anatomiques distinctifs sont plus détaillés avec notamment :

- un système excréteur constitué de deux jeux de protonéphridies, se déchargeant dans une vésicule excrétrice commune (en général dans la partie postérieure du corps) ;
- tous sont hermaphrodites, exception faite des schistosomes et de quelques Didymozoidés ;
- la plupart sont des endoparasites d'organes variés des vertébrés.

Il existe différentes dénominations selon la morphologie du corps chez les Digènes, souvent en relation avec le nombre de ventouses et la position de ces dernières :

- **les distomes** : Ac. proche de la Vo. dans la région antérieure du corps ;
- **les monostomes** : présence ou absence de Vo. à la partie finale antérieure du corps et absence d'Ac. ;
- **les gastérostomes** : présence uniquement d'une Vo., située dans la partie médiane ventrale ;

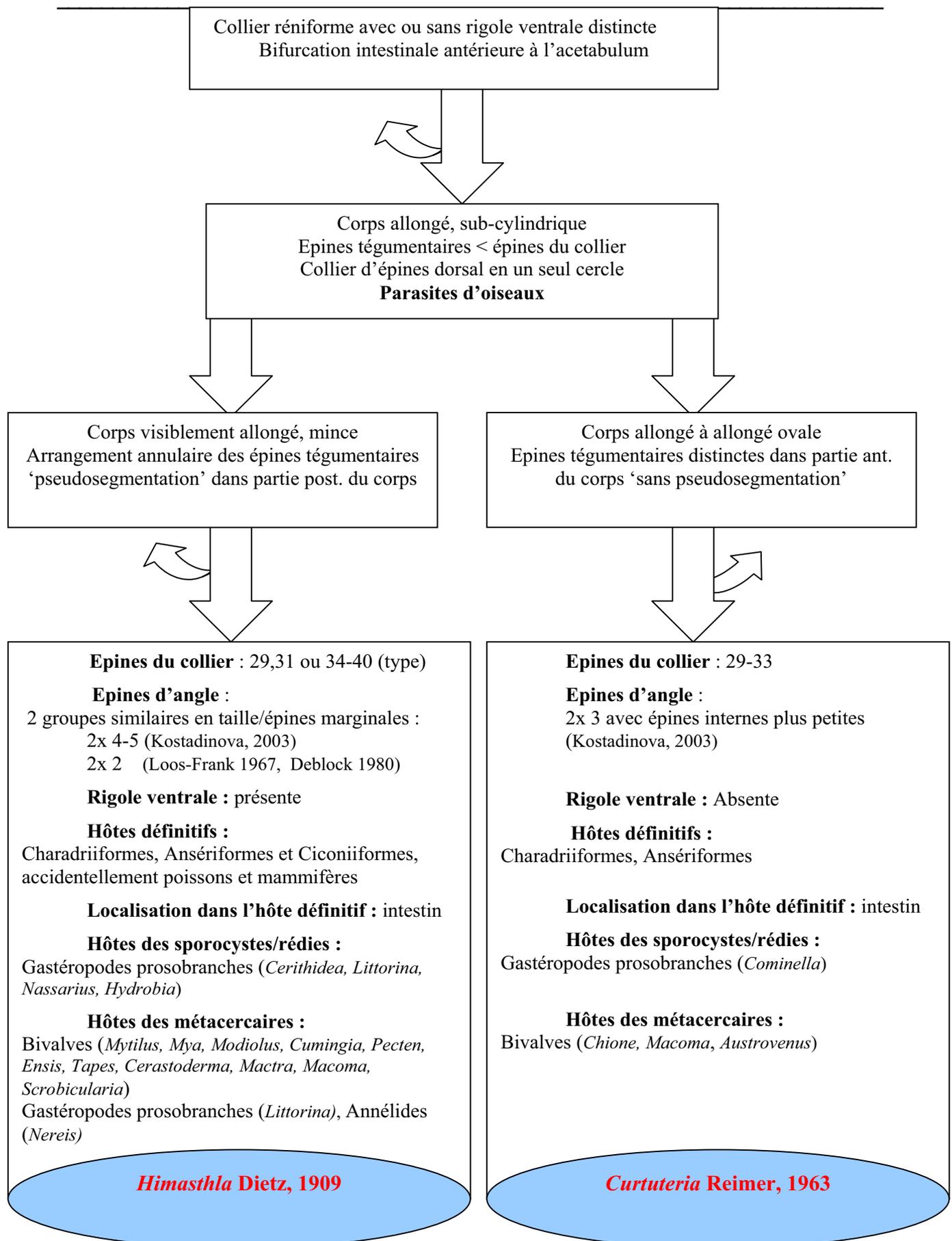


Figure I. 2. Critères de détermination des Himasthlineae basés sur la clef de Kostadinova (sous presse) ne prenant ici en compte que les paramètres susceptibles d'être reconnus chez les stades larvaires cercaires et métacercaires. Les hôtes potentiels dans leur cycle de vie sont également indiqués.

- **les amphistomes** : Vo. et Ac. situés respectivement aux extrémités antérieure et postérieure de l'individu ;
- **les échinostomes** : présence d'un collier d'épines autour de la Vo. ;
- **les strigéoides** : une constriction transverse équatoriale divise le corps en un corps antérieur avec un organe d'attachement et corps arrière contenant les organes reproducteurs.
- **les schistosomes** : présents dans les vaisseaux sanguins de l'hôte définitif, les mâles ont un canal gynécophorique où la femelle est tenue en place.

II.2.2. Mode de vie et spécificité

a. Adaptations à la vie parasite

Les parasites ont acquis au cours de leur histoire, différents types d'adaptation à leur mode de vie, qui peuvent être d'ordre :

- morphologique (par ex., des crochets ou ventouses pour s'accrocher dans l'hôte) ;
- physiologique (par ex., des sécrétions de mucus, une tolérance à de faibles teneurs en oxygène, un mode de nutrition par diffusion directe) ;
- reproducteur (par ex. une synchronisation des cycles de vie du parasite et de l'hôte).

La plupart des parasites, bien qu'adaptés pour vivre dans leur hôte, sont confrontés au fait que cet hôte est mortel. Pour leur survie, il leur est donc indispensable soit de quitter l'hôte, soit de libérer des propagules dans le milieu. Les parasites ont surmonté ce problème en présentant une alternance de stades parasites et de stades non parasites. Cela se traduit par la possession de séries uniques de stades larvaires : miracidia, sporocystes/rédies, cercaires,

métacercaires, dont le développement et le rôle dans le cycle de vie du parasite seront développés ci-dessous (II.2.3 et II.2.4).

En outre, pour optimiser la probabilité d'atteindre l'hôte cible, les parasites ont développé deux stratégies distinctes (Combes 1980). Dans le premier cas, le parasite mise sur un grand nombre de descendants, se fiant au seul hasard pour la rencontre des cibles. Dans le second cas, le parasite sélectionne des mécanismes plus ou moins complexes qui favorisent la rencontre avec l'hôte en limitant le gaspillage des germes. Combes (1991, 1995) a proposé le terme de 'favorisation' pour désigner l'ensemble des processus qui ne laissent pas au seul hasard la rencontre de l'hôte cible.

b. Spécificité de l'infestation

Les parasites sont restreints à certaines espèces hôtes, même si le degré de restriction de l'hôte varie grandement (Rohde 2002). Rohde (2002) distingue alors deux notions différentes. La première est le 'spectre d'hôtes', c'est-à-dire le nombre d'espèces hôtes infectées par une espèce parasite, pour un stade larvaire donné. La seconde notion est la 'spécificité hôte'. Dans le cas où le mollusque est le premier hôte intermédiaire, cette spécificité est plus marquée (oio-, ou sténoxénie). En effet, rares sont les cas de double infestation parasitaire du premier hôte intermédiaire (Vernberg 1969, Sannia et James 1978, de Montaudouin et al. 2000). De Montaudouin et al. (2000), dans leur étude au sein du Bassin d'Arcachon, ont pu observer trois Digènes oioxéniques au stade sporocyste (*Labratrema minimus*, *Gymnophallus choledochus*, *Monorchis parvus*). Ce sont des espèces parasites qui utilisent uniquement la coque comme premier hôte intermédiaire de leur cycle. En revanche, le second hôte intermédiaire est nettement moins spécifique pour le parasite (euryxénie). Dans le Bassin d'Arcachon, les métacercaires de *Himasthla interrupta* ont ainsi été retrouvées chez

cinq espèces de bivalves (de Montaudouin et al. 2000).

Cette stratégie d'infestation de nombreux hôtes intermédiaires est probablement utilisée dans le but d'optimiser les modalités du parasite pour finir son cycle de vie.

c. Spécificité tissulaire dans l'hôte

Le site d'infestation du parasite dans l'hôte est également important. En effet, les parasites n'envahissent pas tous les organes de l'hôte, exception faite de parasites qui utilisent ce dernier en phase de reproduction asexuée. Ils préfèrent généralement certains micro-habitats dans l'hôte. Par exemple *Himasthla quissetensis* préfère se loger au niveau du pied dans le second hôte intermédiaire, notamment autour de la glande byssogène, puis en second lieu dans le manteau (de Montaudouin et al. en préparation, **Annexe**). En revanche *H. interrupta* se concentre sur une zone précise du bord du manteau (Wegeberg et al. 1999). La sélection du micro-habitat par les espèces du genre *Himasthla* est donc espèce-dépendante (Wegeberg et al. 1999). Cela est applicable aux autres parasites Digènes. Plus rarement, plusieurs parasites peuvent occuper la même 'niche' écologique, ce qui peut engendrer des phénomènes de compétition trophique ou spatiale. (Gorbushin 1996).

II.2.3. Stades larvaires

Une remarquable variété de formes larvaires a été observée parmi les classes de Neodermata, les Digènes ne dérogeant pas à la règle. En effet, lors de leur développement complexe, les Digènes sont capables de produire de multiples copies de nouvelles générations immatures, qui deviendront ensuite des adultes sexuellement reproductifs. Néanmoins pour atteindre le stade adulte, ces Digènes doivent passer par une série de stades larvaires, parasites ou libres. Aussi, la séquence de base des larves rencontrées parmi les Digènes est : miracidia, sporocystes/rédies, cercaires et métacercaires (**Figure I.3**).

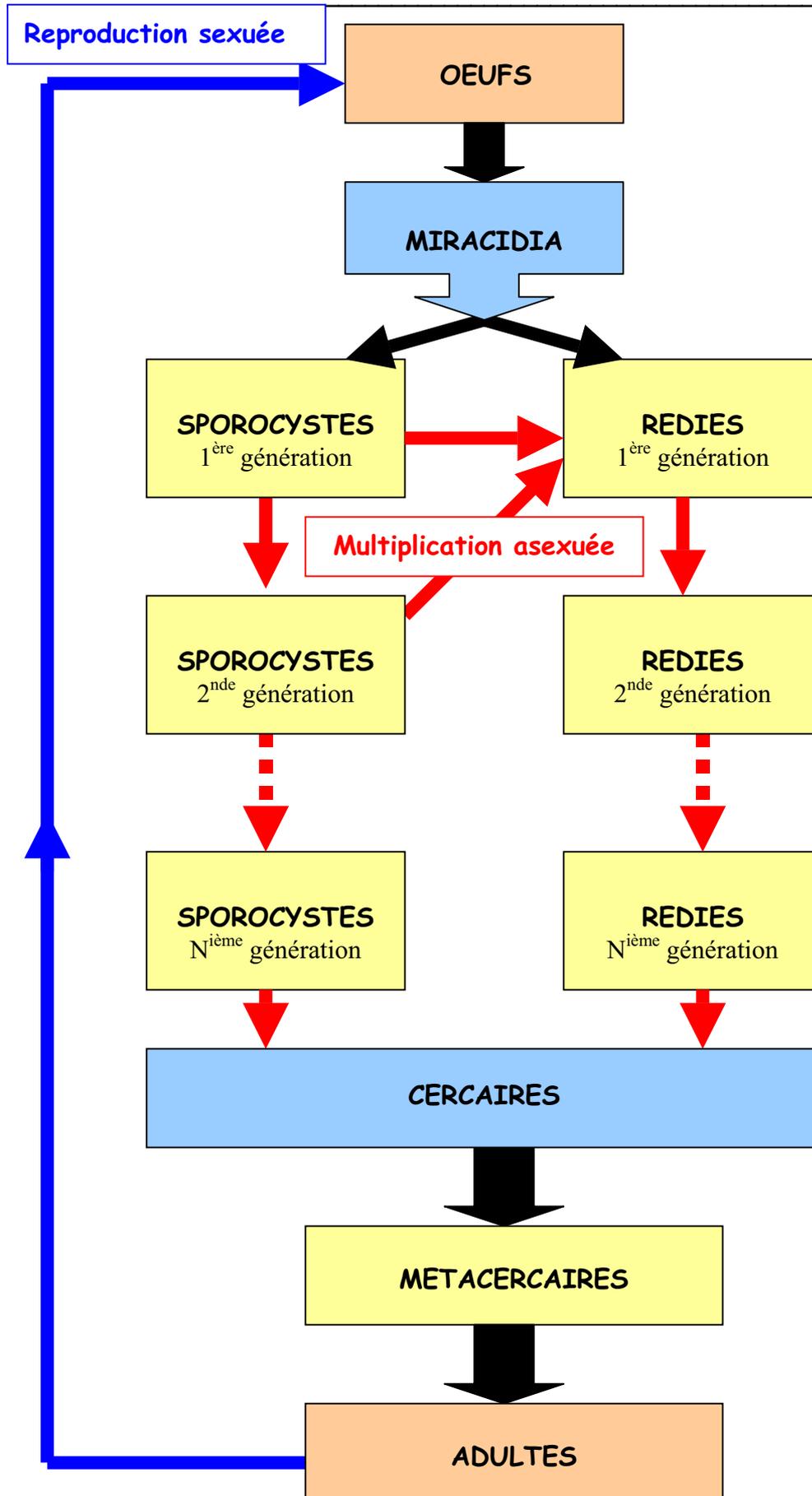


Figure I.3. Schéma des différents stades larvaires des parasites Digènes et séquences de développement des stades. A titre d'exemple, *Labratrema minimus* suit la voie de gauche tandis qu'*Himasthla* sp. suit la voie de droite.

a. Miracidium

C'est une larve nageuse, d'approximativement 100 µm, plus ou moins fusiforme, qui porte des cils sur des plaques épidermiques. Elle possède, dans sa partie antérieure, une glande médiane apicale et une ou plusieurs glandes de pénétration situées bilatéralement.

b. Sporocystes et rédies

La larve miracidium se développe dans la plupart des taxa en sporocyste. Néanmoins, elle peut exceptionnellement se développer en un stade rédie. Ces deux stades, sporocystes et rédies, sont des « sacs incubateurs » dans lesquels vont se développer les sporocystes ou rédies « mères » (1^{ère} génération), puis des sporocystes ou rédies « filles » (2^{nde} génération) par polyembryonie. En effet, il est commun chez les Digènes de posséder dans leur cycle de vie plusieurs générations de sporocystes et/ou rédies.

Une première génération de sporocyste est essentiellement un miracidium qui a perdu ses plaques épidermiques alors qu'une 2^{nde} génération sera le produit d'une reproduction asexuée du sporocyste mère. En revanche, une première génération de rédie sera plutôt issue d'une multiplication asexuée dans des sporocystes de 1^{ère} ou 2^{nde} génération. Cependant, il arrive exceptionnellement qu'une rédie se développe directement à partir d'un miracidium. La différence essentielle entre ces deux stades parasites, du moins au niveau anatomique, sera l'absence de composants du système digestif chez le sporocyste. En revanche, la rédie possèdera une bouche, un pharynx et souvent un caecum intestinal simple.

c. Cercaires

Les cercaires sont le résultat de plusieurs générations de sporocystes et/ou rédies qui ont fini par donner un nombre important de ces larves nageuses. Chaque cercaire possède en

général un corps prolongé par une queue en partie postérieure. Ce sont des formes immatures qui ressemblent à l'adulte dans la conformation générale du corps. Certaines possèdent un jeu de glandes de pénétration de chaque côté de la partie antérieure du corps. La cercaire est de loin la forme larvaire des Digènes la plus diverse morphologiquement et fait l'objet d'une nomenclature (Cable 1956 cité par Caira et Littlewood 2001) par rapport (1) à la position et au nombre de ventouses, (2) au type de queue, (3) à la présence de caractéristiques morphologiques spéciales ou (4) à l'association des deux, avec parmi les types les plus distinctifs :

(1)	(2)	(3)	(4)
-monostomes	-pleurolophocercaires	-ophthalmocercaires	-distome/échinostome
-amphistomes	-furcocercaires	-xiphidiocercaires	-etc...
-gastérostomes	-microercaires	-échinostomes	
-distomes	-cystocercaires		
	-gymnophallus		

d. Métacercaires

Ce stade est généralement achevé lorsque la cercaire a perdu sa queue. La cercaire peut dans la plupart des cas sécréter un kyste protecteur autour d'elle-même. C'est au final une version immature du ver adulte. Cependant des variations dans le développement général de ce stade peuvent exister, comme l'absence de ce stade ou la présence préalable d'un stade mésocercarial* non enkysté.

*mésocercarial : stade distinct entre la cercaire et la métacercaire dans certains cycles de vie des Strigeoidae ; larve plus large que la cercaire avec des glandes de pénétration et un système excréteur.

II.2.4. Modalités du cycle de vie général des Digènes**(Figure I.4)**

Les œufs des parasites, issus de la reproduction sexuée des adultes dans l'hôte définitif, sont libérés *via* les fécès de l'hôte dans le milieu environnant. Adaptés au milieu aquatique, ces œufs, sous l'action de facteurs déclenchants (tels que la température), libèrent les larves nageuses ciliées : **miracidia**. Les œufs d'Echinostomes meurent lors de conditions de dessiccation (Kanev et al. 2000). Les miracidia, libres dans le milieu, nagent différemment selon le genre (Kanev et al. 2000). D'après Fried (1997), ces larves pourraient détecter leur premier hôte intermédiaire grâce aux signaux chimiques qu'il émet (ex. glycoprotéines sécrétées par l'hôte (Haas 2000). Les miracidia d'Echinostomatidae détectent aussi l'habitat de leur hôte grâce à des stimuli environnementaux tels que la lumière, la gravité, la température et le champ magnétique. Le processus d'invasion de l'hôte par la miracidium inclut trois phases : (1) l'attachement à la surface de l'hôte, (2) la pénétration de la surface du corps et (3) la migration vers le site de localisation (Graczyk et Fried 2001). Une fois dans l'hôte, les miracidia se transforment en sporocystes et/ou rédies au niveau du site de pénétration. Cette métamorphose s'effectue par la perte des plaques ciliées et la formation d'amas cellulaires. Selon le genre, il peut y avoir migration du sac embryonnaire vers des organes différents du site de pénétration. Dans les premiers hôtes parasités par plusieurs Digènes, bien que cela soit rare, des antagonismes directs sont observés, selon les stades présents : **sporocystes** et/ou **rédies**. Ce phénomène se traduit par des mécanismes de prédation ou de cannibalisme, toujours des stades rédies sur les stades sporocystes (Kanev et al. 2000). Ce second stade larvaire totalement parasite donne par reproduction asexuée, de nombreuses propagules qui sont libérées dans le milieu, appelées **cercaires**.

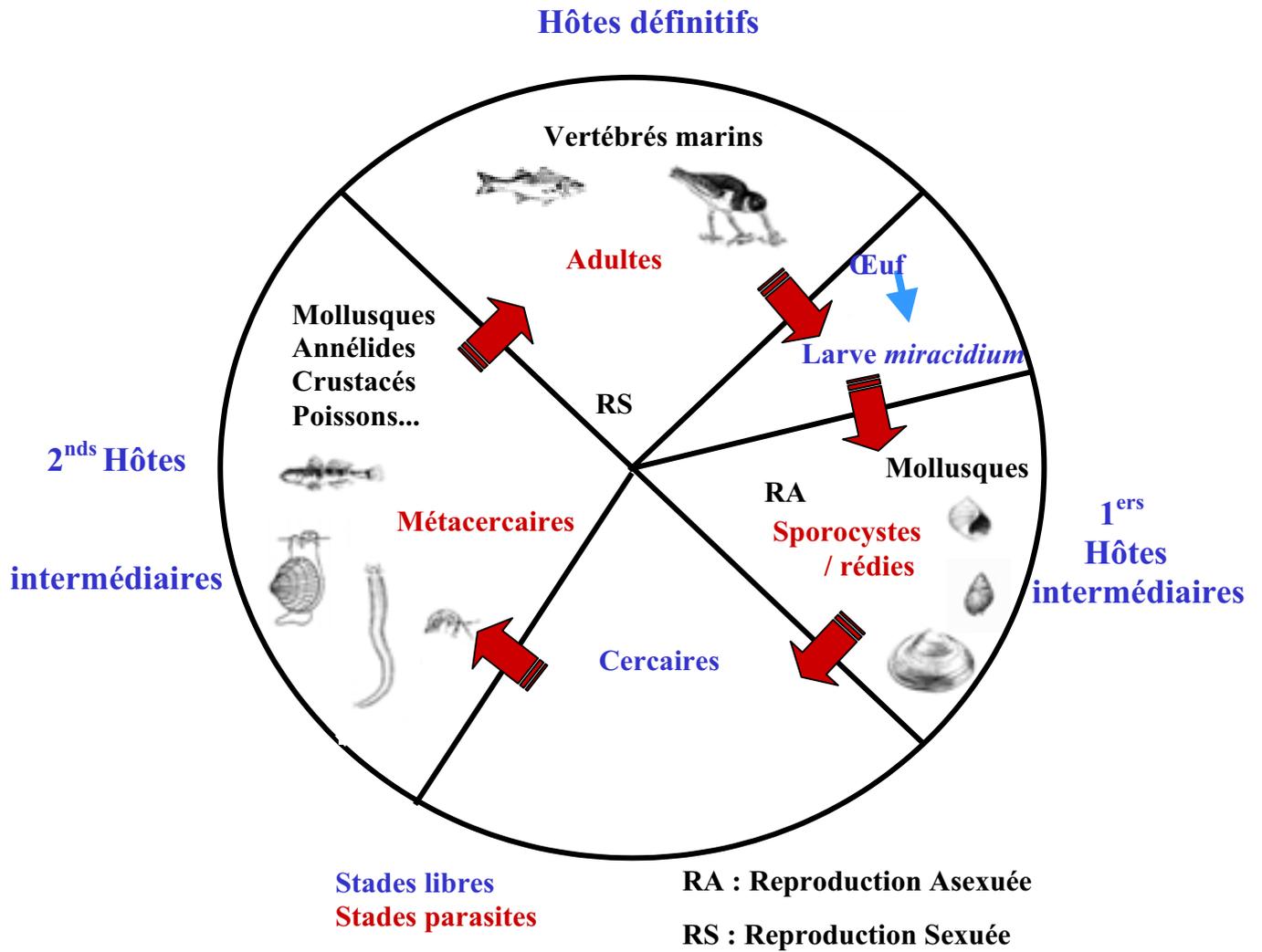


Figure I.4. : Cycle de vie général des parasites Trématodes Digènes.

Ces cercaires se propulsent dans l'eau grâce à leur queue musculeuse. Le comportement de la cercaire lorsqu'elle quitte le sac embryonnaire est peu connu. En revanche, l'analyse des cycles journaliers d'émergence des cercaires de l'hôte mollusque est plus étudiée (Combes et al. 1994, Combes 2001). Parmi les facteurs pouvant influencer l'émission de la larve, la température (Kendall et McCullough 1951, Shostak et Esch 1990, Lo et Lee 1996, Greve 1997) et l'alternance des phases jour et nuit (Craig 1975, Théron 1975, 1984, Lewis et al. 1989, Lo et Lee 1996, Schmidt et Fried 1996, Toledo et al. 1999) sont des facteurs clefs. Selon l'espèce parasite et les hôtes intermédiaires, les cercaires adoptent des nages totalement différentes. Par exemple, des cercaires infestant un organisme benthique tel qu'un bivalve ont une nage proche du fond alors que si l'hôte visé est un poisson, elles remontent dans la masse d'eau (Bartoli et Combes 1986). A cela s'ajoute le fait que les cercaires reconnaissent et envahissent leurs hôtes avec de fortes spécificités. Chaque espèce répond à des séquences très différentes de signaux chimiques et physiques émanant de l'hôte (Fried et King 1989, Campbell 1997, Fried et al. 1997 b, Reddy et al. 1997, Haas 2000, Kostadinova 2000). De plus, Loy et al. (2001) ont montré que des espèces issues du même premier hôte et ayant le même spectre de second hôte peuvent avoir des modes d'orientation (photo et/ ou géo-orientation) totalement différents.

Lorsque la cercaire entre en contact sur ou dans le second hôte intermédiaire (invertébré (mollusque, annélide) ; vertébré) ou sur de la végétation, elle va s'enkyster et sera ensuite ingérée par l'hôte définitif. La cercaire peut aussi pénétrer dans l'hôte passivement, par inhalation dans les siphons d'un bivalve (de Montaudouin et al. 1998). Les cercaires peuvent enfin pénétrer de façon plus active dans l'hôte, par 'effraction'. Dans ce dernier cas, d'autres mécanismes entrent en jeu dont la mise en action de glandes de pénétration et de mécanisme d'orientation dans les tissus de l'hôte (Haas 2000). La métacercaire reste dans le

second hôte intermédiaire jusqu'à ingestion de ce dernier par l'hôte définitif.

Dans l'hôte définitif, le kyste de la métacercarie (s'il existe) est digéré par l'action simultanée d'effets mécaniques, de température, de pH, de composition de la bile, 'd'enzymes variées', etc. (Fried et Roth 1974, Kirschner et Bacha 1980, Irwin et al. 1984). Alors seulement, les larves donneront des trématodes adultes, le plus souvent dans le tractus digestif de ces vertébrés. Lorsque le parasite qui avait été libéré par l'intermédiaire des fèces arrive à ce stade, il a accompli son cycle de vie.

Quelques exceptions à ce cycle général :

Bien que le cycle de vie complexe soit le sceau typique de nombreuses espèces de Trématodes, il peut aussi être tronqué.

* Chez certaines espèces, la larve miracidium n'est pas libre et se développe dans l'œuf sans éclore, après 10-20 jours de développement embryonnaire. Chez d'autres espèces, l'œuf peut aussi libérer la larve seulement lorsqu'il a été ingéré par le premier hôte intermédiaire (Kanev et al. 2000).

* Il existe des espèces de Digènes où le stade métacercarie est absent, comme chez les schistosomes. Les cercaires pénètrent alors directement dans les tissus de l'hôte définitif après perte de leur queue et évoluent directement en adultes.

* Plusieurs types de troncations peuvent encore se produire (Poulin et Cribb 2002), telles que :

- (1) l'adoption d'un développement pro-génétique, par élimination de l'ingestion du second hôte intermédiaire par l'hôte définitif. Les œufs sont alors produits dans le kyste par auto-insémination.

- (2) l'utilisation du premier hôte intermédiaire aussi comme second hôte intermédiaire (exemple de *Gymnophallus choledochus* en période hivernale).
- (3) l'utilisation du second hôte intermédiaire comme hôte définitif, éliminant ainsi la nécessité d'une transmission vers l'hôte final.
- (4) le développement des vers adultes, matures dans les rédies et les sporocystes, se fait dans le mollusque, ainsi que la production d'œufs qui éclosent en miracidia.

Le dernier mode, le plus surprenant, consiste en la production directe de miracidia par les sporocystes dans l'hôte.

III. Impacts connus des Trématodes Digènes sur les mollusques marins

Les Digènes peuvent avoir un impact sur leurs hôtes tout d'abord au niveau de l'individu lui-même, par des effets sur leurs tissus et organes, mais aussi sur les populations et communautés hôtes bien que ces deux derniers niveaux soient bien moins documentés.

III.1. Impact des Digènes au niveau individuel

Les effets pathologiques des parasites sur de nombreux hôtes gastéropodes et bivalves ont été très développés par Lauckner (1980, 1983, 1987 a, b) et par de nombreux autres auteurs (Hurd 1990, Huxham et al. 1995, Fried 1997).

III.1.1. Premier hôte intermédiaire

a. Castration parasitaire et mortalité

Les Digènes parasitant les mollusques (gastéropodes, bivalves) possèdent dans leur cycle soit des sporocystes, soit des rédies, soit les deux. Parmi les Digènes utilisant les bivalves marins comme premier hôte intermédiaire, *Labratrema minimus* (anciennement nommé *Bucephalus haimeanus* et appartenant à la famille des Bucephalidae) est le plus commun chez la coque, *C. edule*, sur nos côtes (Deltreil et His 1972, 1970, Javanshir 1999, de Montaudouin et al. 2000, Thébault 2001). Ce parasite est très destructif pour les tissus de la coque, car il envahit totalement la gonade, les branchies et la glande digestive. Selon Deltreil et His (1972), la coque en mauvaise condition physiologique resterait à la surface du sédiment favorisant la libération des cercaires. Ce parasite induirait aussi la castration chez des individus âgés d'au moins un an. Il semblerait que l'incidence de l'infestation des bivalves augmente avec l'âge de l'hôte (Lauckner 1983). Da Silva et al. (2002) observent un effet

castrateur sévère de la part du digène *Bucephalus* sp. sur des cultures de moules au Sud Brésil. Sannia et al. (1978) font la même constatation avec *Monorchis parvus* chez la coque. C'est cependant chez les gastéropodes que la majorité des premiers hôtes intermédiaires sont recensés (Lauckner 1980). Les effets sur la reproduction sont toujours préjudiciables à l'hôte (Lysaght 1941, Tallmark et Norrgern 1976, Curtis et Hurd 1983, Souza 1983, Huxham et al. 1993, Mouritsen et Jensen 1994, Gorbushin 1997, Zakikhani et Rau 1998, Probst et Kube 1999, Tétreault et al. 2000, Krist 2001).

Les parasites castrateurs sont habituellement localisés dans la glande digestive et/ou les gonades de l'hôte (Probst et Kube 1999), ce qui permet au parasite d'utiliser l'énergie reproductrice de l'hôte pour sa propre croissance (Mouritsen et Jensen 1994). Selon Hurd (1990), la castration peut être directe ou indirecte en fonction de la proximité du parasite par rapport aux tissus gonadiques. La compétition pour les nutriments entre les parasites et les gonades n'est pas la première ou la seule cause de castration. Le parasite, en effet, produit également une substance endocrinienne antagoniste qui va affecter directement le système hormonal de l'hôte et indirectement le développement des gonades (Hurd 1990). De plus, Lauckner (1983) considère que les larves de Bucephalidae sont probablement les parasites métazoaires de bivalves marins les plus délétères car les sporocystes infiltrent quasiment chaque organe. Cette invasion massive mène à la destruction graduelle et au remplacement des tissus des mollusques par la masse des sporocystes.

Concernant les bivalves premiers hôtes intermédiaires, Jokela et al. (1999) observent une mortalité accrue chez les individus parasités par les Bucephalidae. Bowers (1969) et Deltreil et His (1970) ont aussi suggéré la capacité des Bucephalidae à tuer ou affaiblir leur premier hôte intermédiaire, la coque. *Monorchis parvus* accroît la susceptibilité des coques aux autres espèces de digènes (Sannia et James 1978). Ce parasite agirait aussi en inhibant la

capacité d'enfouissement des coques et serait responsable de fortes mortalités (Jonsson et André 1992).

De nombreuses études ont aussi montré l'impact des Digènes sur la mortalité des gastéropodes premiers hôtes intermédiaires à des échelles temporelles variées : 3 - 4 jours (Fried et al. 1995), 7 - 30 semaines (Anderson et Crombie 1984 ; de Montaudouin et al. 2003), 5 - 19 mois (Huxham et al. 1993, Zakikhani et Rau 1998).

b. Réduction de la fécondité

Un effet direct du parasite sur l'hôte est la réduction ou la cessation de la production d'œufs suite à une castration dite 'mécanique'. Lorsque l'infestation parasitaire affecte l'acquisition de nourriture ou bien que le parasite entre en compétition directe pour une large proportion des nutriments, alors la fécondité peut décliner en conséquence directe. Selon Hurd (2001), cette réduction de la fécondité serait une stratégie adaptative en réponse au parasitisme ou qui refléterait la manipulation de l'hôte par les parasites.

c. Altération de la croissance

Des phénomènes d'accélération de la croissance due aux parasites sont parfois observés et qualifiés de 'gigantisme'. Un tel phénomène a été décrit chez des coques (*Cerastoderma edule*) infestées par des Bucephalidae (Lauckner 1983). Ce phénomène est plus largement observé chez les gastéropodes (James 1965, Curtis 1995, Huxham et al. 1995, Gorbushin 1996, 1997, Probst et Kube 1999, de Montaudouin et al. 2003). Mouritsen et Jensen (1994) ont étudié le gigantisme chez le gastéropode *Hydrobia ulvae* infesté par des Echinostomatidae et des Microphallidae. Dans ce cas, ce phénomène serait dû à une redistribution de l'énergie reproductive par castration parasitaire et à l'énergie économisée par

l'activité locomotrice réduite du gastéropode sous l'impact du parasite. Gorbushin (1997) a démontré que l'impact des Trématodes (notamment des Microphallidae, des Heterophyidae, des Notocotylidae et des Bunocotylidae) sur la croissance du gastéropode n'entraîne pas toujours un phénomène de gigantisme, notamment pour les deux dernières familles de Digènes. Cette différence quant à la réponse de l'hôte est liée à une différence de pathogénicité en relation directe avec le type de larve infestante, sporocyste ou rédie (James 1965, Zander et al. 1984, Huxham et al. 1995, Gorbushin 1997).

A l'opposé, Taskinen (1998) n'observe pas de phénomène de gigantisme sous l'action du parasite *in situ*. Il constate même une décroissance de la taille des hôtes corrélée avec la masse parasitaire. De nombreuses études ont également montré que les Digènes pouvaient diminuer le taux de croissance de leur hôte (Souza 1983, Huxham et al. 1993, Curtis 1995, Curtis et al. 2000). Il apparaît donc que la réponse de la croissance de l'hôte au parasite est hautement spécifique.

III.1.2. Second hôte intermédiaire

Le stade parasite observé dans le second hôte intermédiaire est le stade métacercaire qui peut être enkysté ou non. Le choix du micro-habitat dépend de l'espèce parasite. Les métacercaires ne causent pas de 'castration parasitaire' et sont en général considérées comme peu délétères, même lorsqu'elles sont présentes en grand nombre (Lauckner 1983). Il semblerait que cette affirmation souffre de nombreuses exceptions car parmi les effets produits par les métacercaires, de nombreux effets pathologiques, voire la mort, ont été observés (Lauckner 1987a). Cette larve parasite ne serait donc pas un simple kyste inerte attendant la transmission. De plus, les parasites peuvent agir sur le comportement de leur hôte, phénomène qui est particulièrement bien documenté (Dobson 1988, Hurd 1990, Moore

et Gotelli 1990, Combes 1991). La rencontre de l'hôte aval est une des étapes cruciales du cycle biologique des parasites et ces modifications de comportement peuvent augmenter la probabilité de rencontre entre les différents intervenants (Combes, 1991, 1995).

Combes (1991) qualifie cette stratégie de '**favorisation**'. Ce terme regroupe les processus qui, en réponse à des stimuli issus de l'environnement ou de l'hôte, vont amener les parasites à rencontrer leur hôte. Les manipulations altérant le phénotype (dont le comportement) de l'hôte intermédiaire pour le rendre plus susceptible à la prédation par l'hôte définitif sont une des adaptations les plus spectaculaires. De nombreux articles de synthèse ont été écrits à ce sujet (Holmes et Bethel 1972, Moore et Gotelli 1990, Combes 1991, Poulin 1995). Parmi les altérations du comportement les plus connues, sont considérées :

- Autotomie de certaines parties du corps (siphons)

Maillard (1976) a observé des phénomènes d'autotomie du siphon inhalant du bivalve *Abra ovata* suite à son infestation par le Trématode *Paratimonia gobii*. En effet ce parasite infeste le siphon inhalant et par accumulation du parasite dans cette zone entraîne l'autotomie de cet organe qui est mobile. Ainsi il est plus visible pour le second hôte, le gobie *Pomatoschistus microps*, qui l'ingèrera.

- Ouverture des valves de la coquille

Bartoli (1974) observe chez la palourde dorée *Paphia (=Venerupis) aurea* une altération de la bordure des valves, laissant l'individu infesté par *Meiogymnophallus minutus* les valves ouvertes, ce qui rend l'animal plus facilement détectable et par conséquent plus sensible à la prédation par l'hôte définitif. Bowers et al. (1996) ont étudié l'effet de 4 espèces de *Meiogymnophallus* sur les coques *Cerastoderma edule* et *C. glaucum*. Suite à des sécrétions importantes de protéines de ligaments dues à *M. minutus* sous la charnière de *C.*

edule, la fermeture des valves devient incomplète, une distorsion des siphons place les coques proche de la surface. Ainsi, elles sont plus facilement soumises à la prédation par l'hôte définitif.

- **Modification de la capacité d'enfouissement**

Hormis l'altération des valves de *Paphia aurea* (cf. supra), Bartoli (1974) a également constaté une modification du comportement d'enfouissement de ce bivalve dans le sédiment sous l'action de *Meiogymnophallus fossarum*. En effet, les individus parasités inversent leur position dans le sédiment et s'enfouissent moins profondément que les individus sains.

Thomas et Poulin (1998) ont observé que les coques de Nouvelle-Zélande *Austrovenus stutchburyi*, infestées par l'Himasthline *Curtuteria australis*, ont leur capacité d'enfouissement diminuée par rapport aux individus sains. De cette façon, les coques infestées restent en surface, devenant plus visibles et donc plus sensibles à la prédation par les huître-pies, hôtes définitifs de ce parasite. Un tel phénomène est également observé en Europe avec la coque *Cerastoderma edule* et les parasites du genre *Himasthla* (Lauckner 1984a, 1987 a, b, Jensen et al. 1999).

De plus, il arrive que la modification du phénotype d'un hôte rende ce dernier plus susceptible à un second parasite. Poulin (1998) observe pour la coque *Austrovenus* une infestation plus importante par les sporocystes du Digène *Cercaria pectinata* sur les coques déjà infestées par *Curtuteria australis*. Poulin (1998) montre ainsi l'augmentation du risque d'infestation par un castrateur, lorsque l'hôte est déjà affaibli ou immunodépressif suite à une première infestation avec modification du comportement.

Thomas et al. (1998) ont également observé des phénomènes où les parasites bénéficient de l'effort de manipulation d'autres individus parasites, déjà présents dans l'hôte

intermédiaire, pour favoriser leur transmission vers l'hôte définitif. Ce phénomène où des espèces de parasite non-manipulateur infestent préférentiellement des hôtes déjà infestés par un parasite manipulateur avec un cycle de vie similaire a également été recensé par d'autres auteurs tels que Combes (1991), Poulin (1994 b). On parlera 'd'auto-stoppeur' (Thomas 1996, Thomas et al. 1998). Ce dernier réalise alors le bénéfice de la manipulation à un faible coût.

Néanmoins Mouritsen (1997) réfute la théorie d'une favorisation par le bivalve *Macoma balthica* sous l'action du parasite *Parvatrema affinis* comme préalablement avancé par Swennen (1969) et Swennen et Ching (1974). En effet, suite à des études *in situ*, Mouritsen (1997) a montré que *M. balthica* avait un comportement naturel en surface du sédiment, non induit par le parasite.

- Modification de la nage

Helluy (1982, 1983) cite le comportement aberrant de petits crustacés amphipodes, les gammares *Gammarus insensibilis* et *G. aequicauda*, nageant en surface sous l'action d'une infestation parasitaire afin d'être repéré par le goéland, hôte définitif. On parle alors de 'gammare fou'. Le 'gammare sain', au contraire, a tendance à s'immobiliser au fond. Les amphipodes infestés par *Microphallus papillorobustus* montrent un phototactisme positif et une grande agitation, les transformant en proies plus faciles. Le parasite bénéficie alors du comportement suicidaire de son hôte intermédiaire et a ainsi une plus grande probabilité de finir son cycle dans l'oiseau. Selon Thomas et al. (2000 a), ce comportement 'fou' serait davantage dû à une action chimique du parasite qu'à une compression du cerveau par les métacercaires.

III.1.3. Changement de la réponse hôte aux stress environnementaux

Les cercaires en pénétrant dans l'hôte détruisent les fibres musculaires, provoquent la lyse des tissus et la perte de liquides corporels par les trous de pénétration (Jensen et al. 1998). Cette perte de liquide peut interférer avec la capacité de filtration (Wegeberg 1998). La réponse de l'hôte à cette invasion inclut l'accumulation d'hémocytes et de tissus fibreux autour du kyste sécrété par le parasite. De fortes invasions métacercariales peuvent résulter en la distorsion de cellules et l'hypertrophie des organes touchés (Lauckner 1983). De tels effets néfastes entraînent l'affaiblissement et la réduction de la résistance de l'hôte face à des attaques nombreuses et variées (parasites, conditions environnementales, pollutions, etc.).

a. Hypoxie du milieu

Les coques infestées seraient plus sensibles que les individus sains au déficit en oxygène. Wegeberg (1998) montre une différence significative de la survie des coques infestées en conditions hypoxiques. De plus, Souza et Gleason (1989) ont observé un impact croissant des stades parasites dans les organismes hôtes, anti-corrélé avec la teneur en oxygène du milieu.

b. Pollutions

Michaelis (1979), dans sa synthèse sur les problèmes rencontrés en Mer des Wadden, aborde le problème des larves de Trématodes causant des mortalités massives de coques. Il offre comme explication l'action simultanée des polluants qui affaiblissent les organismes les plus sensibles, les rendant par conséquent moins résistants face à l'infestation parasitaire. Timmermans et al. (1996) constatent dans le port de Rotterdam que les coques parasitées ont un développement gonadique réduit en raison des parasites qui se sont installés suite à la pollution (HAP, PCB, métaux). Brown et Pascoe (1989) observent que la présence de

parasites dans le gammare induit une sensibilité des individus deux à trois fois plus grande face au cadmium. Récemment, de nombreuses études ont montré que les métaux lourds pouvaient interférer dans les relations Digènes-hôtes en altérant la survie des cercaires (Cross et al. 2001 ; Morley et al. 2002, Pietrock et al. 2001, 2002), l'accumulation des métaux dans l'hôte (Evans et al. 2001, Kaufer et al. 2002), la survie de l'hôte (Morley et al. 2003). Le sens de ces altérations dépend du métal, du parasite et de l'hôte. Baudrimont et al. (soumis) ont montré que les parasites pouvaient altérer la synthèse des protéines protégeant les organismes contre les agressions métalliques (métallothionéines).

La présence du parasite cause une réduction des défenses cellulaires du bivalve. Lafferty et Kuris (1999) observent que les polluants peuvent accroître l'infestation parasitaire en accroissant la susceptibilité des hôtes. Il ne faut pas, néanmoins, oublier que les parasites Digènes eux-mêmes peuvent être affectés par les pollutions notamment de type pétrolier, industriel, précipitations acides, métaux lourds etc. recensées notamment par MacKenzie (1999) et Lafferty et Kuris (1999). Il semblerait que seules les pollutions par eutrophisation accroissent l'abondance des Digènes, le plus souvent en relation avec une augmentation de la densité des hôtes (Lafferty et Kuris 1999).

c. Température - dessiccation

L'infestation métacercariale peut altérer la réponse des bivalves aux stress osmotique et thermique (Lauckner 1983). Lauckner (1987a) observe que les coques fortement infestées et devenues incapables de s'enfouir, restent exposées en surface où, affaiblies, elles meurent sous l'action de la chaleur et de la dessiccation lors de la basse mer. Jensen et al. (1996) ont observé un accroissement de l'impact des parasites sur l'hôte dans des conditions de dessiccation. Tallmark et Norrgren (1976) et Lauckner (1983) observent de tels résultats, mais sous des conditions de température extrême.

III.2. Impact des Trématodes sur les populations

L'étude de l'impact des parasites sur les populations hôtes ne suscite que depuis peu l'intérêt des écologistes marins (Lauckner 1984 a, b, Gorbushin 1997, Thomas et al. 1997). Rares sont les études qui ont abordé l'effet des Trématodes sur la dynamique des populations de mollusques, hormis quelques cas, ponctuels dans le temps et mentionnant des mortalités massives (Hancock et Urquhart 1965, Deltreil et His 1970, Jonsson et André 1992). Il est pourtant fort probable que le parasitisme joue un rôle non négligeable dans la dynamique de population des mollusques. Mouritsen et Poulin (2002) rappellent que sous des conditions environnementales normales, la pathologie infligée peut être insignifiante en terme de mortalité, mais lorsque les conditions approchent la limite pour laquelle l'hôte est adapté, la survie réduite peut alors devenir la règle. En plus d'une diminution de la survie des hôtes infestés, il apparaît que les plus forts taux de mortalité parmi les gastéropodes infestés sont largement confinés aux mois hivernaux et estivaux, où les facteurs abiotiques atteignent leurs extrêmes. Jensen et Mouritsen (1992) attribuent une chute de 40% de la densité d'*Hydrobia ulvae* (au Danemark) à l'effet combiné de l'infestation par des Trématodes Microphallidae et des températures ambiantes inhabituellement élevées. Les Microphallidae ont également été observés affectant de façon significative la dynamique de population du bigorneau, *Littorina littorea* (Lauckner 1984 a). Lauckner (1984 a) observe que les infestations réduisent la longévité et la taille des hôtes infestés, et les causes de mortalité différentielle parasite-induite changent la distribution normale des classes d'âge des gastéropodes. Des observations similaires ont été faites chez *Hydrobia ulvae* dans le Bassin d'Arcachon (de Montaudouin et al. 2003).

Bien évidemment, la survie des populations n'est pas seulement compromise pour les gastéropodes mais également pour les mollusques bivalves, qu'ils soient premier ou second hôte intermédiaire (Lauckner 1980, 1983). De Montaudouin et al. (2000) ont mis partiellement en évidence que la mortalité de coques, moules et palourdes au sein du Bassin d'Arcachon, aussi bien sur les juvéniles que les adultes, pouvait être corrélée à l'infestation par de nombreux macro-parasites (majoritairement des Digènes mais aussi des Cestodes, Turbellariés et copépodes). Jonsson et André (1992) interprètent les mortalités massives de *C. edule* sur les côtes suédoises par l'action du parasite Trématode *Monorchis parvus*, qui utilise la coque comme premier hôte intermédiaire. D'autres auteurs suggèrent la responsabilité de tels Digènes castrateurs dans la mortalité de populations d'invertébrés marins (Hancock et Urquhart 1965, Deltreil et His 1970, 1971). Goater (1993) propose une mortalité parasite-dépendante chez les coques les plus âgées et donc les plus infestées. Lauckner (1984 a) observe dans la Mer du Nord que 100% des coques et des moules sont infestées par des métacercaires d'*Himasthla elongata*. La survie et la résistance aux stress environnementaux de ces bivalves infestés par *H. elongata* et *Renicola roscovita* sont réduites et contrôlées par ces parasites Trématodes. Wegeberg (1998) montre qu'un certain nombre de mortalités massives dans les populations de bivalve, même avec une faible intensité de parasites, en conditions hypoxiques, peuvent être expliquées par l'infestation des coques par *Himasthla* spp. Ces Digènes pourraient également contribuer à l'absence de recrutement des bivalves notamment chez les espèces exploitées commercialement, en tuant les stades juvéniles (Lauckner 1983, Jensen et al. 1999). Lauckner (1987 a) considère même que les mortalités de juvéniles sous l'action de Trématodes peuvent être rapides et prendre des proportions épizootiques. Il est possible que les larves de Trématodes soient capables de causer des mortalités à large échelle parmi les invertébrés intertidaux, particulièrement parmi les formes

juvéniles (Lauckner 1987 a). Cependant, les expériences d'infestation expérimentale semblent démontrer que les stades les plus jeunes présentent un potentiel d'infectivité faible (Wegeberg et al. 1999, de Montaudouin et al. en prép.).

De plus, certains auteurs considèrent que la régulation des populations hôtes est fonction de la charge moyenne de parasites par rapport à l'hôte (Anderson 1978), accroissant la régulation densité-dépendante à la fois de l'hôte et de l'abondance du parasite (Anderson 1978, Anderson et Gordon 1982). Ainsi le taux de mortalité de l'hôte tend à s'accroître avec la charge en parasites (Jaenike et al. 1995).

En revanche, Sergievsky et al. (1997) considèrent que l'effet négatif important des Trématodes sur la reproduction individuelle de l'hôte n'a probablement pas de conséquences désastreuses à l'échelle de la population, suggérant l'existence de mécanismes compensateurs garantissant une stabilité dans la co-habitation entre l'hôte et le parasite.

III.3. Impact des Trématodes au niveau des communautés

De Montaudouin et al. (2000) soupçonnent les macroparasites, recensés au sein du Bassin d'Arcachon, d'accroître la mortalité des juvéniles et surtout des bivalves adultes (coques, moules et palourdes). Poulin (1999) souligne que les parasites jouent 'many roles at many levels' en façonnant les communautés animales.

Les parasites peuvent changer le phénotype de l'hôte, le rendant alors plus ou moins 'convenable' pour d'autres espèces parasites, engendrant des effets sur les communautés hôtes (Dobson et Hudson 1996, Thomas et al. 1999, Thomas et al. 2000 b, Rohde 2002). En effet, les parasites peuvent affecter soit une espèce clef de la communauté hôte soit le phénotype de l'hôte et donc son importance vis-à-vis d'hôtes particuliers dans la

communauté.

Selon Mouritsen et Poulin (2002), les parasites affectent les communautés intertidales de deux manières possibles. D'une part ils peuvent avoir des effets directs sur la densité des hôtes (lorsque les parasites diminuent la survie des hôtes ou le rendement reproductif de ce dernier). Si l'espèce affectée par le parasitisme est une proie plutôt qu'un prédateur, il est alors possible de supposer qu'une décroissance dans son abondance devrait avoir des conséquences pour les autres espèces. Si cette proie devient rare, les prédateurs transféreront leur intérêt sur d'autres proies qui n'auraient pas été sélectionnées dans d'autres cas.

D'autre part, les parasites peuvent affecter les communautés intertidales indirectement, *via* leurs effets sur l'environnement des autres organismes (Mouritsen et Poulin 2002). Un exemple est celui décrit par Thomas et al. (1998) sur le couple coque *Austrovenus stutchburyi* – trématode *Curtuteria australis*. Ils montrent que les effets indirects d'une espèce parasite peuvent avoir des conséquences sur toute la communauté. Ainsi, les coques les plus fortement parasitées ont leur capacité d'enfouissement réduite, augmentant par 7 la probabilité d'être ingérée par l'hôte final, l'huître-pie. Les effets sur la communauté sont probablement peu élevés mais, en raison de l'infestation, beaucoup plus de coques sont exposées à la surface du sédiment. Elles font alors l'objet d'une colonisation par des épibiontes (crépides, anémones de mer, balanes, polychètes...). Ainsi, le parasite a agi indirectement comme un vrai 'ecosystem engineer', augmentant la biodiversité de la communauté en place.

Récemment le rôle des parasites a également été étudié dans la compréhension du succès de l'installation d'espèces introduites, phénomène pouvant bouleverser les communautés en place. Dans certains cas, ce succès est interprété comme la conséquence de l'isolement de l'espèce introduite par rapport aux facteurs biotiques limitant la croissance de

la population. Or, si parmi ces derniers, il est facilement imaginable que de nouvelles relations de compétition et de prédation apparaissent rapidement dans le nouveau contexte, il en va différemment pour les macroparasites. En effet, la plupart des espèces de parasites nécessitent plusieurs hôtes relativement spécifiques (2 à 4) pour boucler leur cycle de vie (Trématodes, Cestodes). Si un parasite accompagne une espèce introduite, il y a infiniment peu de chances que ce parasite trouve les autres hôtes dont il a besoin. Le parasite ne survivra donc pas et l'espèce introduite va se trouver particulièrement démunie en parasites, c'est-à-dire dans une situation apparemment favorable par rapport à des compétiteurs autochtones. L'association hôte-parasite étant souvent le résultat d'une longue co-évolution (Combes 1995), de nouveaux cycles ont peu de chance d'apparaître, au moins à notre échelle d'observation. En Afrique du Sud, la moule indigène *Perna perna* se trouve en compétition potentielle avec la moule méditerranéenne *Mytilus galloprovincialis*, introduite accidentellement dans les années 70 et qui se trouve aujourd'hui en position invasive. Calvo-Ugarteburu et McQuaid (1998a, 1998b) ont montré que 1) *P. perna* était parasité principalement par deux espèces de Trématodes ; 2) ces parasites avaient un impact négatif sur la physiologie de leur hôte (reproduction, croissance) ; 3) *M. galloprovincialis* était exempt de parasites. Or, *M. galloprovincialis* est un hôte fréquent pour différents Trématodes, dans sa distribution géographique originale. Lafferty et Kuris (1996) impliquent également les parasites dans le contrôle d'espèces invasives américaines. Sasal et al. (2000) ont démontré expérimentalement que le Digène *Labratrema minumus* peut infester avec succès différentes populations de gobies, *Pomatoschistus microps*, en Europe, habituellement infestées ou jamais parasitées par ce Digène. Ainsi aucune différence significative n'a été mise en évidence quant au succès d'infestation de ce système parasite-hôte, non seulement au niveau allopatrique mais aussi au niveau sympatrique. Ces travaux (Sasal et al. 2000) contredisent également l'hypothèse d'une

plus forte virulence des parasites introduits en raison du fait qu'ils sont moins bien adaptés lors de nouvelles associations parasite-hôte.

Néanmoins, quelle que soit la façon dont les parasites affectent les communautés intertidales (directe ou indirecte), l'ampleur de leur impact n'est pas constante dans l'espace et dans le temps, en raison des fluctuations saisonnières dans le recrutement des parasites par les invertébrés intertidaux (Lauckner 1980, 1983).

Chapitre 2

MATERIELS & METHODES

Ce chapitre ne traitera que des deux principaux sites d'étude (Arguin et la Canelette, dans le Bassin d'Arcachon), du modèle hôte biologique (la coque, *Cerastoderma edule*) et de la méthode d'identification des parasites. Les protocoles et les traitements statistiques plus spécifiques à certaines études seront insérés dans les chapitres adéquats.

I. SITES D'ETUDE

I.1. Le Bassin d'Arcachon

Situé dans le Sud-Ouest de la France, le Bassin d'Arcachon (44° 40'N, 1°10'W) est une lagune semi-fermée (Fénies 1984) de 156 km² et de régime macrotidal (Gassiat 1989) (**Figure II. 1**). Il constitue un milieu d'échange permanent entre les apports continentaux et l'Océan Atlantique. La communication avec l'océan se fait par l'intermédiaire de deux chenaux étroits, les 'passes', séparés par des bancs de sable en constant remaniement. Ces dernières permettent le passage à chaque marée de 370 à 400.10⁶ m³ d'eau en vives-eaux et de 130 à 200.10⁶ m³ en mortes-eaux (Bouchet 1968). À basse mer, 115 km² d'estran émergent dont, dans le domaine intertidal, 70 km² d'herbier à *Zostera noltii* (Auby 1991) et 6 km² de parcs à huîtres. Le Bassin reçoit 1340.10⁶ m³ d'eau douce par an par plusieurs canaux et rivières dont la principale source est l'Eyre au Sud-Est du Bassin (Auby 1991). Malgré l'importance des échanges avec l'océan, les masses d'eau de la partie interne du Bassin sont lentement renouvelées (Fénies 1984) et subissent des fluctuations halines et thermiques au cours de l'année (D'Elbee et Castel 1995). Aussi, des passes vers l'intérieur du bassin, les masses d'eaux, oscillant au rythme des marées, sont classées selon trois catégories distinctes (Bouchet 1968) :

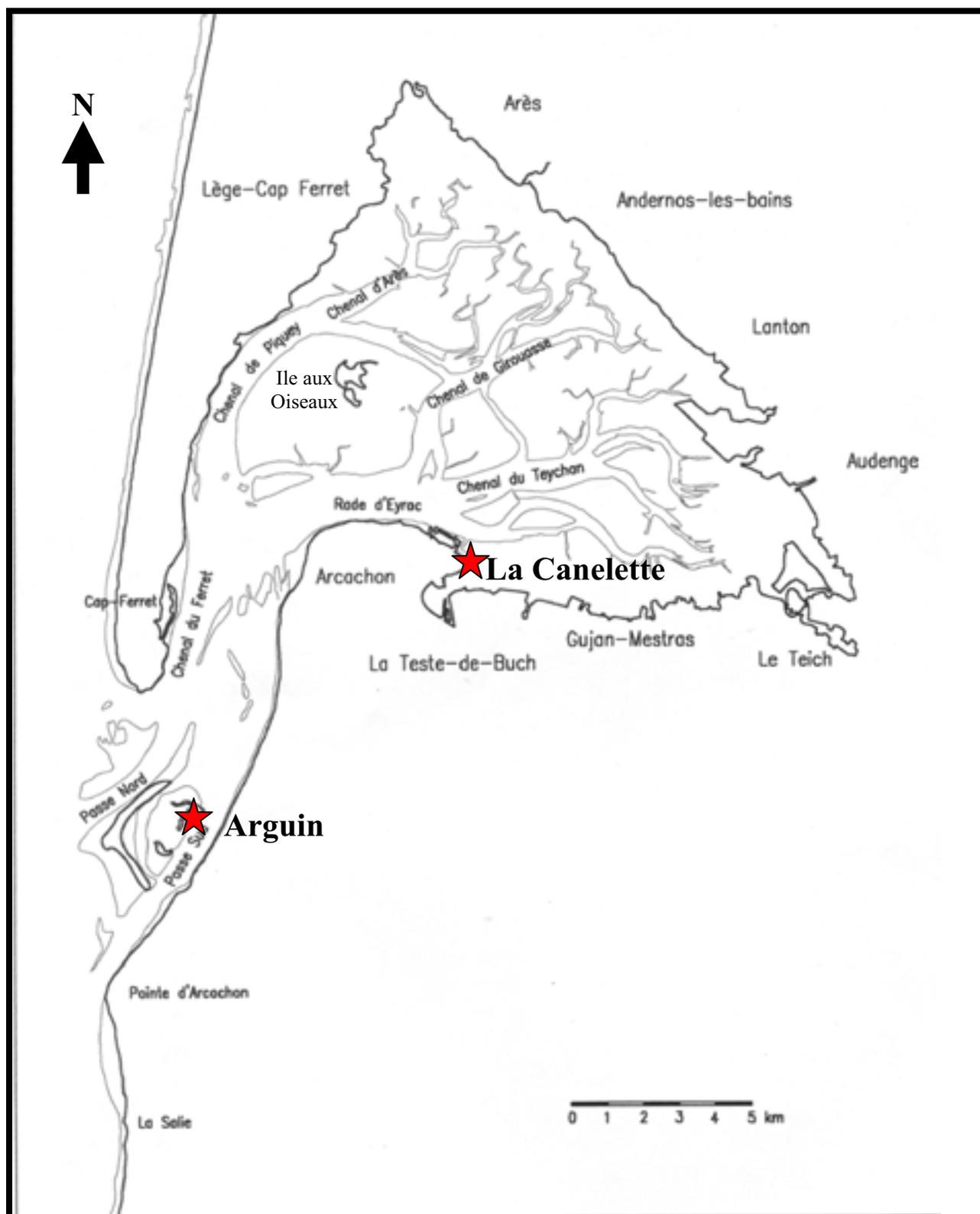


Figure II.1. Sites d'étude (carte d'après IFREMER)

- **les eaux néritiques externes** : température 9,5-21°C, salinité 34-35 ‰

(océaniques)

Cette catégorie s'étend des passes à l'Île aux Oiseaux avec un prolongement dans le chenal du Teychan.

- **les eaux néritiques moyennes** : température 6-22,5 °C, salinité 27-33 ‰

Elles se situent sur le pourtour de l'Île aux Oiseaux et se prolongent le long des ramifications des chenaux du Teychan et du Piquey.

- **les eaux néritiques internes** : température 1-25°C, salinité 22-32 ‰

(continentales)

Ces masses d'eaux concernent les dernières ramifications des chenaux et la partie orientale du Bassin.

Au sein du Bassin d'Arcachon, deux sites, le Banc d'Arguin et La Canelette ont fait l'objet d'un suivi mensuel durant quatre années. Le choix de ces sites a principalement été guidé par la présence des différents hôtes (invertébrés (mollusques, annélides, ...), vertébrés (oiseaux, poissons)) nécessaires aux parasites Trématodes Digènes pour compléter leur cycle biologique. D'autre part, ces sites sont caractérisés par des facteurs environnementaux (température, salinité) totalement différents.

I.2. Le Banc d'Arguin

Entre la lagune et l'océan, le Banc d'Arguin (**Figure II.1**) représente la partie émergente d'un ensemble de hauts fonds sableux, constamment remaniés par les courants, les vents, la houle et les tempêtes hivernales (I.F.R.E.MER 1997). Ces dernières peuvent modifier profondément la topographie du site et entraîner la destruction quasi-totale des stocks de mollusques bivalves par ensevelissement (Deltreil et His 1972). Baigné par les eaux

néritiques externes (Bouchet 1968), ce site océanique est constitué au Nord, au Sud et à l'Ouest par des plages de mode battu et à l'Est par des plages semi-abritées. La zone intertidale du Banc d'Arguin est constituée de 500 ha environ de sables moyens. Seuls 45 ha du banc sont émergés en permanence, et par conséquent fortement remaniés par la dynamique éolienne et marine. Ces bancs de sables sont colonisés par une flore typique avec la présence de l'armoise maritime (*Artemisia maritima*) et de la Linaire à feuille de thym (*Linaria thymifolia*).

Le Banc d'Arguin est également connu pour abriter la plus grande colonie de Sterne Caugek (*Sterna sandvicensis*) en Europe, avec 4250 couples recensés en 2001 (J.J. Boubert, SEPANSO, comm. pers.), ainsi que des oiseaux migrateurs et hivernants. Aussi en 1972, le Ministère de la Protection de la Nature en fit une réserve nationale réglementant son accès et sa fréquentation. Depuis 1973, elle est gérée par la S.E.P.A.N.S.O. (Société pour l'Etude, la Protection et l'Aménagement de la Nature du Sud-Ouest). Dans ce site, les peuplements de bivalves sont dominés par des populations de coque *Cerastoderma edule*, de palourdes *Tapes philippinarum* et *T. decussatus*, de moule *Mytilus edulis* (de Montaudouin 1995). Le Banc est partiellement occupé par des concessions ostréicoles et la pêche à pied y est également pratiquée par des professionnels.

Le site d'échantillonnage est localisé au centre du Banc, dans une lagune interne en voie de comblement nommée 'la conche'. Ce site d'échantillonnage a été déplacé par deux fois lors de ces quatre années de suivi en raison du comblement de la conche fin 1998, puis à cause de la tempête de fin décembre 1999. En ces deux circonstances, les populations de coques ont été ensevelies et le suivi a dû reprendre avec des populations situées à plusieurs mètres de la première zone choisie. Cet estran est composé de sables moyens (médiane 360 μm) avec une teneur en pélites de 3,5 % et une teneur en matière organique de 1,0 % (de

Montaudouin 1996). Sa partie inférieure est recouverte d'un herbier de *Zostera marina* tandis que la partie supérieure est un ensemble dunaire classique couvert d'oyats (*Ammophila arenaria*). La population de coque est située plus particulièrement à 1,9 m au-dessus du niveau zéro N.G.F.

I.3. La Canelette

Située à proximité du port de plaisance d'Arcachon, La Canelette (**Figure II. 1**) est un estran sablo-vaseux de mode abrité. Il est baigné par les eaux néritiques internes à basse mer, et néritiques moyennes à pleine mer (Bouchet 1968). Ce site, avec une zone d'échouage pour les navires de plaisance, est beaucoup plus soumis à l'action anthropique que le Banc d'Arguin. Ceci d'autant plus, qu'en raison de la présence d'un dépôt de carburant, un grand nombre de bateaux transitent dans cette zone. Carruesco et al. (1986) ont décelé dans la faune et la flore du Bassin la présence de métaux lourds (Sn, Zn, Cu, Pb, As). Ces derniers sont en concentration plus élevée dans le milieu portuaire, plus particulièrement lors de la période estivale (accroissement des activités touristique et nautique). Cependant, la contamination du sédiment en Cd, Zn et Pb est modérée, et, malgré la présence de ces métaux, le milieu est considéré comme étant de bonne qualité (I.F.R.E.MER 1997).

Le site d'échantillonnage se trouve dans la partie supérieure d'un herbier de *Zostera noltii* sur un estran à faciès sablo-vaseux à Arénicoles. L'estran est constitué de sables moyens (médiane 225 μm) avec une teneur en pélites de 5,5 % et 0,7 % de matière organique. La population de coque étudiée est située à 2,7 m au-dessus du niveau zéro N.G.F.

II. L'HOTE : LA COQUE, *Cerastoderma edule* L.

La coque commune, *Cerastoderma edule* (Linné 1758) anciennement nommée *Cardium edule* appartient à l'embranchement des Mollusques (**Figure II.2**), à la classe des Bivalves, à l'ordre des Veneroïda et à la famille des Cardiidae.

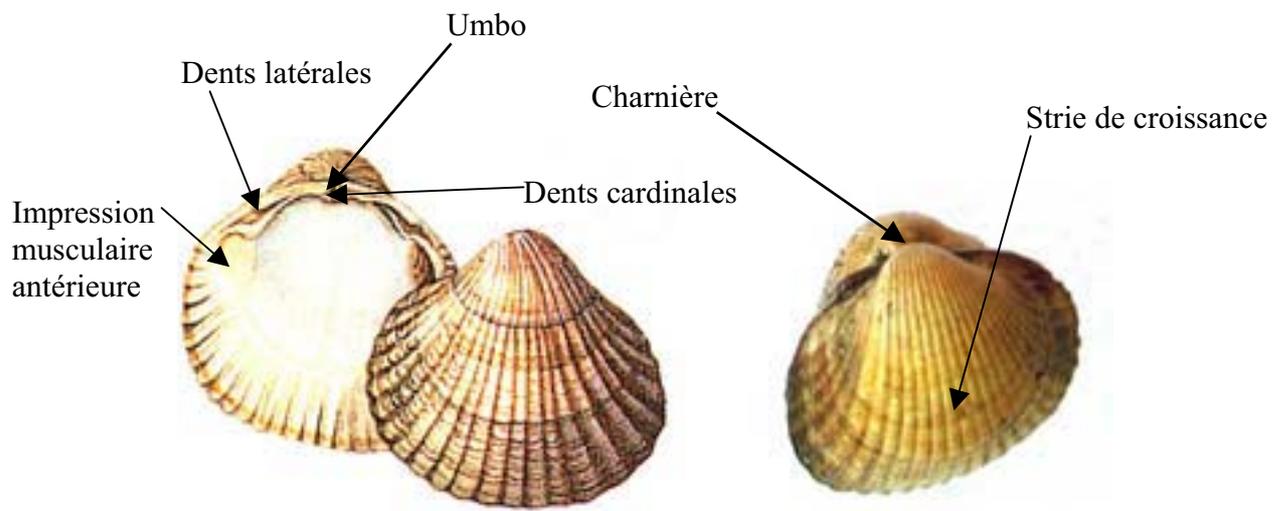


Figure II. 2. : Détails de la coquille de *Cerastoderma edule*, notamment de la valve gauche

La coque est l'un des mollusques bivalves les plus abondants sur les estrans semi-abrités des baies et des estuaires (Bachelet et al. 1992 a). Sa répartition s'étend de la mer de Barents au Maroc (Tebble 1966). Cette espèce commune est exploitée au sein du Bassin, en particulier au Banc d'Arguin, lors des années de fortes abondances.

Ce suspensivore endogé, pouvant atteindre une taille de 50 mm, vit enfoui dans des sédiments sablo-vaseux ou sableux, voire même dans des fins graviers (Hayward et Ryland 1990). Il se trouve essentiellement dans la zone intertidale, plus rarement en position subtidale (Guevara et Niell 1989). Il vit enfoui à proximité de la surface. La coque filtre, pour se nourrir, la matière organique (dont le phytoplancton), en suspension dans l'eau grâce à son siphon inhalant. C'est une espèce assez tolérante vis-à-vis des facteurs édaphiques et de la

salinité (Guillou *et al.* 1990), survivant à des salinités extrêmes de 10 ‰ (Hayward et Ryland 1990) et 45 ‰ (Rygg 1970).

La température agit sur le déclenchement des pontes de la coque. La ponte ne peut être induite en dessous de 11-13°C (Kingston 1974). Cette espèce gonochorique, ovipare, à fécondité élevée (bivalve de stratégie r), effectue sa fécondation en pleine eau. L'œuf se développe en une larve pélagique dont la durée de vie est de 3 à 5 semaines. La sédentarisation se produit à une taille d'environ 280 µm (Creek 1960). Le cycle sexuel de la coque à Arcachon comprend une période principale de ponte au printemps et une seconde période plus modeste en automne (Guillou *et al.* 1990). La longévité maximale de l'espèce est d'environ 6 ans (Cole 1956).

III. METHODE DE COLLECTE DES ORGANISMES

III.1. Dynamique des populations de coque

III.1.1. Densités des populations et structures de taille

Chaque mois, six prélèvements quantitatifs ont été effectués au Banc d'Arguin et à La Canelette à l'aide d'un cadre de 0,25 m². Le sédiment prélevé sur 5 cm de profondeur a été tamisé sur une maille de 1 mm. De retour au laboratoire, les individus ont été dénombrés et mesurés à l'aide d'un pied à coulisse ou d'un micromètre ajusté à la loupe binoculaire, afin de déterminer la densité de la population (nombre de coques par unité de surface) et les différentes classes de taille. Les coques ont été ensuite maintenues en vie dans des aquariums en circuit ouvert à température ambiante.

III.1.2. Détermination des différentes cohortes

L'état des populations évolue dans l'espace et dans le temps. D'un point de vue temporel, il est possible de décrire les phénomènes démographiques d'une population en considérant les cohortes. Une cohorte sera définie comme l'ensemble des individus ayant recruté à la même période. Les cohortes ont été déterminées et différenciées pour chaque mois, de novembre 1997 à novembre 2001 pour la Canelette, et d'octobre 1997 à novembre 2001 pour le Banc d'Arguin, à l'aide :

- de la structure de la population de *C. edule* de novembre 1997 à 2001 ;
- de la courbe des âges des coques, basée sur les stries de croissance ;
- des taux de croissance, cités dans la littérature pour ces mêmes sites (de Montaudouin 1995, de Montaudouin et Bachelet 1996, Bachelet, comm. pers.).

III.2. Identification et dynamique de populations de Digènes

Pour l'analyse parasitaire, la chair des coques a été extraite de leurs coquilles et écrasée entre deux lames de verre. Puis, les parasites ont été identifiés et dénombrés sous loupe binoculaire. Les diamètres des différentes métacercaires ont été mesurés au micromètre oculaire.

III.2.1. Détermination des Echinostomatidae

Les critères utilisés dans la détermination des différentes espèces d'Echinostomatidae à partir de leurs métacercaires sont :

- le diamètre du kyste (Stunkard 1938, Loos-Frank 1967, Lauckner 1983) ;
- le nombre d'épines céphaliques (Kostadinova sous presse) qui est de 29 pour *Himasthla continua*, *H. interrupta* et *H. elongata* (Loos-Frank 1967, Lauckner 1983, Kostadinova sous presse), de 31 épines pour *H. quissetensis* (Stunkard 1938, Prévot

1974, Kostadinova sous presse) et de 29 à 33 épines pour *Curtuteria* spp. (Allison 1979, Kostadinova sous presse)

- la localisation plus ou moins spécifique des différentes espèces dans les tissus de la coque. Wegeberg *et al.* (1999) ont montré expérimentalement que *H. elongata* et *H. continua* se trouvent essentiellement dans le pied des coques alors qu'*H. interrupta* préfère les bords du manteau. *H. quissetensis* se trouve également au niveau du pied de l'hôte (Prévot 1974). Quant à *Curtuteria* spp., il semblerait que certains d'entre eux, notamment *Curtuteria australis* qui parasite *Austrovenus stutchburyi*, infeste essentiellement le pied du bivalve (Poulin *et al.* 1998).

III.2.2. Détermination des autres Digènes

La détermination des autres Digènes s'est aussi basée en partie sur la localisation du parasite dans les tissus de l'hôte, mais surtout sur :

- la nature du stade larvaire (sporocystes ou rédies, cercaires, métacercaires) ;
- les caractéristiques anatomiques de la larve à partir des données de la littérature (Werding 1969, Lauckner 1971, 1980, 1983, Maillard 1976, Sannia et James 1978, Sannia *et al.* 1978, Bowers *et al.* 1996, Bartoli *et al.* 2000) .

III.2.3. Dynamique des populations de parasites

Les coques collectées *in situ* ont été disséquées, les parasites identifiés et dénombrés. Les données obtenues ont servi à déterminer la prévalence parasitaire et l'abondance d'infestation parasitaire, définis en accord avec Margolis *et al.* (1982) et Bush *et al.* (1997) :

- **la prévalence d'infestation** (exprimée en pourcentage) est le nombre d'hôtes infestés par un ou plusieurs individus d'une espèce parasite particulière (ou groupe taxonomique) rapporté au nombre d'hôtes examinés ;

- l'**abondance d'infestation** est le nombre d'individus d'un parasite particulier dans/sur un seul hôte (les infestations nulles sont prises en compte).

Les kystes des métacercaires d'*Himasthla* spp. ont été considérés morts lorsque des kystes vides, de diamètre identique au parasite considéré, ont été observés. L'identification de kystes morts uniquement sur la base du diamètre est critiquable ; néanmoins, Lauckner (1971) a observé que le diamètre du kyste des *Himasthla* spp. ne variait pas au cours du temps, dans le second hôte intermédiaire. Ces kystes morts ont également été dénombrés.

IV. MESURES *in situ* DES TEMPERATURES

La température de la masse d'eau a été enregistrée dans les deux stations d'étude à l'aide de sondes Tidbit (Prosensor). Dans chaque station, deux sondes ont été positionnées, l'une proche du point de suivi et toujours immergée, l'autre dans la zone du suivi sur l'estran et subissant donc des alternances de phases d'immersion-émersion selon la marée. La périodicité à laquelle la température a été relevée est de 15 minutes, pour une précision de la sonde de 0,4°C. Les données étaient ensuite relevées régulièrement à l'aide d'un crayon à infrarouge et transférées sur un PC à l'aide du logiciel BoxCar Pro (Version 3.51 pour Windows).

Ce suivi n'a malheureusement pu débuter qu'en avril 2001. Aussi pour combler les périodes sans mesure de température, les données d'Ifremer Arcachon pour des stations voisines ont été utilisées.

V. ANALYSES DE DONNEES

La procédure d'analyse des données sera rappelée au fil des chapitres. Les tests ont été réalisés à l'aide des logiciels SYSTAT sur MacIntosh et Statistica sur PC.

Chapitre 3

INVENTAIRE DES TREMATODES DIGENES DANS LE BASSIN D'ARCACHON

Participation aux publications

de Montaudouin X, Kisielewski I, Bachelet G, **Desclaux C** (2000) A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanol. Acta* 23: 453-468

de Montaudouin X, Blanchet H, Kisielewski I, **Desclaux C**, Bachelet G (2003) Digenean trematodes moderately alter *Hydrobia ulvae* population size structure. *J. Mar Biol Ass UK* 83: 297-305

I. INTRODUCTION

La connaissance du fonctionnement des écosystèmes benthiques nécessite l'identification de toutes les espèces composant les différentes communautés (Brooks et Hoberg 2000). De nombreux inventaires de la macrofaune benthique ont ainsi été réalisés, particulièrement en milieu côtier, mais la prise en compte des macroparasites n'y est encore qu'exceptionnelle (Stunkard 1932, 1970, 1983, Holliman 1961, Sannia et James 1977, Bartoli 1984, Lauckner 1987a, b, de Montaudouin et al. 2000). A chaque fois, l'omniprésence des parasites apparaît pourtant une évidence, notamment celle des Trématodes Digènes chez les mollusques (Lauckner 1980, 1983). L'estimation de la diversité parasitaire et de la pression d'infestation demeure un préalable à tout travail de recherche en dynamique des systèmes parasites-hôtes. Elle permet de localiser les sites d'étude, de privilégier les modèles biologiques et d'extrapoler les résultats à plus grande échelle spatiale. Ainsi, certains chercheurs ont-ils concentré une grande partie de leurs études sur la dynamique d'une espèce, en y intégrant la dimension parasitaire. Pour les mollusques, c'est par exemple le cas de la nasse américaine *Ilyanassa obsoleta* par L.A. Curtis (1985, 1987, 1990, 1993, 1995, 1997, 2002), de l'hydrobie *Hydrobia ulvae* par M. Rothschild (1936, 1938a, b, 1941) ou de la coque *Cerastoderma edule* par K.T. Jensen (1985, 1992, 1993) et ses collaborateurs (de Montaudouin et al. 1998, Mouritsen et al. 1998, Jensen et al. 1999, Wegeberg et al. 1999, Wegeberg et Jensen 1999, de Montaudouin et al. en prép.).

Sur les côtes européennes (hormis la France), les mollusques les plus étudiés sur le plan de leur infestation parasitaire sont :

* Pour les gastéropodes

- *Littorina* spp. : notamment sur les côtes islandaises (Sannia et James 1977, Skirnisson et Galiaktionov 2002), norvégiennes (Galaktionov et Bustnes 1995), suédoises (Granovitch et Johannesson 2000), allemandes (Werding 1969, Lauckner 1984b, Kesting et al. 1996), anglaises (Lebour 1911, James 1968, Robson et Williams 1970).

- *Hydrobia* spp. : notamment sur les côtes russes (Gorbushin 1997), danoises (Jensen et Mouritsen 1992, Mouritsen et Jensen 1994, Jensen et al. 1996, Gorbushin 1997, Mouritsen et Jensen 1997, Jensen et al. 1998), allemandes (Reimer 1971, Lauckner 1987a, Kesting et al. 1996, Gorbushin 1997, Meißner et Bick 1997, Schulte-Oehlmann et al. 1997, Kube et al. 2002a, b) britanniques (Anderson 1971, Huxham et al. 1995, Field et Irwin 1999).

* Pour les bivalves :

- *Cerastoderma edule* : notamment sur les côtes suédoises (Jonsson & André 1992), allemandes (Lauckner 1971, Lauckner 1984a, Lauckner 1987a, Kesting et al. 1996), anglaises (Lebour 1911, Hancock et Urquhart 1965, Bowers et James 1967, James et Bowers 1967, Bowers 1969, James et al. 1976, Sannia et James 1978, Sannia et al. 1978, Goater 1993, Bowers et al. 1996), espagnoles (Carballal et al. 2001), portugaises (Russell-Pinto 1990, 1993).

- *Mytilus* spp. : notamment sur les côtes islandaises (Sannia et James 1977), allemandes (Kesting et al. 1996), espagnoles (Villalba et al. 1997).

- *Macoma balthica* : notamment sur les côtes danoises (Mouritsen 1997), hollandaises (Swennen 1969, Hulscher 1973, Swennen et Ching 1974, Hulscher 1982), finlandaises (Pekkarinen 1984), polonaises (Wenne et Klusek 1985).

En ce qui concerne le littoral français, les Trématodes marins peuvent se trouver le long des côtes Atlantiques ou sur les côtes Méditerranéennes. En Méditerranée, Rébecq (1964) a travaillé sur des mollusques, des annélides, des crustacés et des poissons, Bartoli (1974) et Prévot (1974) sur les Trématodes de Lariidae, Maillard (1976) sur les distomatoses de poissons.

Sur nos côtes Atlantiques, exceptées les études de Villot (1879), Pelseneer (1906), Deblock (1980), puis sur le Bassin d'Arcachon, de Lespès (1857), Deltreil et His (1970, 1972), Féral et al. (1972), et quelques travaux plus récents (Javanshir 1999, de Montaudouin et al. 2000, Desclaux et al. 2002, de Montaudouin et al. 2003), peu d'études ont été entreprises, du moins concernant les mollusques des lagunes ou estuaires.

Aussi, était-il intéressant, d'établir une mise à jour du recensement des Trématodes Digènes au sein du Bassin d'Arcachon, à partir des données bibliographiques et des nombreux suivis réalisés au sein du Laboratoire d'Océanographie Biologique (novembre 1997 – août 2002), principalement dans le cadre de cette thèse. De plus, des valeurs en terme de prévalence parasitaire (= pourcentage d'individus parasités), calculées à partir de l'échantillon et non de la population, ont été établies pour les différents hôtes étudiés.

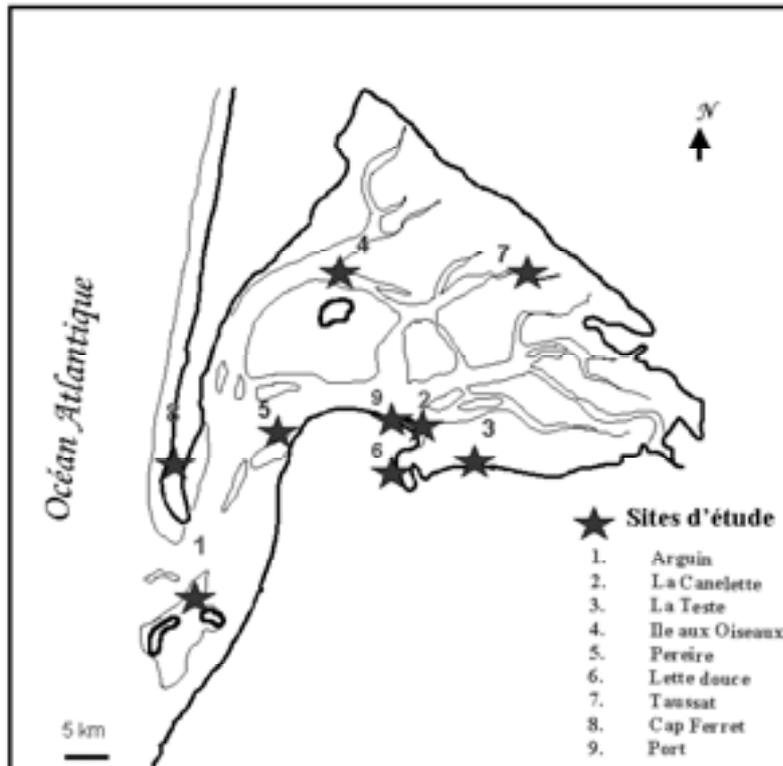


Figure III. 1 : Sites d'études des Trématodes Digènes dans le Bassin d'Arcachon (littérature et thèse)

II. METHODOLOGIE

II. 1. Recherche des hôtes

II.1. 1. Les sites d'étude

A partir des suivis et des études réalisés au sein du Laboratoire d'Océanographie Biologique, mais aussi des suivis effectués au cours de cette thèse et des résultats bibliographiques dans le Bassin d'Arcachon, une synthèse a été réalisée concernant l'identité et les prévalences des parasites Trématodes Digènes au sein de 9 stations d'étude. Les stations les plus océaniques sont le Banc d'Arguin et le Cap Ferret. Les stations les plus internes sont Taussat, La Canelette, La Teste, le Port et parmi les stations soumises aux eaux dites néritiques moyennes, l'Île aux Oiseaux et Péreire (**Figure III. 1**). Enfin, une dernière station totalement interne et isolée du milieu marin par une digue, est située en bordure du port de La Teste : La Lette Douce. Cette dernière station est soumise à de fortes variations de température et de salinité (de Montaudouin et al. 2003). Dans chacune de ces neuf stations se trouvent des mollusques susceptibles d'intervenir dans le cycle de vie des parasites Trématodes Digènes.

II.1.2. Les hôtes

Au cours de cette étude, un bivalve (la coque, *Cerastoderma edule*) et 11 espèces de gastéropodes ont été analysés. Les gastéropodes sont :

<i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant, 1777)	<i>Rissoa</i> sp.
<i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Gibbula umbilicalis</i> (da Costa, 1778)
<i>Nassarius reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Gibbula cineraria</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Cyclope neritea</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Gibbula magus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	<i>Gibbula tumida</i> (Montagu 1803)
<i>Euspira pulchella</i> (= <i>Natica alderi</i>) (Risso, 1826)	

		Nombre d'individus						
		nov. 1997- sept. 1999	oct./nov. 1997 - nov. 2001	été 1998	fév. -août 2000		août 2002	
Hôte	Site				fév. 2002	août 2002		
1 ^{er} hôte intermédiaire	<i>Cyclope neritea</i>	Arguin			800	325		
		La Canelette			70			
		Port						
		Ile aux Oiseaux					53	
		Péreire					35	
		La Teste						
	<i>Nassarius reticulatus</i>	Arguin				1690	446	
		La Canelette				900	228	
		Port				142		
		Ile aux Oiseaux					72	
		Péreire					74	
		La Teste					117	
	<i>Hydrobia ulvae</i>	Arguin	>1800					
		La Canelette	>1800					
		Ile aux Oiseaux			147			
		Lette Douce	>1800					
	<i>Gibbula umbilicalis</i>	Arguin				52		
		La Canelette				80		
		Ile aux Oiseaux				100		
<i>Gibbula magus</i>	Arguin							
	La Canelette				14			
	Ile aux Oiseaux							
<i>Gibbula cineraria</i>	Arguin				70			
	La Canelette							
	Ile aux Oiseaux							
<i>Gibbula tumida</i>	Arguin							
	La Canelette				50			
	Ile aux Oiseaux							
<i>Bittium reticulatum</i>	Arguin				134			
	La Canelette							
	Ile aux Oiseaux							
<i>Natica alderi</i>	Arguin							
	La Canelette							
	Ile aux Oiseaux							
<i>Rissoa</i> sp	Arguin					1081		
<i>Littorina littorea</i>	Arguin				40			
	La Canelette				80			
	Ile aux Oiseaux							
1 ^{er} ou 2 nd hôte intermédiaire	<i>Cerastoderma edule</i>	Arguin	1545					
		La Canelette	2238					

Tableau III. 1. Tableau récapitulatif des mollusques (gastéropodes et bivalves) échantillonnés au sein des 9 stations du Bassin d'Arcachon reportées sur la Figure III.1, ainsi que les périodes d'échantillonnage et le nombre d'individus disséqués).

Les données de la littérature pour le Bassin d’Arcachon concernent essentiellement les hydrobies, mais aussi les coques, les moules (*Mytilus edulis*) et les palourdes (*Tapes decussatus* et *T. philippinarum*).

II.1.3. Les prélèvements

Les prélèvements des hôtes potentiellement infestés ont été réalisés selon deux modalités. Certains mollusques ont fait l’objet de suivis mensuels, notamment les coques (*C. edule*), les hydrobies (*Hydrobia ulvae*), les nasses (*Nassarius reticulatus*) et les cyclonasses (*Cyclope neritea*). Les autres gastéropodes ont été prélevés de façon plus sporadique. En effet, à l’occasion de la recherche du premier hôte de *Curtuteria* sp. (**Chapitre 4**), plusieurs centaines d’organismes ont été prélevés et analysés, ponctuellement dans le temps (cf. liste, § II.1.2.). Tous les gastéropodes n’ont pas été cherchés ou observés dans toutes les stations. L’ensemble des conditions de prélèvements, hôte, station, période d’échantillonnage et nombre d’individus disséqués, a été résumé dans le **Tableau III. 1**.

Le prélèvement des bivalves et des gastéropodes lors des suivis a été réalisé à l’aide de quadrats ou de carottiers et d’un tamis de 1 mm de vide de maille. Lorsque le nombre d’individus requis était insuffisant, les individus ont été ramassés à la main, en grattant le sédiment sur quelques centimètres de profondeur pour les coques. Les mollusques de l’herbier à *Zostera marina* du Banc d’Arguin ont été prélevés à l’aide d’une drague à crevettes tirée par le bateau sur 300 mètres, à plusieurs reprises.

II.2. Recherche des parasites chez les Mollusques

II. 2.1. Recherche des Digènes chez les bivalves (coques)

De retour au laboratoire, les coques ont été disséquées sous loupe binoculaire. Pour cela, le corps mou a été séparé de la coquille, puis écrasé entre deux lames de verre de diamètre 9,7 cm. Les parasites ont ensuite été identifiés. Lorsqu'il s'agissait d'Echinostomatidae, la localisation des métacercaires dans les tissus de l'hôte, le diamètre du kyste et le nombre d'épines appartenant au collier céphalique qui entoure la ventouse buccale ont été également considérés pour déterminer l'espèce (**Chapitre 2**).

II. 2.2. Recherche des parasites chez les gastéropodes

Deux méthodes ont été utilisées : par émission et par dissection.

a. Emission des stades larvaires

Les gastéropodes ont été triés et séparés par espèce. Le nombre d'individus triés est variable et fonction de la densité de l'espèce et du site d'étude. Par exemple, au Banc d'Arguin, *Nassarius reticulatus*, *Cyclope neritea* et *Hydrobia ulvae* sont très abondants contrairement à *Rissoa* sp. ou à *Bittium reticulatum*. Chaque individu a ensuite été placé dans une coupelle d'eau de mer filtrée, à température ambiante (20°C), sous des lampes à lumière blanche selon un cycle jour/nuit (12h/12h). Après 24 heures, les coupelles étaient observées à la loupe binoculaire afin de déterminer et d'identifier les parasites présents notamment à partir du stade cercaire. L'identification des espèces de Digènes a été effectuée par référence à la littérature spécifique permettant ainsi d'identifier :

- les Echinostomatidae (Lebour 1911, Stunkard 1938, 1939, 1960, Loos-Frank 1967, Werding 1969, Deblock 1979, 1980, Lauckner 1980, 1983) jusqu'au rang d'espèce ;

- les Bucephalidae (Lebour 1911, Bowers 1969, Russell-Pinto 1993) ;
- les Gymnophallidae (Lebour 1911, Bowers et James 1967, Campbell 1985, Russell-Pinto 1993) ;
- les Monorchiiidae (Prévot 1966, Sannia et al. 1978, Bartoli et al. 2000) ;
- les Zoogonidae (Palombi 1930, Stunkard 1932, 1941, Prévot 1966) ;
- les Lepocreadiidae (Pelseneer 1906, Martin 1938, Rebecq 1964, Køie 1975) ;
- les Opecoelidae (Pelseneer 1906, Lebour 1911, Stunkard 1932, Dollfus et Euzet 1964, Werding 1969, Sannia et James 1977) ;
- les Hemiuridae (Rebecq 1964, Reimer 1971) ;
- les Haploporidae (Field et Irwin 1999) ;
- les Microphallidae (Stunkard 1932, Rankin 1939, Rebecq 1964, Werding 1969, Prévot 1974, Deblock 1979, 1980, Field et Irwin 1999, Russell-Pinto & Bartoli 2002) ;
- les Notocotylidae (Rebecq 1964, Werding 1969, Lauckner 1980) ;
- les Psilostomatidae (Reimer 1971) ;
- les Rencolidae (Werdning 1969, Lauckner 1980)
- les Heterophyidae (Lebour 1911, Werding 1969, Prévot 1974)

Après le tri, les gastéropodes ont été séparés par espèce, genre ou famille. Ils ont été stockés dans un local à 15°C, avec un cycle lumineux J/N (12h/12h) et nourris pour réaliser une ‘banque parasitaire’.

Systématique			Hôtes	Prévalence d'infestation	Localisation	Références
Plathelminthes	Turbellariés Rhabdocoeles	<i>P. cardii</i> , (Graff 1882)		20 à 74,6%	Plymouth (GB)	Atkins 1934
		<i>Paravortex</i> sp.,	<i>Pecten novaezelandiae</i>		N ^{elle} Zélande	Woods et Hayden 1998
			<i>C. edule</i> <i>M. edulis</i> <i>T. philippinarum</i> ,	28,9 à 30,5% (<i>C. edule</i>) – 0 à 3% (<i>M. edulis</i>) – 6,5 à 6,9% (<i>T. philippinarum</i>)	Bassin d'Arcachon	de Montaudouin et al. 2000
Cestodes	Tentaculo-neoplerocercœide		<i>C. edule</i>	0,4% (<i>C. edule</i>)	Bassin d'Arcachon	Lauckner 1983 de Montaudouin et al. 2000
Crustacés	Copépodes Mytilicolidae	<i>Mytilicola intestinalis</i> (Steuer 1902)	<i>C. edule</i> , <i>Mytilus edulis</i> , <i>M. galloprovincialis</i> , <i>Modiolus barbatus</i> , <i>Ostrea edulis</i> , <i>Crassostrea angulata</i> , <i>Dosinia exoleta</i> , <i>Pecten</i> , <i>Mya</i> , <i>Venus</i> , <i>Tapes</i>		Europe, Floride Europe du NW, Mer des Wadden, (habitat original = Méditerranée)	Dollfus 1951, Havinga 1951
					Mer du Nord, Côtes Atlantiques,	Lauckner 1983
				4,1 à 4,7% Italie 57,9% (Espagne)	Méditerranée Italie – Espagne	Canestruti-Trotti et al. 1998
			<i>C. edule</i> <i>M. edulis</i> <i>T. philippinarum</i>	4,4 à 5,1% 20,1 à 29,6% 0 à 0,3%	Bassin d'Arcachon	de Montaudouin et al. 2000
	Décapodes	<i>Pinnotheres pisum</i>	<i>C. edule</i>	0-100%	Baie d'Orne (F) Bassin d'Arcachon	Guillou et al. 1990 Madani 1989, de Montaudouin et al. 2000

Tableau III. 2. Synthèse des parasites non Trématodes susceptibles d'être observés dans les coques, *C. edule*, du Bassin d'Arcachon, avec leur position systématique et les prévalences observées dans les hôtes.

b. Dissection des organismes

Concernant les gastéropodes, une autre technique de tri a également été retenue, il s'agit de la dissection. Cette méthode est beaucoup plus fiable notamment par rapport aux prévalences obtenues (Curtis et Hubbard 1990). En effet, lors des émissions, il est possible que l'hôte infesté n'émette pas de cercaires. En revanche, lors de la dissection, les sporocystes ou rédies sont visibles ainsi que les cercaires matures ou non dans la coupelle d'eau. Par contre, l'inconvénient majeur est la mort de l'individu et donc l'impossibilité d'effectuer une banque d'individus parasités en vue d'éventuelles expériences et/ou de photographies des organismes.

II.3. Les parasites

Avant d'effectuer cet inventaire parasitaire parmi les hôtes collectés, une recherche bibliographique des parasites potentiellement observables dans les hôtes choisis a été réalisée. Deux tableaux de synthèse (non exhaustifs) recourent ainsi certaines études significatives réalisées sur ces hôtes en terme de présence de parasites non Trématodes et de parasites Trématodes Digènes (**Tableaux III. 2 et III.3**). Le **Tableau III.3** répertorie également les hôtes du cycle de vie des Digènes ainsi que leur localisation géographique. Selon la littérature, de nombreuses familles de Digènes sont susceptibles d'infester les mollusques choisis au cours de cette étude. En effet, une large gamme de Digènes peut infester ces mollusques, avec six familles pour les coques (Gymnophallidae, Bucephalidae, Echinostomatidae, Monorchiiidae, Rencolidae et les Psilostomatidae) et dix familles pour les gastéropodes (Echinostomatidae, Rencolidae, Psilostomatidae, Opecoelidae, Lepocreadiidae, Heterophyidae, Hemiuridae, Haploporidae, Notocotylidae et Microphallidae) (**Tableaux III. 2 et III.3**).

Espèce parasite	1 ^{er} hôte	Hôte intermédiaire	Hôte définitif	Localisation	Auteurs
GYMNOPHALLIDAE					
<i>Meiogymnophallus minutus</i> Cobbold, 1859	<i>Scrobicularia plana</i>	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Haematopus ostralegus</i>	Mer du Nord, Pays de Galles, Angleterre Ria de Aveiro (Portugal) Bassin d'Arcachon (France)	Bowers et James 1967, Lauckner 1971, Loos-Frank 1971, James et al. 1967, Bowers et al. 1990 Goater 1993, Bowers et al. 1996 Russel Pinto et Bartoli 1992 Russel Pinto 1993 de Montaudouin et al. 2000
<i>Gymnophallus choledochus</i> Odhner, 1900	<i>C. edule</i>	<i>C. edule</i> <i>Nereis diversicolor</i>	<i>Larus</i> spp. <i>Tadorna tadorna</i> Anatidae Limicolidae	Mer du Nord Camargue (F) Ria de Aveiro Bassin d'Arcachon	Loos-Frank 1969, Lauckner 1971 Bartoli 1974 Russell-Pinto 1993 de Montaudouin et al. 2000
<i>Gymnophallus rebecqui</i> Bartoli, 1983	<i>Abra ovata</i> , <i>A. tenuis</i>	<i>Abra ovata</i> , <i>C. glaucum</i> , <i>A. tenuis</i> <i>C. edule</i>	<i>Aythya</i> spp. <i>Anas clypea</i>	Camargue Ria de Aveiro	Bartoli 1984, Campbell 1985, Bowers et al. 1996
BUCEPHALIDAE					
<i>Labratrema minimus</i> (= <i>Bucephalus haimaneus</i>) Stossich, 1887	<i>C. edule</i> , <i>Tapes pullastra</i> , <i>Spisula solida</i> , <i>Tapes decussatus</i> , <i>Ostrea edulis</i> , <i>Donax trunculus</i> , <i>Abra alba</i>	<i>Atherina</i> spp. <i>Pomatoschistus microps</i>	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Boulogne S/mer, Wimereux, Atlantique, Méditerranée Camargue/Languedoc Bassin d'Arcachon Ria de Aveiro	Pelseneer 1906 Rebecq 1964 Maillard 1976 Deltreil et His 1970 Russell-Pinto 1993
ECHINOSTOMATIDAE					
<i>Himasthla quissetensis</i> Miller et Northup, 1926	<i>Ilyanassa obsoleta</i>	<i>Mya arenaria</i> , <i>Ensis erectus</i> , <i>Mytilus edulis</i> , <i>Modiolus modiolus</i> , <i>Cumingia tellinoides</i> , <i>Pecten irradiens</i> , <i>Crepidula fornicata</i> <i>Mya arenaria</i> <i>Cardium glaucum</i> , <i>Tapes decussatus</i> , <i>T. aureus</i> , <i>Scrobicularia plana</i> , <i>Donax trunculus</i> , <i>D. semistriatus</i> , <i>Mactra corallina</i> , <i>Spisula subtruncata</i> , <i>Venus gallina</i> , <i>Solen marginatus</i> , <i>C. edule</i> , <i>C. glaucum</i> , <i>S. plana</i> , <i>Tapes philippinarum</i>	<i>Sterna hirundo</i> \$ <i>Larus argentatus</i> \$ <i>L. marinus</i>	Quamquisset Harbor Woods Hole (USA) Mer du Nord Massachusetts Camargue (F) Ria de Aveiro (P)	Miller et Northup 1926 Stunkard 1938, 1960, 1970 Uzmann 1951 Prévoit 1974 Russell-Pinto 1993 Cheng et al. 1966

§ expérimental

Tableau III. 3. Tableau de synthèse bibliographique (non exhaustif) concernant les parasites trématodes susceptibles d'être observés, dans le Bassin d'Arcachon, parmi les hôtes choisis (en gras) dans cette étude. Les différents hôtes intervenant dans le cycle de vie de ces digènes et leurs répartitions géographiques sont également répertoriés.

Espèce parasite	1 ^{er} hôte	Hôte intermédiaire	Hôte définitif	Localisation	Auteurs
ECHINOSTOMATIDAE (suite)					
<i>Himasthla elongata</i> Mehlis, 1831 (= <i>H. secunda</i> , <i>Echinostomum</i> <i>secundum</i>)	<i>Littorina littorea</i> , <i>L. saxatilis</i> , <i>L. obtusata</i>	<i>C. edule</i> , <i>C. lamarcki</i> , <i>Tapes pullastra</i> , <i>T. philippinarum</i> , <i>Mytilus edulis</i> , <i>L. littorea</i> , <i>Mya arenaria</i> , <i>Macoma balthica</i>	Laridés : <i>L. argentatus</i> , <i>L. marinus</i>	Mer du Nord Arcachon (F) Côte ouest Suède	Dietz 1909, 1910, Lebour 1911, Loos-Frank 1967, Werding 1969 Reimer 1971, Lauckner, 1980, 1983, de Montaudouin et al. 2000 Granovitch et Johannesson 2000
<i>Himasthla interrupta</i> Loos-Frank, 1967	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>C. edule</i> , <i>T.</i> <i>philippinarum</i> , <i>M.</i> <i>edulis</i> , <i>Macoma</i> <i>balthica</i>	Laridés : <i>L. argentatus</i> , <i>L. marinus</i> , <i>L. ridibundus</i> §	Manche, Atlantique Arcachon	Loos-Frank 1967, Reimer 1971, Deblock 1980, de Montaudouin et al. 2000
<i>Himasthla continua</i> Loos-Frank, 1967	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>C. edule</i> , <i>T.</i> <i>philippinarum</i> , <i>M.</i> <i>edulis</i> , <i>M. balthica</i>	<i>L. argentatus</i> , <i>L.</i> <i>marinus</i> , <i>L.</i> <i>ridibundus</i> , <i>L.</i> <i>canus</i>	Manche, Atlantique Arcachon	Loos-Frank 1967 Deblock 1980, de Montaudouin et al. 2000
<i>Cercaria sagitata</i>	<i>N. reticulatus</i>			Arcachon Suède	Lespès 1857 Tallmark et Norrgrén 1976
MONORCHIIDAE					
<i>Monorchis parvus</i> Looss, 1902 (= <i>Cercaria</i> <i>cerastodermæ</i>)	<i>C. edule</i> <i>C. glaucum</i>	<i>C. edule</i> Téléostéens	Téléostéens	Tamise (GB) Ria de Aveiro Arcachon	Sannia et James 1978, Russel-Pinto 1993, Bartoli et al. 2000, de Montaudouin et al. 2000
OPECOELIDAE					
<i>Cercaria pachycera</i> Diesing, 1858	<i>Gibbula cineraria</i> <i>G. umbilicatis</i>	inconnu	inconnu	Millport (GB) Arcachon Roscoff Méditerranée	Lespès 1857 Pelseneer 1906 Stunkard 1932 Lauckner 1980
LEPOCREADIIDAE					
<i>Cercaria fascicularis</i>	<i>N. reticulatus</i>	inconnu	inconnu	Bretagne (F)	Russell-Pinto et Bartoli 2002
<i>Cercaria sebastopoli</i>	<i>N. reticulatus</i>	inconnu	inconnu	Suède	Tallmark et Norrgrén 1976
HETEROPHYIDAE					
<i>Cryptocotyle</i> <i>concamum</i> Creplin, 1825	<i>H. ulvae</i>	Téléostéen (Gobie)	Laridés	Méditerranée Bassin d'Arcachon	Lebour 1911 Rebecq 1964 de Montaudouin et al. 2003
<i>Cryptocotyle lingua</i> Creplin 1825 (= <i>Cercaria concava</i>)	<i>Littorina littorea</i>		<i>L. argentatus</i> , <i>Sterna hirundo</i> Chien\$, mammifères§	Woods Hole (USA) Mer du Nord, Mer Baltique Côte ouest Suède	Werding 1969, Stunkard 1970 Lauckner 1980, Granovitch et Johannesson 2000
HEMIURIDAE					
<i>Cercaria sinizini</i>	<i>H. ulvae</i>	inconnu	inconnu	Plymouth (GB), Atlantique	Rothschild, 1938a, Deblock 1980
<i>Cercaria bunocotyle</i> <i>progenetica</i>	<i>H. ulvae</i>	inconnu	inconnu	Manche, Atlantique	Deblock 1980
RENICOLIDAE					
<i>Renicola roscovita</i> Stunkard, 1932	<i>L. littorea</i> , <i>L.</i> <i>saxatilis</i> , <i>L. obtusata</i>	<i>C. edule</i> , <i>M. edulis</i> , <i>L.</i> <i>littorea</i>		Côte ouest Suède	Werding 1969, Kinne 1980, Granovitch et Johannesson 2000

Tableau III. 3. (suite)

§ expérimental

Espèce parasite	1 ^{er} hôte	Hôte intermédiaire	Hôte définitif	Localisation	Auteurs
PSILOSTOMATIDAE					
<i>Psilostomum brevicolle</i> Creplin, 1829	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>C. edule</i> , <i>C. lamarcki</i> , <i>M. edulis</i> , <i>M. arenaria</i> , <i>T. philippinarum</i>	Oiseaux: Ansériformes, <i>Haematopus ostralegus</i> , <i>L. argentatus</i>	Atlantique Mer du Nord et Baltique Arcachon	Deblock 1980 Lauckner 1983 de Montaudouin et al 2000
HAPLOPORIDAE					
Cercaires gymnocéphales sp. Cercaire de <i>Haploporus</i> sp. n°7 <i>Cercaria deropristis inflata</i>	<i>H. ulvae</i> <i>Bittium reticulatum</i>	<i>Nereis</i>	<i>Anguilla</i>	Atlantique, Manche	Deblock 1980
NOTOCOTYLIDAE					
<i>Notocotyle</i> spp. <i>Cercaria lebouri</i>	<i>H. ulvae</i> <i>L. littorea</i>			Manche, Atlantique	Lauckner 1980, Deblock 1980 Werding 1969
MICROPHALLIDAE					
<i>Cercaria microphallus</i> <i>Cercaria maritrema</i>	<i>H. ulvae</i>	Crustacés	Oiseau marin rarement mammifère ou poisson	Mer du Nord, Mer Baltique, Côtes Atlantiques européennes, Méditerranée	Lauckner 1980 Deblock 1980
<i>Microphallus pigmaeus</i> Levinsen, 1881	<i>L. littorea</i>			Côte ouest Suède	Lauckner 1980 Granovitch et Johannesson 2000
<i>Cercaria sevellana</i> Russell-Pinto et Bartoli, 2002	<i>N. reticulatus</i> <i>Cerithium rupestre</i>			Ria de Aveiro	Russell-Pinto et Bartoli 2002
ZOOGONIDAE					
<i>Cercariaeum reticulatum</i> Stunkard, 1932 <i>Diptherostomum brusinae</i> Stossich, 1889	<i>N. reticulatus</i> Cerithium rupestre <i>N. reticulatus</i>			Roscoff (F) Ria de Aveiro Méditerranée ouest	Stunkard 1932 Russell-Pinto et Bartoli 2002 Palombi 1930

§ expérimental

Tableau III. 3. (fin)

III. RESULTATS

III.1. Les Digènes de mollusques premiers hôtes intermédiaires

III.1.1. *Hydrobia ulvae*

Six familles de Digène ont été identifiées : les Heterophyidae, les Haploporidae, les Notocotylidae, les Microphallidae, les Echinostomatidae et les Hemiuridae (**Figure III.2**). L'effort d'échantillonnage s'est concentré principalement sur le Banc d'Arguin, La Canelette et La Lette Douce dans le cadre d'une étude de dynamique des systèmes parasites/hydrobies, de février 1998 à juillet 1999 (de Montaudouin et al. 2003), et dans une moindre mesure à l'Île aux Oiseaux (prélèvement ponctuel en mai 1998). Aucun Digène n'a été retrouvé à l'Île aux Oiseaux.

Sur les trois autres sites, les prévalences des individus tamisés sur 1 mm sont toujours faibles (moyenne < 4 %), même si une étude détaillée montre qu'il existe des fluctuations mensuelles importantes (de Montaudouin et al. 2003). A Arguin, cinq familles ont été identifiées, les espèces dominantes appartenant aux Haploporidae et aux Heterophyidae (*Cryptocotyle concavum*), représentant respectivement 58 et 26 % des parasites. A La Canelette, les Notocotylidae 'remplacent' les Haploporidae, et aucune famille ne domine réellement. A la Lette Douce, la communauté parasitaire est similaire à celle d'Arguin, mais les Notocotylidae dominent largement. Sur cette station, un Hemiuridae a été trouvé et répond à la description de *Cercaria sinitzini* faite par Rothschild (1938 a).

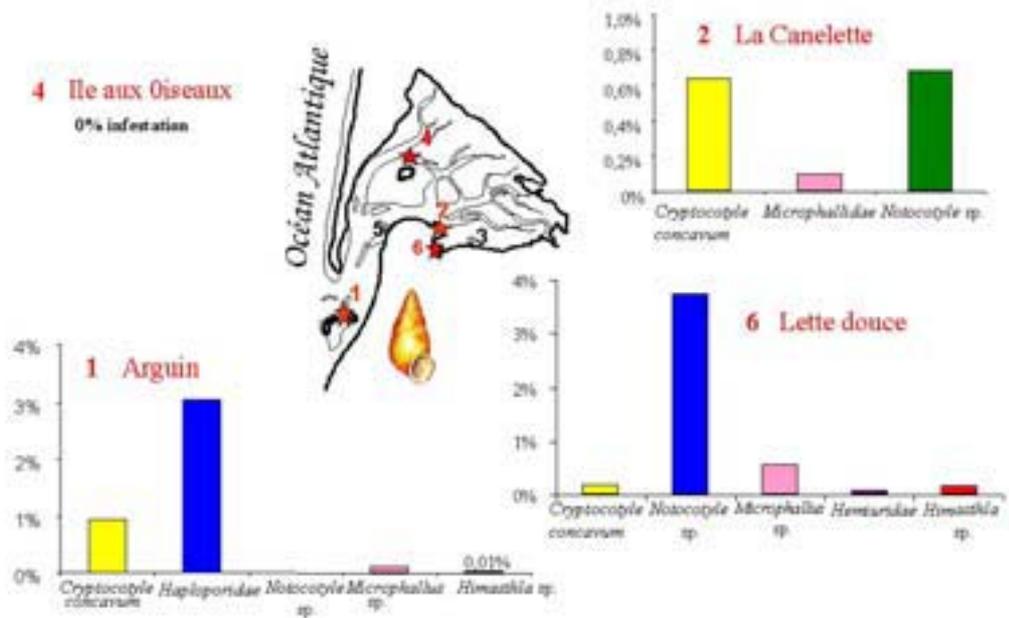


Figure III. 2 : Prévalence d'infestation moyenne (novembre 1998 – juillet 1999) en Trématodes Digènes du premier hôte intermédiaire *Hydrobia ulvae*.

III.1.2. *Gibbula* spp.

Sur les quatre espèces de gibbule trouvées, seuls les individus appartenant à l'espèce *Gibbula umbilicalis* sont infestés, uniquement par des Opecoelidae avec 11,5% des individus (prélevés à la main) à Arguin et 9% à La Canelette (**Figure III.3**). A l'Île aux Oiseaux, 1% des *G. umbilicalis* est infesté par des Digènes non identifiés. Les autres espèces de gibbule sont vierges de parasites.

III.1.3. *Littorina littorea* et *Bittium reticulatum*

Seuls les littorines et les *Bittium* (ramassés à la main) de l'Île aux Oiseaux sont infestés (**Figure III.3**). Les littorines sont parasitées uniquement par l'Echinostomatidae *Himasthla elongata*, pour 0,5% d'entre elles. Ce parasite a été identifié jusqu'au rang d'espèce grâce aux données bibliographiques (Werding 1969, Deblock 1980, Lauckner 1980), mais aussi grâce à des infestations de juvéniles de coque permettant ainsi de vérifier le diamètre de la métacercarie ($247,5 \pm 8,8$; (Lauckner 1971)) et de compter le nombre d'épines du collier céphalique (29) entourant la ventouse buccale. Les *Bittium*, eux, sont infestés pour 6,5% d'entre eux par des Microphallidae et par d'autres parasites encore non identifiés.

III.1.4. *Natica alderi* et *Rissoa* sp.

Aucun Digène n'a été observé dans ces deux gastéropodes, quelle que soit la station d'étude (**Figure III.3**).

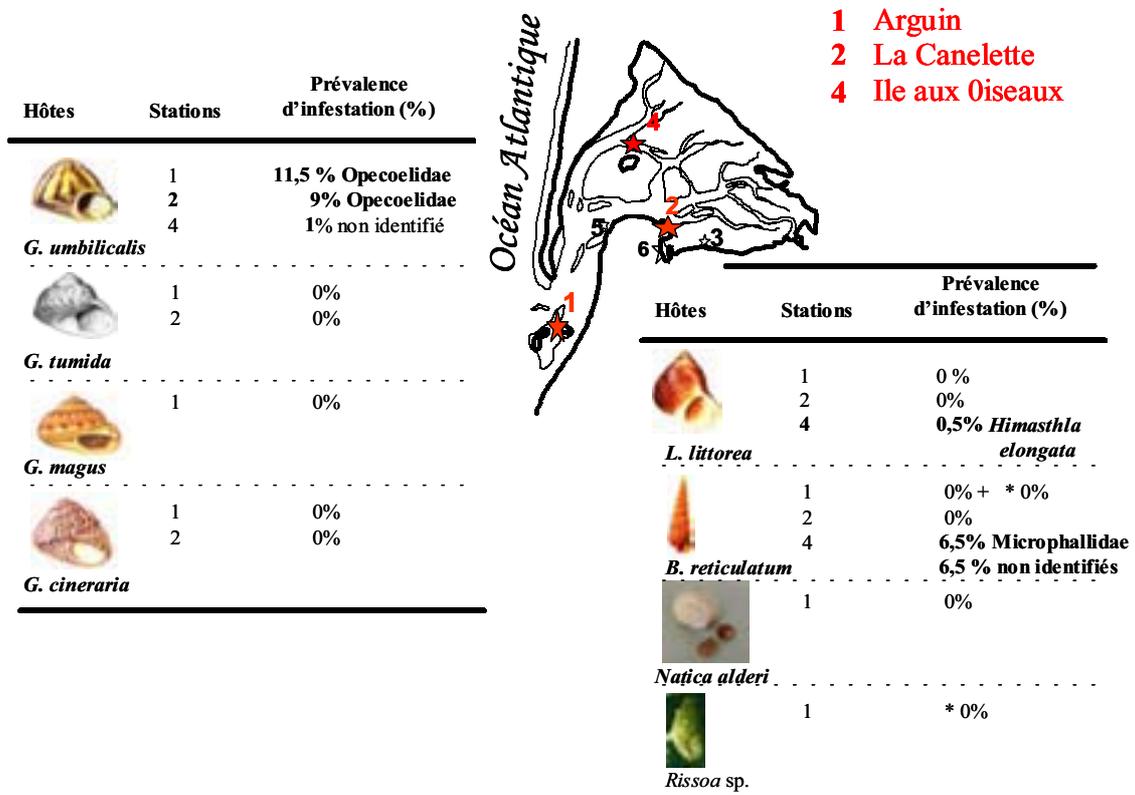


Figure III. 3: Prévalence d'infestation moyenne (février–avril 2000 + août 2002*) en Trématodes Digènes des premiers hôtes intermédiaires potentiels *Gibbula* spp., *Littorina littorea*, *Bittium reticulatum*, *Natica alderi* et *Rissoa* sp. * Toute absence de prévalence, même nulle, signifie que les gastéropodes n'ont pas été observés dans le site.

III.1.5. Les Nassariidae : *Nassarius reticulatus* et *Cyclope neritea*

La recherche de nasses et de cyclonasses parasitées s'est faite à une plus grande échelle spatiale au sein du Bassin puisque les données concernent 6 stations au total pour ces deux gastéropodes (**Figure III.4**) (Raigné 2000, Mairesse 2002). Sur l'ensemble des stations, exceptée l'Île aux Oiseaux où 1% des cyclonasses est infesté par des parasites non identifiés, aucune cyclonasse n'est parasitée que ce soit lors du suivi mensuel ou dans les prélèvements de février. En revanche, les nasses hébergent divers trématodes dont la richesse spécifique, les prévalences et les espèces dominantes varient selon les sites d'étude.

Les nasses d'Arguin sont infestées par 6 espèces de Digène appartenant aux familles des Echinostomatidae avec *Himasthla quissetensis*, des Microphallidae, des Schistosomatidae avec *Microbilharzia variglandis*, des Zoogonidae (*Diptherostomum brusinae*) et des Lepocreadiidae. Trois parasites infestent plus particulièrement ces nasses : les Microphallidae avec 9% de prévalence, les Lepocreadiidae avec 8% et enfin *H. quissetensis* chez plus de 4% des nasses. En février 2002, les prévalences et le nombre de parasites présents dans les nasses sont plus faibles.

A Péreire, les mêmes espèces sont observées, sauf *Himasthla quissetensis* et les Schistosomatidae. Les espèces dominantes sont les Lepocreadiidae et les Zoogonidae qui infestent respectivement 10 et 8% de la population du site.

Enfin, concernant les trois stations les plus internes (La Canelette, le Port et la Teste) seuls les Zoogonidae se retrouvent dans ces trois stations, mais n'excèdent jamais 3% de prévalence. Les nasses du Port sont infestées par des Microphallidae et par *Himasthla quissetensis* bien que la prévalence de ce dernier soit relativement faible (0,7%). *H. quissetensis* est absent des nasses de la Canelette qui est pourtant une station où les coques sont infestées par ce parasite. Enfin, l'identification dans cette même station, en février 2002, de Lepocreadiidae a été réalisée. Au final, en comparant toutes les stations du Bassin, seules

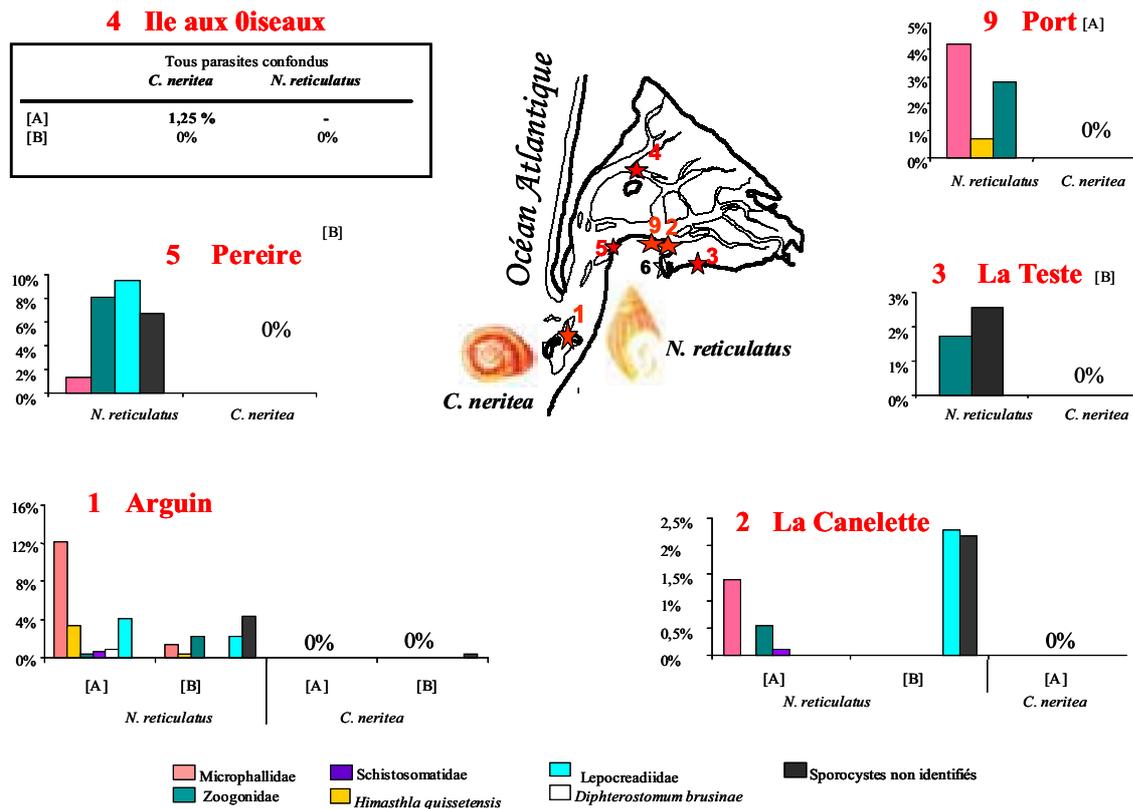


Figure III. 4: Prévalence d'infestation moyenne (février–août 2000 [A] et février 2002 [B]) en Trématodes Digènes des premiers hôtes intermédiaires potentiels *Nassarius reticulatus* et *Cyclope neritea*. Toute absence de prévalence, même nulle, signifie que les gastéropodes n'ont pas été observés dans le site.

Arguin et Péreire (stations les plus océaniques) ont des prévalences d'infestation supérieures à 4% et pouvant parfois dépasser les 10%.

III.1.6. La coque : *Cerastoderma edule*

L'espèce dominante dans les trois stations où les coques sont étudiées, est le Bucephalidae *Labratrema minimus* (anciennement nommé *Bucephalus haimeanus*). La Canelette et Arguin ont fait l'objet de 5 ans de suivi mensuel, et l'Île aux Oiseaux de 4 ans de suivi annuel (**Figure III. 5**). Globalement sur les 5 années, la prévalence moyenne en *L. minimus* à La Canelette (moy = 7%, max = 12%) est nettement supérieure à celle d'Arguin (moy = 3%, max = 5%). Mais c'est à l'Île aux Oiseaux que la prévalence moyenne est la plus élevée, avec 14%.

Les prévalences du parasite *Monorchis parvus* sont de l'ordre de 0,1% et 1,3%, respectivement à Arguin et à La Canelette. *M. parvus* n'est cependant pas présent toutes les années, mais sa présence est néanmoins moins anecdotique que celle de *Gymnophallus choledochus* qui n'a été observé que sur 4 individus à Arguin (n= 1545) et 8 (n= 2242) à La Canelette. Ces deux derniers parasites sont très rares à l'Île aux Oiseaux.

III.2. Les Digènes de mollusques seconds hôtes intermédiaires

Tout comme de Montaudouin et al. (2000) l'avaient observé, la coque est, en tant que second hôte intermédiaire, un réservoir à parasites Digènes. En effet, parmi les trois stations étudiées (Arguin, La Canelette, Île aux Oiseaux), 9 parasites différents ont pu être recensés, dont 8 ont été identifiés jusqu'au rang d'espèce (**Figure III.6**). De nombreux Echinostomatidae ont été recensés, notamment de la sous-famille des Himasthlinae avec

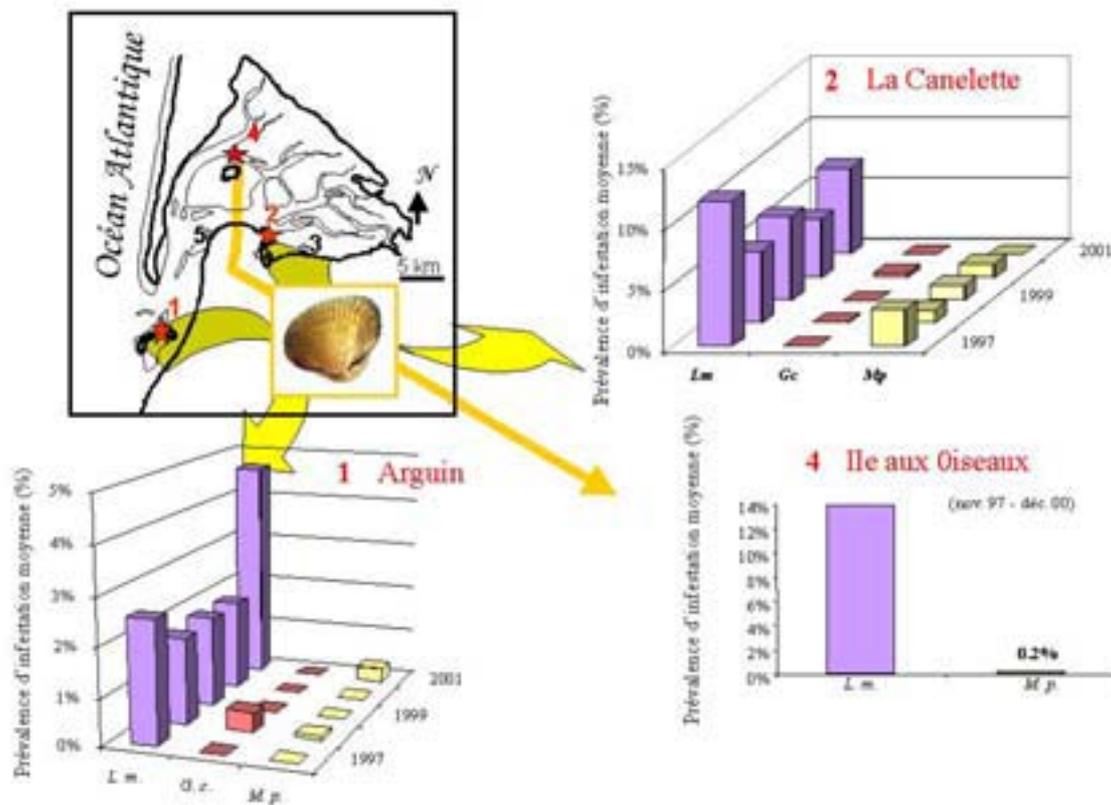


Figure III. 5 : Prévalence d’infestation moyenne de *Cerastoderma edule* entre 1997 et 2001, par des Digènes utilisant la coque comme premier hôte intermédiaire.

■ L. m. *Labratrema minimus*, ■ G. c. *Gymnophallus choledochus*, ■ M. p. *Monorchis parvus*.

Himasthla quissetensis, *H. interrupta* dans toutes les stations, et *H. elongata* et *H. continua* uniquement à l'Île aux Oiseaux.

Enfin un dernier Himasthlineae noté 'H. 33' (**Figure III.6**), jamais recensé jusqu'à présent sur les côtes européennes, a été identifié comme étant du genre *Curtuteria* (Kostadinova, sous presse), par la présence d'un collier céphalique ayant 33 épines. A Arguin et la Canelette, *H. quissetensis* et *Curtuteria* sp. dominant nettement au cours des 5 années de suivi (1997 – 2001). Leur prévalence ne descend jamais en dessous de 50% et 80% d'infestation à Arguin et La Canelette respectivement pour *H. quissetensis*, et en dessous de 22% et 36% pour *Curtuteria* sp. (excepté en 1997). Il est très probable qu'avant 1999, à Arguin, les parasites identifiés comme *H. continua* et *H. interrupta* (Javanshir 1999, de Montaudouin et al. 2000) étaient en réalité (partiellement ou totalement) *H. quissetensis* et *Curtuteria* sp., respectivement. En plus des cinq Echinostomatidae, d'autres Digènes appartenant à d'autres familles sont également présents avec de fortes prévalences pour *Meiogymnophallus minutus* et *Psilostomum brevicolle* plus particulièrement au Banc d'Arguin. Sur ce site, les prévalences d'infestation de la population de coques dépassent toujours 50% et 10%, respectivement. Enfin *Renicola roscovita* et *Diptherostomum brusinae* sont également présents dans les deux sites, avec une prévalence atteignant jusqu'à 50%.

III.3. Les parasites non Trématodes des coques

En plus des Digènes infestant les populations de coques, des parasites (ou assimilés parasites) non Trématodes ont été recensés à La Canelette et au Banc d'Arguin. Ainsi le turbellarié *Paravortex cardii* a été observé toutes les années dans les deux stations (**Figure III.7**). Il est retrouvé au minimum dans 10% des coques, mais les prévalences atteignent

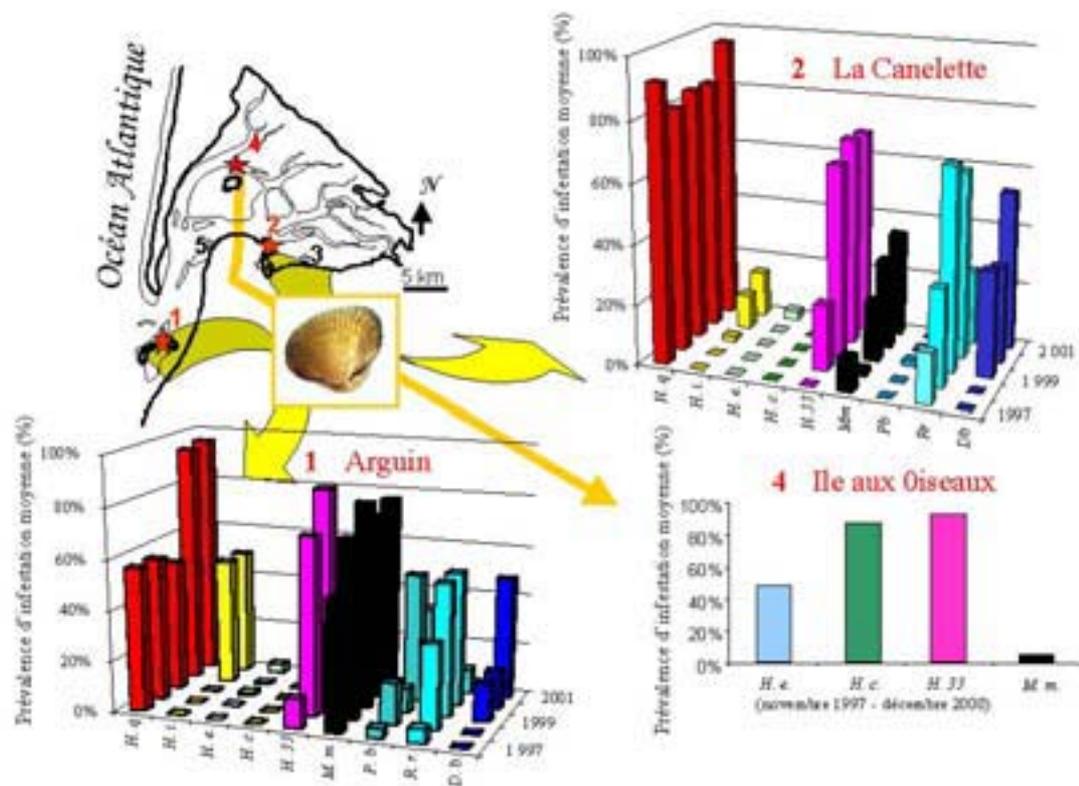


Figure III. 6 : Prévalence d'infestation moyenne de *Cerastoderma edule* entre 1997 et 2001, par des Digènes utilisant la coque comme second hôte intermédiaire.

■ H.q. *Himasthla quissetensis*, ■ H. i. *H. interrupta*, ■ H. e. *H. elongata*, ■ H. c. *H. continua*,
 ■ H. 33 *Curtuteria* sp., ■ M. m. *Meiogymnophallus minutus*, ■ P. b. *Psilostomum brevicolle*,
 ■ R. r. *Renicola roscovita*. ■ D. b. *Dintherostomum brusinae*

souvent 30%, la moyenne sur les 5 années étant de 32% à La Canelette et 36% à Arguin. La prévalence du crabe *Pinnotheres pisum* n'excède jamais 20% de la population. Enfin, présents avec de plus faibles prévalences, un Cestode avec 2 et 3% de prévalence moyenne, à Arguin et à la Canelette respectivement, et le copépode *Mytilicola intestinalis* avec 2 et 9% d'infestation, sont trouvés dans le pied pour le premier et dans l'appareil digestif pour le second.

III.4. Données existantes sur les Digènes au sein du Bassin d'Arcachon.

Excepté les données de Pelseneer (1906) qui avait observé des Opecoelidae dans *Gibbula umbilicalis*, la majorité des travaux (Deltreil et His 1970, Madani 1989, Javanshir 1999, de Montaudouin et al. 2000) sur les parasites recensés dans le Bassin concernent les bivalves et notamment les coques *Cerastoderma edule* (**Tableau III .4**). Les prévalences en *L. minimus* observées par Deltreil et His au Banc d'Arguin en 1969 étaient très élevées avec 41% de la population parasitée. Ni Javanshir (1999), ni de Montaudouin et al. (2000) n'ont observé de prévalences aussi élevées puisqu'elles étaient respectivement de l'ordre de 9% et 2% d'infestation. D'une station à l'autre, les prévalences varient fortement allant de seulement 1% au Cap Ferret et atteignant 14% à Taussat (Javanshir 1999). Concernant *Monorchis parvus* et *Gymnophallus choledochus* qui infestent les coques en tant que premier hôte intermédiaire, seuls de Montaudouin et al. (2000) ont observé ces deux parasites avec 1% d'infestation chacun. *Meiogymnophallus minutus* a été trouvé par Javanshir (1999) et de Montaudouin et al. (2000), à Arguin et à Péreire avec de fortes prévalences puisque 72% était observé par de Montaudouin et al. (2000). Javanshir (1999) n'a pas identifié les Himasthlineae jusqu'au rang d'espèce. Il a observé moins d'1% d'infestation des coques en *Himasthla* sp. au Cap Ferret et plus de 30% à Péreire et Taussat. De Montaudouin et al. (2000) ont observé

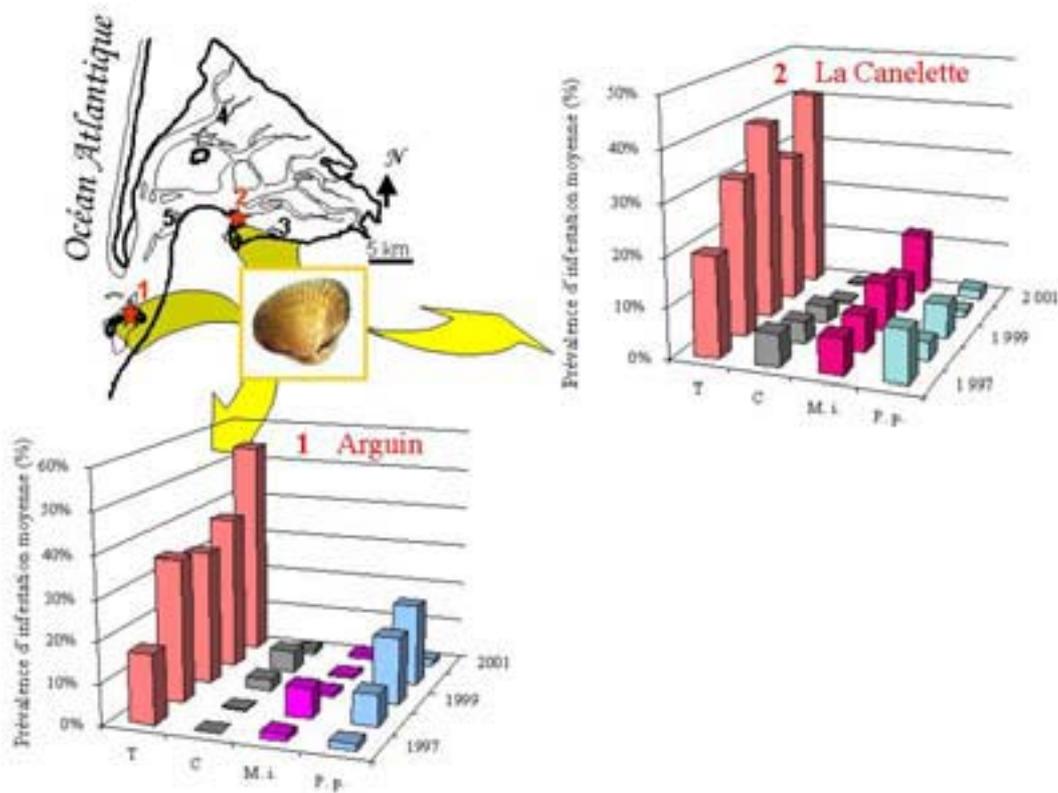


Figure III. 7 : Prévalence d'infestation moyenne de *Cerastoderma edule* entre 1997 et 2001, par des parasites non Trématodes.

■ T. Turbellarié, *Paravortex cardii*, ■ C. Cestode, ■ M. i. Copéode, *Mytilicola intestinalis*, ■ Crustacé, P. p. *Pinnotheres pisum*

également plus de 30% d'infestation au Banc d'Arguin par *Himasthla* spp., avec notamment 32% des coques parasitées par *H. interrupta* et 58% par *H. continua* (sans doute en fait *H. quissetensis*). Ils ont également observé *H. elongata*, mais dans les moules et les palourdes. Enfin l'étude la plus complète réalisée par de Montaudouin et al. (2000) a permis d'identifier également le parasite *Psilostomum brevicolle* pour 13% des coques. En revanche, deux autres parasites ont été depuis identifiés dans les moules et les palourdes : *Renicola roscovita* et *Meiogymnophallus fossarum*.

Références	1 ^{er} hôte	2 nd hôte	Station	Espèce parasite	Prévalences
Deltreil & His (1970, 1972)	<i>C. edule</i>		Arguin	<i>Labratrema minimus</i>	40,7%
Javanshir (1999)	<i>C. edule</i>		Arguin Cap Ferret Péereire Taussat	<i>L. minimus</i>	9% 1% 8% 14%
Madani (1989)	<i>C. edule</i>		Péereire	<i>L. minimus</i>	3%
de Montaudouin et al. (2000)	<i>C. edule</i>		Arguin	<i>L. minimus</i> <i>Gymnophallus choledochus</i> <i>Monorchis parvus</i>	2% 1% 1%
Javanshir (1999)		<i>C. edule</i>	Arguin Cap Ferret Péereire Taussat	<i>Meiogymnophallus minutus</i> <i>Himasthla</i> sp. <i>Himasthla</i> sp. <i>Himasthla</i> sp.	9% < 1% 39% 34%
de Montaudouin et al. (2000)		<i>C. edule</i>	Arguin	<i>H. interrupta</i> <i>H. continua</i> <i>M. minutus</i> <i>Psilostomum brevicolle</i>	32% 58% 72% 13%
		<i>Mytilus edulis</i>		<i>H. interrupta</i> <i>H. continua</i> <i>H. elongata</i> <i>P. brevicolle</i> <i>Renicola roscovita</i>	67% 30% 25% 19% 13%
		<i>Tapes philippinarum</i>		<i>H. interrupta</i> <i>H. continua</i> <i>H. elongata</i> <i>Meiogymnophallus fossarum</i> <i>P. brevicolle</i>	16% 18% 25% 50% 75%

Tableau III. 4. Données bibliographiques concernant les parasites trématodes recensés dans le Bassin d'Arcachon, en terme de prévalences d'infestation (en %) dans diverses stations, et cela pour trois bivalves, la coque, *C. edule*, la moule, *M. edulis* et la palourde japonaise, *T. philippinarum*.

IV. DISCUSSION

Quelques travaux ont été réalisés sur les parasites, Digènes ou non, des communautés de mollusques au sein du Bassin d'Arcachon (Pelseneer 1906, Deblock 1980, Deltreil et His 1970, Madani 1989, Javanshir 1999, de Montaudouin et al. 2000) (**Tableau III .4**). Les comparaisons qui suivent, entre nos résultats et ceux d'études précédentes, restent délicates car les modes de calcul de la prévalence peuvent varier (prise en compte des juvéniles notamment).

IV.1. Parasites des gastéropodes

La présente étude a permis d'identifier ou de réobserver et de recenser 9 familles de Digènes chez 11 gastéropodes : les Haploporidae, les Notocotylidae, les Microphallidae, les Hemiuridae, les Echinostomatidae, les Opecoelidae, les Zoogonidae, les Schistosomatidae et les Lepocreadiidae.

Parmi ces familles, cinq Digènes ont été identifiés jusqu'au rang d'espèce : *Cryptocotyle concavum* (Hemiuridae), *Himasthla elongata*, *H. quissetensis* (Echinostomatidae), *Diptherostomum brusinae* (Zoogonidae) et *Microbilharzia variglandis* (Schistosomatidae).

Tous ces Digènes ont déjà été observés dans d'autres sites d'Europe par de nombreux auteurs (cf. synthèse **Tableau III. 3**), à l'exception du Schistosomatidae *Microbilharzia variglandis*. Le Zoogonidae *Diptherostomum brusinae*, a été identifié par Palombi (1930) dans la nasse *Nassa mutabilis* (Palombi, 1930, Prévot 1966). Stunkard (1970) a également observé des Zoogonidae sur la côte Est des Etats-Unis (Woods Hole), dans la nasse *Ilyanassa obsoleta*. Cette nasse abrite aussi des parasites rencontrés dans les nasses d'Arcachon comme *Himasthla quissetensis* ou des familles identiques telles les Lepocreadiidae et les

Schistosomatidae (en plus des Zoogonidae). Il apparaît ainsi qu'un même parasite peut utiliser plusieurs gastéropodes de la même famille. En effet, *Himasthla quissetensis* est observé dans *I. obsoleta* à Woods Hole (Stunkard 1970), dans *Cyclope neritea* en Méditerranée (Prévot 1974) et dans *Nassarius reticulatus* dans le Bassin d'Arcachon (cette étude) et dans la Ria de Aveiro (Russell-Pinto 1993).

Deblock (1980) a déjà observé dans les hydrobies, des sporocystes des sous-familles des Haploporidae et des Himasthlinae. Les parasites observés dans *Gibbula umbilicalis* ressemblent aux Opecoelidae *Cercaria cotylura* observés par Dollfus et Euzet (1964) dans *G. cineraria*. Mais une autre espèce, *Cercaria pachycera*, avait été observée dans le Bassin d'Arcachon, dans *G. cineraria* par Lespès (1857). La coloration orangée des sporocystes donne un aspect immédiatement reconnaissable de la masse viscérale de l'hôte, comme décrit par Lespès (1857). Malgré le fait que le cycle ne soit pas connu, et donc que nous ne puissions pas nous appuyer sur l'infestation des autres hôtes du cycle, il semblerait que l'Opecoelidae infestant *G. umbilicalis* soit le Digène *C. pachycera*.

Les natices, *Natica alderi*, sont les hôtes de Digènes dans d'autres sites comme Boulogne sur Mer (Pelseneer 1906). Dans le Bassin d'Arcachon, les 4 individus récoltés à Arguin n'étaient pas parasités. Il est cependant impossible de juger à partir d'un échantillon aussi faible. En revanche, l'effort d'échantillonnage sur *Bittium reticulatum* a été plus intense (134 individus), mais aucun Digène n'a été recensé. Deblock (1980) avait observé une espèce d'Haploporidae dans ce gastéropode des herbiers à *Zostera*.

Concernant les nasses, *Nassarius reticulatus*, plusieurs espèces de Digènes ont été observées au cours de cette étude. Selon la période de l'année, l'identification des espèces parasites était sujette à hésitation, notamment en période hivernale lorsque les sporocystes étaient immatures. En effet, les descriptions de sporocystes de deux espèces peuvent correspondre, comme par exemple l'Echinostomatidae *Cercaria sagitata* (Lespès 1857) et le

Lepocreadiidae décrit par Tallmark et Norrgren (1976). Les nasses maintenues en vie au laboratoire ont permis par émission en période estivale (période de maturité des sporocystes et/ ou rédies) d'identifier les stades cercaires de ces sporocystes, qui étaient finalement des Lepocreadiidae. *Cyclope neritea* et *N. reticulatus* appartiennent tous deux à la famille des Nassariidae mais ont des charges parasitaires très différentes. En effet, excepté un cas d'infestation (Île aux Oiseaux), *C. neritea* est vierge de parasites dans toutes les stations étudiées. Seul *N. reticulatus*, espèce autochtone du Bassin, est infesté. Or en Méditerranée, Prévot (1974) observe que *C. neritea* est infesté notamment par *Himasthla quissetensis* avec une prévalence de 0,2% à 14,3 %. Ces cyclonasses méditerranéennes sont également infestées par des Microphallidae, des Zoogonidae et des Lepocreadiidae. Nos résultats confirment donc l'hypothèse de Calvo-Ugarteburu et McQuaid (1998 a, b) selon laquelle une espèce introduite (la cyclonasse dans ce cas) réussit son adaptation à son nouveau milieu, en partie grâce à l'avantage qu'elle a de ne pas être parasitée. Ainsi, elle serait dans une situation plus favorable que ses compétiteurs autochtones (ici la nasse).

IV.2. Parasites des bivalves

Concernant les parasites de bivalves utilisés en tant que premier ou second hôte intermédiaire, sept familles ont été observées : des Echinostomatidae, des Bucephalidae, des Monorchiidae, des Gymnophallidae, des Zoogonidae, des Rencolidae et des Psilostomatidae. Exceptés les Zoogonidae, ces familles ont été identifiées par de Montaudouin et al. (2000). Le Zoogonidae a été identifié jusqu'au rang d'espèce, il s'agit de *Diptherostomum brusinae*.

Concernant le parasite *Labratrema minimus*, les prévalences observées par Deltreil et His (1970) au Banc d'Arguin sont les plus élevées (41%) et ne sont ni retrouvées dans les études suivantes (Javanshir 1999, de Montaudouin et al. 2000), ni dans nos suivis où les

prévalences sont de 2,6%. Cette disparité des résultats découle certainement du mode de calcul des prévalences : Deltreil & His (1970) se basent uniquement sur les adultes, tandis que les autres auteurs et nous-mêmes considérons toutes les coques tamisées sur 1 mm. A cela s'ajoute probablement une variabilité interannuelle naturelle. Selon les stations, les prévalences de *L. minimus* varient fortement, allant de seulement 1% au Cap Ferret à 14% à Taussat (Javanshir 1999). Il y a donc une forte variabilité spatiale de l'infestation, probablement liée aux conditions environnementales des sites, mais aussi à la présence ou non des autres hôtes du cycle de vie.

Les prévalences des deux autres Digènes qui infestent les coques en tant que premier hôte intermédiaire, *Monorchis parvus* et *Gymnophallus choledochus*, n'atteignent que 0,1% d'infestation dans les stations d'Arguin et de La Canelette. Ces résultats sont inférieurs aux données de Russell-Pinto (1993) dans la Ria de Aveiro, qui trouve respectivement 2,4% pour *G. choledochus* et entre 1,2 et 1,7% pour *M. parvus*. De Montaudouin et al. (2000) avaient également observé ces deux parasites avec 1% d'infestation à Arguin. Néanmoins, il ressort de la comparaison de ces trois études, que ces trois Digènes (*L. minimus*, *M. parvus* et *G. choledochus*) ont généralement de faibles prévalences dans le premier hôte. Bowers (1969) et de Montaudouin et al. (2000) ont montré que ces parasites infestent des bivalves matures pour leur propre développement.

Seul le parasite *Meiogymnophallus minutus* est trouvé par tous les auteurs ayant travaillé sur les bivalves du Bassin, avec à Arguin et à Péréire de fortes prévalences (72% (de Montaudouin et al. 2000)). Nos résultats sont à nouveau en accord avec ces auteurs puisque 70% des coques sont infestées par *M. minutus* lors de cette étude. Ces fortes prévalences peuvent paraître paradoxales en raison de l'impossibilité de trouver sur ces sites le premier hôte intermédiaire connu, *Scrobicularia plana*. En revanche, dans la station plus interne de La Canelette, seulement 20% des coques sont parasitées par *M. minutus*, probablement en raison

de la faible présence de l'huitrier-pie *Haematopus ostralegus* (hôte définitif) et/ou de *Scrobicularia plana* dans le site.

Enfin, le Digène *Psilostomum brevicolle*, bien que présent à La Canelette, domine à Arguin. Ce dernier a déjà été observé sur les côtes Atlantiques par Deblock (1980), en Mer du Nord et en Baltique par Lauckner (1980, 1983).

Concernant les Himasthlinae, de Montaudouin et al. (2000) ont identifié de nombreux *Himasthla continua* et de rares *H. elongata* à Arguin. Ces parasites ne sont pas observés dans ce site lors de nos suivis. En revanche, deux nouveaux Himasthlinae ont été identifiés et sont présents avec de fortes prévalences dans ce site. Il s'agit d'*Himasthla quissetensis* et du genre *Curtuteria*, genre jamais encore recensé sur les côtes Atlantiques. La présence d'*H. interrupta* est observée aussi bien dans l'étude de de Montaudouin et al. (2000) que dans nos suivis. Il se trouve que l'hydrobie est le premier hôte de *H. continua* mais aussi de *H. interrupta*. De Montaudouin et al. (2000) n'ont jamais recensé *H. quissetensis* et observent 58% d'infestation en *H. continua*. Notre étude indique plus de 50% d'infestation en *H. quissetensis* et jamais d'*H. continua*. Depuis 1999, l'identification de *H. quissetensis* a été réalisée (1) en vérifiant le diamètre des métacercaires dans les coques, (2) en infestant des juvéniles de coques après émission des nasses parasitées, pour vérifier le diamètre de kyste et enfin (3) en désenkystant de nombreuses métacercaires et en comptant le nombre d'épines céphaliques (31 épines). *Himasthla continua* n'a que 29 épines. Il est très vraisemblable que de Montaudouin et al. (2000) se soient mépris sur l'identité d'*H. continua* qui serait en fait *H. quissetensis*. Ce Digène a été également identifié dans la Ria de Aveiro (Portugal) par Russell-Pinto (1993) sur *Cerastoderma edule* et *Nassarius reticulatus*.

Enfin, cette étude recense les 4 mêmes espèces de parasites non Trématodes que de Montaudouin et al. (2000) à savoir : le copépode *Mytilicola intestinalis*, le crabe *Pinnotheres pisum*, un Cestode et le Turbellarié *Paravortex cardii*.

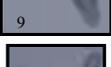
	Ordre	Sous-ordre	Famille	Genre	Espèce	Cercaires (200µm - 1,5mm)	Métacercaires (164 - 280 µm)	
1 ^{er} HÔTE	Azygiida	Hemiurata	Hemiuridae	<i>Cercaria</i> non	<i>sinitzini</i> identifiés			
	Echinostomida	Echinostomata	Echinostomatidae	<i>Cercaria</i>	<i>sagitata</i>			
			Haploporidae	non	identifiés 1			
		Paramphistomata	Notocotylidae	<i>Notocotyle</i>	sp.			
	Opisthorchiida	Acanthocolpiata	Acanthocolpidae	<i>Deropristis</i>	<i>inflata</i>			
		Opisthorchiata	Acanthostomatidae	<i>Timoniella</i>	<i>praeteritum</i>			
				<i>Cryptocotyle</i> ou <i>Acanthostomum</i>	<i>jejuna</i> <i>imbutiforme</i>			
				Heterophyidae	<i>Cryptocotyle</i>			<i>concauum</i> 2
	Plagiorchiida	Allocreadiata	Lepocreadiidae	non	identifiés 3			
		Opecoelata	Opecoelidae	<i>Cercaria</i>	<i>linearis</i>			
				<i>Cercaria</i>	<i>pachycera</i>			
		Plagiorchiata	Microphallidae		<i>Microphallus</i>	sp. 4		
					<i>Microphallus</i>	<i>claviformis</i>		
					<i>Maritrema</i>	<i>subdolum</i>		
	<i>Microphallus</i>				<i>pirum</i>			
			<i>Cercaria</i>	<i>abortivus</i>				
			<i>Cercaria</i>	<i>levinseniella</i>				
Strigeata	Brachylaimata	Monorchidae	<i>Monorchis</i>	<i>parvus</i>				
		Zoogonidae	non	identifiés 5				
			Bucephalidae	<i>Labratrema</i>			<i>minimus</i> 6	
		Gymnophallidae	<i>Gymnophallus</i>	<i>choledochus</i> 7				
			<i>Gymnophallus</i>	<i>glandosa</i>				
Strigeatida		Schistosomatidae	<i>Microbilharzia</i>	<i>variglandis</i> 8				
1 ^{er} /2 nd HÔTE	Echinostomida	Echinostomata	Echinostomatidae	<i>Himastha</i>	<i>continua</i>			
					<i>elongata</i>			
					<i>interrupta</i> quissetensis 9			
			Psilostomatidae	<i>Psilostomum</i>	<i>brevicolle</i>			
	Plagiorchiida	Plagiorchiata	Renicolidae	<i>Renicola</i>	<i>roscovita</i> 10			
Zoogonata			Zoogonidae	<i>Diptherostomum</i>	<i>brusinae</i> 11			
2 nd Hôte	Echinostomida	Echinostomata	Echinostomatidae	<i>Curtuteria</i>	sp.			
	Strigeata	Brachylaimata	Gymnophallidae	<i>Gymnophallus</i> <i>Meiogymnophallus</i>	<i>fossarum</i> <i>minutus</i> 12			

Tableau III. 5. Synthèse des parasites trématodes digènes observés au sein du Bassin d'Arcachon à partir de l'étude de 11 gastéropodes et 3 bivalves. Les numéros en exposant à la fin du nom du Digène font référence à la photographie du parasite jointe au tableau à titre d'illustration. Les espèces nouvellement identifiées lors de cette étude sont en rouge; les autres espèces (en noir) sont issues de la littérature.

Globalement concernant les coques, la diversité parasitaire au Banc d'Arguin est légèrement supérieure à celle des autres sites du Bassin avec 11 Digènes et 4 parasites non Trématodes. Ce bivalve est le plus parasité au sein des communautés de mollusques. La faible spécificité de cet hôte comme second hôte intermédiaire et la grande diversité des Digènes occupant la coque avaient déjà été observées par Lauckner (1983) en Mer du Nord et en Mer Baltique, mais aussi par de Montaudouin et al. (2000) à Arguin. Cette richesse parasitaire plus élevée est probablement liée en partie à la richesse en oiseaux (hôtes définitifs) (Campredon 1976) et aux nombreuses espèces de mollusques de la Réserve Naturelle d'Arguin, facilitant la mise en place des cycles de vie des parasites.

Tous ces résultats associés aux résultats de Deblock (1980) sur les parasites d'hydrobies sur les côtes Atlantiques, de Madani (1989), de Javanshir (1999) et de Montaudouin et al. (2000) sur les coques et autres bivalves, ont permis d'établir un tableau de synthèse sur toutes les espèces parasites recensées au sein du Bassin d'Arcachon et sur les côtes Atlantiques (**Tableau III. 5**).

Chapitre 4

COMPARAISON ENTRE TROIS ESPECES DU GENRE *Himasthla* ET UN NOUVEL Himasthlineae, *Curtuteria* sp.

Collaboration avec le Professeur F. Russell-Pinto, Université de Porto

Participation à la publication (Annexe)

de Montaudouin X, Jensen KT, **Desclaux C**, Wegeberg AM, Sajus MC (en prép.) Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of *Himasthla quissetensis* (Echinostomatidae, Trematoda). J Exp Mar Biol Ecol

I. INTRODUCTION

Lors des prélèvements de coques pour l'inventaire des Digènes, un nouveau genre pour le Bassin d'Arcachon a été recensé, *Curtuteria*. Ce genre a été défini pour la première fois par Reimer (1963) dans la Baltique, mais il n'avait jamais été observé jusqu'alors sur les côtes européennes atlantiques et méditerranéennes. L'espèce présente à Arcachon demeure énigmatique. L'étude détaillée du nombre d'épines céphaliques du collier entourant la ventouse buccale de ces Echinostomatidae Himasthlinae a permis de distinguer cette espèce des autres, et notamment du genre *Himasthla*. Cette espèce est munie d'un collier céphalique de 33 épines et semble être très proche anatomiquement (du moins en observation en microscopie optique) des autres espèces du genre *Himasthla* observées dans les coques.

Une étude anatomique plus précise a été réalisée en microscopie optique, mais aussi en microscopie électronique à balayage afin d'étudier l'anatomie et l'ultrastructure des différents Echinostomatidae du Bassin d'Arcachon et de vérifier si tous sont des Himasthlinae du genre *Himasthla*. La première étape consistait à obtenir des métacercaires de ces Echinostomatidae à l'aide d'infestations expérimentales de juvéniles de coques ou par prélèvement de métacercaires sur le second hôte intermédiaire. Nous appellerons 'désenkystement' l'extraction de la métacercaire hors de son kyste. Un désenkystement *in vitro* a été réalisé sur la base d'une méthode artificielle en milieu alcalin, avec de la trypsine et des sels biliaries. Cette technique utilisée par de nombreux auteurs, montre parfois des variations dans les pré-traitements pour le désenkystement de Trématodes (Fried et Roth 1974) et plus particulièrement d'Echinostomatidae (Fried et Grico 1975, Fried et Butler 1978, Fried et Bennett 1979, Ursone et Fried 1995, Fried et Bradford 1997, Fried et Reddy 1997, Fried et al. 1997a, Fried 2000, 2001, Irwin 1997) et d'Himasthlinae, notamment *H. leptosoma* (Irwin et

al. 1984) et *H. quissetensis* (Kirschner et Bacha 1980). Cette dernière espèce est très présente dans le Bassin d’Arcachon (**Chapitre 3**).

Parallèlement, une ébauche des caractères écologiques de *Curtuteria* sp. a été réalisée à Arguin pour mieux connaître ses prévalences et abondances d’infestation, sa répartition tissulaire dans la coque et ses modalités d’infestation. Les zones de plus forte infestation des coques par *Curtuteria* ont également été recherchées afin d’optimiser la probabilité de trouver le 1^{er} hôte intermédiaire, encore inconnu.

Ce chapitre se divisera donc en deux volets, l’un sur une description comparée de *Curtuteria* sp. avec les espèces du genre *Himasthla* trouvées à Arcachon, et l’autre sur quelques traits écologiques de *Curtuteria* sp.

II. METHODOLOGIE

II.1. Préparation pour l'observation des différents stades larvaires

II.1.1. Emissions expérimentales de cercaires

Afin d'étudier les métacercaires des différents Himasthlinae observés dans les populations de coques, des gastéropodes (hôtes amont des coques) ont été régulièrement prélevés au Banc d'Arguin lors des suivis mensuels (**Chapitre 3**). Ils ont été maintenus en vie au laboratoire en eau courante, à température ambiante et selon un cycle nyctéméral de 12h en phase de luminosité – 12 h en phase obscure.

Pour observer le stade cercaire et pouvoir réaliser ultérieurement des infestations expérimentales de coques, les gastéropodes ont été soumis à des manipulations d'émission. Ils ont été placés individuellement dans des coupelles de 57x57x27 mm, remplies d'eau de mer filtrée sur filtre GF/F afin de s'affranchir de toute présence éventuelle d'autres parasites. Les coupelles ont ensuite été placées sous des lampes selon un cycle 12h-12h luminosité-obscureté. L'eau des coupelles a ensuite été observée sous loupe binoculaire afin de déterminer la présence ou non de cercaires dans l'eau et d'identifier les différentes familles ou espèces parasites.

Seules les nasses, *Nassarius reticulatus*, et les littorines, *Littorina littorea*, ont émis des Echinostomatidae. Elles ont été maintenues en vie dans une banque d'individus parasités pour des expériences ultérieures et la réalisation de photographies au microscope ou à la loupe binoculaire (caméra Digital Nikon DXM 1200).

II.1.2. Infestation expérimentale de bivalves

De jeunes coques, *Cerastoderma edule*, considérées comme vierges de parasites après dissection de témoins, ont été placées en présence de nasses, *N. reticulatus*, infestées par *Himasthla quissetensis*, selon un cycle jour-nuit dans des coupelles identiques aux émissions.

Après 24 heures, les nasses ont été replacées dans la banque et les coques changées d'eau. Puis une nouvelle attente de 24h a été réalisée pour permettre aux cercaires de s'enkyster. Enfin, les coques ont été disséquées pour récolter les métacercaires d'*Himasthla quissetensis*. Le même procédé a été réalisé à partir de Littorines (*Littorina littorea*) infestées par *Himasthla elongata*.

Aucune *Hydrobia ulvae* n'a été trouvée infestée par *H. interrupta* et le premier hôte du nouvel Himasthline à 33 épines céphaliques n'étant pas connu et n'ayant pas été trouvé (recherche dans les gastéropodes, **Chapitre 3**), aucune infestation de coque par ces deux Trématodes n'a pu être réalisée. Les métacercaires de ces derniers ont donc été obtenues à partir de coques naturellement infestées.

II.1.3. Désenkystement biochimique des métacercaires d'*Himasthla* spp.

Les métacercaires issues des infestations expérimentales, ainsi que des coques infestées naturellement, ont été retirées des tissus des coques à l'aide d'une lame de scalpel et d'une pince, sous loupe binoculaire. Les métacercaires ainsi isolées ont été placées dans des cristallisoirs avec de l'eau de mer filtrée sur GF/F. Après isolement d'un nombre suffisant de métacercaires pour chaque espèce (*Himasthla quissetensis*, *H. interrupta*, *H. elongata* et *Curtuteria* sp.), celles-ci ont été désenkystées biochimiquement par digestion expérimentale à l'aide d'un milieu utilisé dans les travaux de Irwin et al. (1984).

Le désenkystement était effectué à l'étuve à 41°C (Fried et Roth 1974, Kirschner et Bacha 1980, Irwin et al. 1984) dans 5mL de bicarbonate salin pendant 20 à 30 minutes. La préparation du bicarbonate salin a été réalisée selon les proportions suivantes pour obtenir 10 mL de solution :

- 0,8% W/V de chlorate de sodium NaCl	0,04 g
- 1,5% W/V de bicarbonate de sodium Na ₂ HCO ₃	0,075 g
- 0,8% W/V de taurocholate de sodium (bile de boeuf)	0,04 g
- 0,3% W/V de trypsine (maintenue à 4°C)	0,015 g
- eau distillée	5 m L
- 0,02M d'acide chlorhydrique	5m L
afin d'obtenir un pH = 7 ou pH=8 pour <i>H. quissetensis</i> et enfin	
- 0,8% W/V de L-cystéine	0,04 g

Après trente minutes d'incubation, les individus non désenkystés étaient replacés à l'étuve jusqu'à un éventuel désenkystement.

II.1.4. Fixation des organismes pour la microscopie optique

Les différents stades larvaires (cercaires, métacercaires désenkystées ou non) ont été fixés selon la technique de Bartoli et al. (2000), afin de pouvoir analyser les détails anatomiques de ces parasites. Les individus isolés ont été placés entre lame et lamelle dans du Ringer. A l'aide d'un papier filtre, le Ringer était absorbé à l'autre extrémité de la lamelle afin d'aplatir un peu les parasites. Ceux-ci ont été tués à la flamme (5 à 6 secondes), puis recouverts par du liquide de Bouin durant 1 à 2 heures, éventuellement plusieurs jours. La lame a alors été rincée dans plusieurs bains d'eau. Les parasites ont été déposés dans un cristalliseur, rincés avec plusieurs bains d'eau, puis l'eau a été remplacée par de l'alcool à 70%. Les parasites ont ensuite été colorés à l'aide de quelques gouttes de Carmin Boracique. Après 5 minutes au maximum, les parasites ont été rincés plusieurs fois jusqu'à obtention d'une couleur bleuâtre. La préparation définitive s'est terminée par différents bains successifs, tout d'abord de différentes concentrations d'alcool, puis de mélange alcool- eugénol selon l'ordre suivant :

- Alcool 95 % (1 à 2 bains de 10 minutes)
- Alcool 100% (3 bains de 10 minutes)
- $\frac{3}{4}$ Alcool 100% + $\frac{1}{4}$ Eugénol (bain de 10 minutes)
- $\frac{1}{2}$ Alcool 100% + $\frac{1}{2}$ Eugénol (bain de 10 minutes)
- $\frac{1}{4}$ Alcool 100% + $\frac{3}{4}$ Eugénol (bain de 10 minutes)
- 100% Eugénol (bain de 10 minutes)

Enfin les organismes ont été placés entre lame et lamelle avec un peu d'Eugénol, puis la lamelle a été entourée d'Entellan. Les parasites étaient ainsi fixés et prêts pour l'étude anatomique microscopique.

II.1.5. Fixation des organismes pour la Microscopie Electronique à Balayage

Après la phase de collecte des cercaires ou après le désenkystement des métacercaires, les lames ont subi deux phases, la première dite de 'fixation' et la seconde dite de 'déshydratation'.

Lors de la phase de 'fixation', les individus ont été placés dans de petits cristallisoirs avec de l'eau de mer filtrée sur GF/F. Puis quelques gouttes de glutaraldéhyde à 2,5% dans le tampon cacodylate de sodium 0,1M à pH 7,4 (fixateur) ont été ajoutées afin que les organismes se détendent. Après élimination de l'eau, le fixateur complet a été ajouté, recouvrant les organismes. Après 2h au réfrigérateur à 4°C, les organismes ont été lavés dans du tampon cacodylate, durant 1 à 12h à 4°C.

La phase de 'déshydratation' comprend des passages successifs dans différents bains d'alcool dont la concentration augmentait progressivement :

- Alcool à 50%, 75%, 80 et 90% pendant 30 minutes à 4°C
- Alcool à 95%, alcool 100% (2x) pendant 60 minutes.

II. 2. Méthodes d'observation

II.2.1. En Microscope Optique

Les organismes ont été observés entre lame et lamelle à la loupe binoculaire munie d'une vis micrométrique pour les mesures biométriques et au microscope pour plus de détails et de précisions. Des photographies des organismes ont été réalisées à différents grossissements à partir de la loupe binoculaire et au microscope grâce à une caméra numérique Nikon à haute résolution. A partir de ces photographies, des dessins anatomiques de *Curtuteria* sp. ont été réalisés.

II.2.2. En Microscope Electronique à Balayage

Les organismes après avoir été fixés et déshydratés ont suivi le point critique au CO₂. Ensuite ils ont été placés dans les supports et ont été recouverts d'un film d'or (JFC – 1100 JEOL) afin d'être observés au Microscope Electronique à Balayage de référence JEOL JSM-6301 F (CEMUP – Porto) et photographiés pour différents grossissements.

II.3. Etude de la population parasite au sein de l'hôte, *Cerastoderma edule*

Suite à l'inventaire, *Curtuteria* sp. a été observé avec de fortes prévalences au Banc d'Arguin, notamment les deux dernières années du suivi de thèse (2000-2001). Ce parasite a été plus particulièrement retrouvé à proximité d'une conche (petite lagune de 300 m de long, 150 m de large et 2 à 3 m de profondeur) couverte d'un herbier à *Zostera marina*. Pour une longueur de coquille supérieure à 15 mm, 100% des coques étaient parasitées, avec de fortes abondances parasitaires.

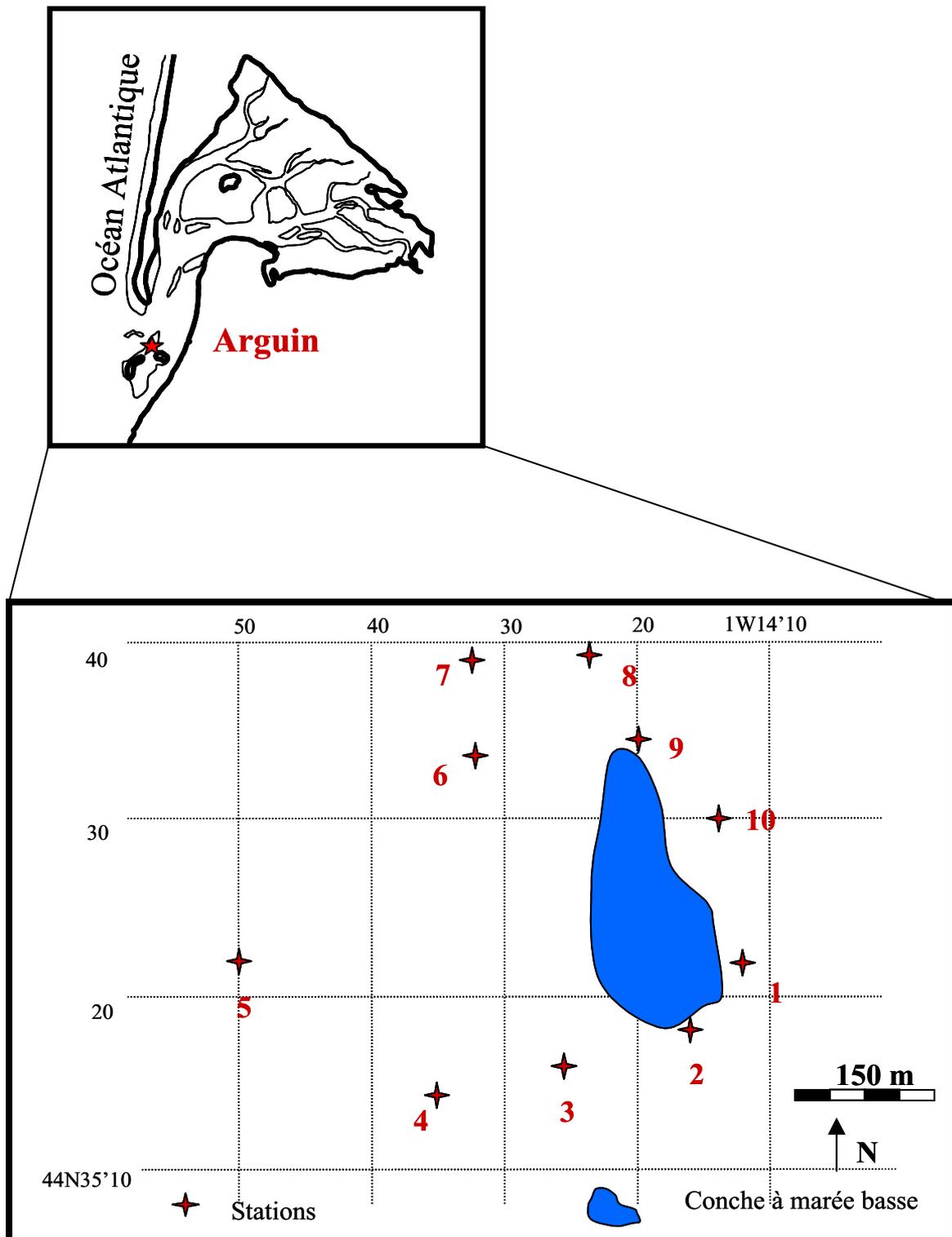
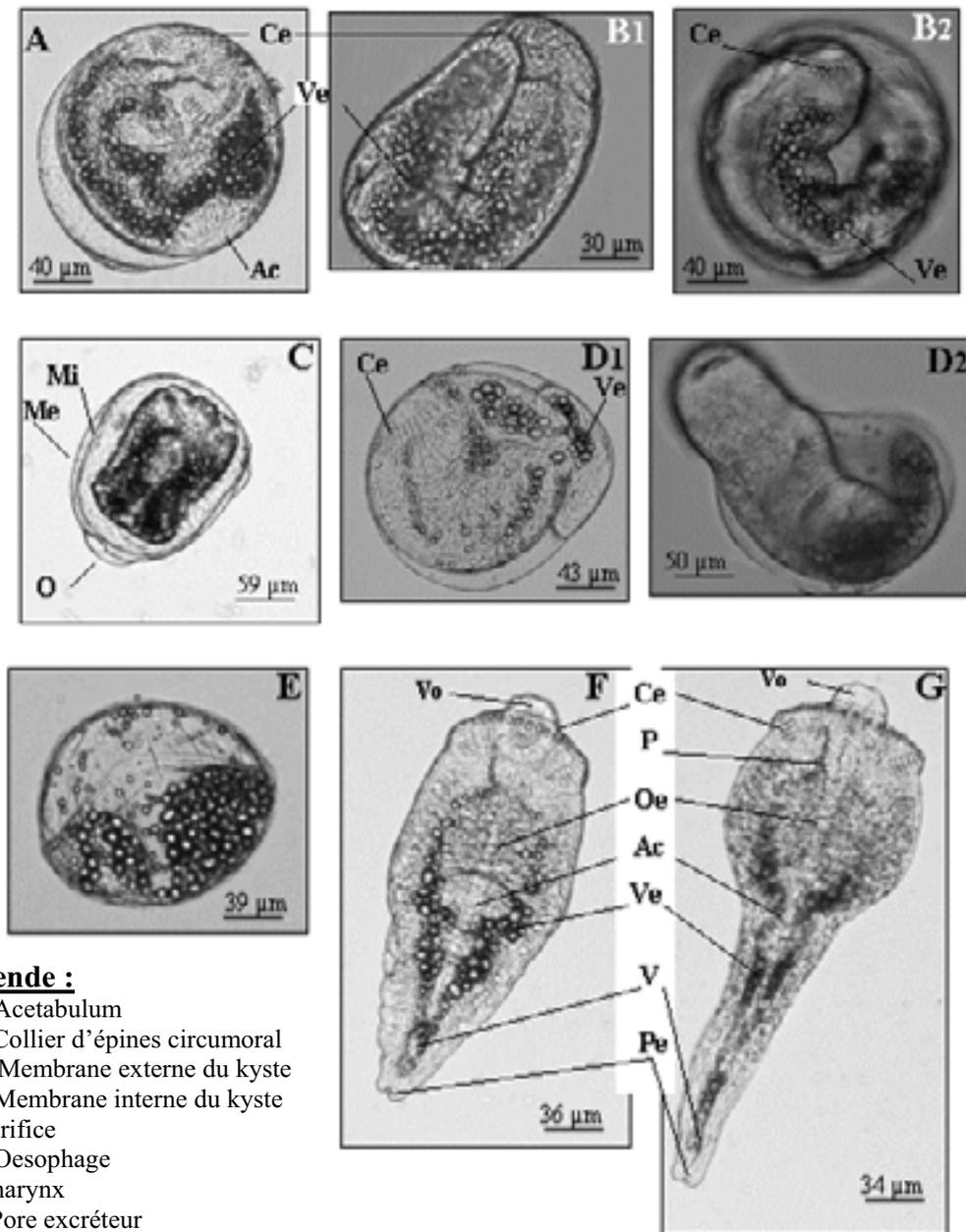


Figure IV.1. Stations d'échantillonnage des coques pour la « cartographie » de *Curtuteria* sp. sur l'estran autour de la conche d'Arguin.

Un suivi mensuel a donc été mené dans cette conche, de décembre 2001 à mars 2003. Chaque mois, une vingtaine de coques (longueur de coquille > 17 mm) ont été disséquées. Les métacercaires de *Curtuteria* sp. ont été dénombrées dans tous les tissus de la coque afin d'obtenir non seulement les prévalences, mais aussi les abondances d'infestation ainsi que le tissu de sélection par le parasite. Le diamètre d'une vingtaine de métacercaires a été mesuré grâce à un micromètre sur l'oculaire de la loupe binoculaire. Au mois de janvier 2003, une cartographie de la répartition de *Curtuteria* sp. a été menée tout autour de la conche d'Arguin, afin de mieux localiser la répartition spatiale de ce Digène. Pour cela, 10 stations ont été définies selon une stratégie d'échantillonnage systématique, et en ne considérant évidemment que les stations abritant des coques. Les positions sont repertoriées sur la **Figure IV.1**.

**Légende :**

- Ac : Acetabulum
- Ce : Collier d'épines circumoral
- Me : Membrane externe du kyste
- Mi : Membrane interne du kyste
- O : Orifice
- Oe : Oesophage
- P : Pharynx
- Pe : Pore excréteur
- V : Vessie
- Ve : Vésicules excrétrices
- Vo : Ventouse orale

Figure IV.2. Photographies de *Curtuteria* sp. A. Métacercaire enkystée. B1 et B2. Métacercaires activées dans leur kyste suite à leur immersion dans le milieu de désenkystement, la couronne d'épines céphaliques est visible. C. Kyste de la métacercaire aminci par le milieu de désenkystement et apparition d'une ouverture dans le kyste. D1 et D2. Sortie de la métacercaire hors du kyste. E. Kyste vide. F. Métacercaire désenkystée en phase de contraction. G. Métacercaire désenkystée en phase d'étirement.

III. RESULTATS

III.1. Etude de l'*Himasthlinae* *Curtuteria* sp.

III.1.1. Etude anatomique et morphologique

Curtuteria sp.

Hôte : *Cerastoderma edule* L.

Localisation : Bassin d'Arcachon

Habitat : sablo-vaseux, sableux

Espèce parasite type : *Curtuteria numenii* Reimer, 1963

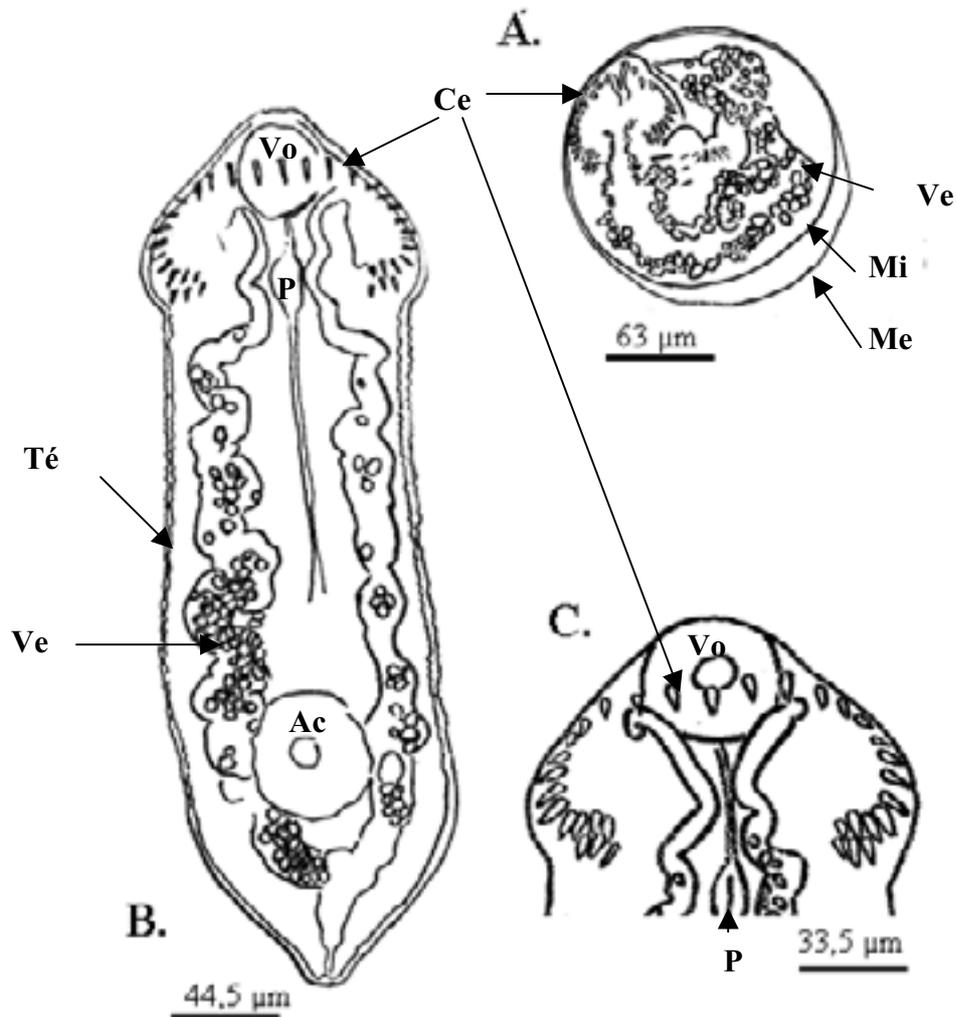
Site d'infestation : Banc d'Arguin, Bassin d'Arcachon (France)

Tissus infestés : 'tissu gris' du manteau et partie supérieure du pied (cf. III.1.2.c.)

Prévalence moyenne d'infestation : issues du **Chapitre 3** : 12% (1997), 70% (1998), 85% (1999), 55% (2000), 36% (2001)

a. Description en Microscopie Optique

La métacercare enkystée a une forme non parfaitement sphérique dont les dimensions extrêmes varient de 120 à 160 μm . Les longueurs et largeurs moyennes des kystes sont respectivement de 145 et 160 μm donnant au final un diamètre moyen de $152,5 \mu\text{m} \pm 2,8\mu\text{m}$ (**Figure IV.2.A**). Le collier d'épines céphaliques, mais aussi le pharynx et les vésicules d'excrétion du système excréteur sont parfaitement visibles, ainsi que l'acetabulum (**Figure IV.2.A, B1, B2, D**). Le kyste est constitué de deux membranes, une membrane de protection interne et une externe (**Figure IV.2.C**). Les **Figures IV.2.B1** et **B2** illustrent parfaitement l'activation de la métacercare dans son kyste suite à sa mise en contact avec le milieu expérimental de déenkystement. Ce milieu a également amoindri l'épaisseur du kyste permettant la libération de la métacercare à travers un petit orifice bien visible sur la **Figure IV.2.C**. Il semblerait que la métacercare puisse sortir de son kyste aussi bien par la partie antérieure de son corps que par la partie postérieure (**Figure IV.2.D1 et D2**).



Légende :

- Ac : Acetabulum
- Ce : Collier d'épines circumoral
- Me : Membrane externe du kyste
- Mi : Membrane interne du kyste
- P : Pharynx
- Té : Tégument épineux
- Ve : Vésicules excrétrices
- Vo : Ventouse orale

Figure IV.3. Schéma de *Curtuteria* sp. observé dans le Bassin d'Arcachon. A. Métacercaire enkystée - B. Métacercaire déenkystée biochimiquement - C. Agrandissement de la région céphalique avec notamment le collier de 33 épines (27 + (2x3)).

Une fois hors du kyste, la métacercaire est active et bouge sur le fond de la cuve par des mouvements de reptation, avec des phases d'étirement mais aussi de contraction (**Figure IV.2. F et G**).

A partir des photographies en microscopie optique, des schémas des organes de la métacercaire désenkystée mais aussi enkystée ont été réalisés (**Figure IV.3**). Ainsi, les différents organes qui constituent cette métacercaire sont partiellement visibles (**Figure IV.3.A**). Dans la métacercaire enkystée, en général, la couronne d'épines céphaliques est constituée d'un cercle interrompu ventralement et de 2 x 3 épines positionnées en dessous du collier principal à chaque extrémité de ce dernier. Les vésicules d'excrétions et l'acetabulum sont aussi visibles. Dans la métacercaire désenkystée, on distingue : la ventouse orale, le collier d'épines céphaliques constitué de 33 épines, 27 pour le collier principal et 2 x 3 épines angulaires sous le principal collier, le pré-pharynx, le pharynx, l'œsophage, l'acetabulum, les caecums excréteurs avec des vésicules excrétrices, ainsi que la vessie et le pore excréteur. Sur les pourtours du corps, des épines tégumentaires sont visibles. La ventouse orale est plus petite que l'acetabulum. La métacercaire désenkystée peut être étirée ou non, aussi sa taille varie de 170 à 370 μm en longueur (moy. = $252,7 \pm 9,2 \mu\text{m}$) et de 80 à 150 μm en largeur (moy. = $110,7 \pm 3,5 \mu\text{m}$). Le collier est constitué d'épines dont la longueur varie de 7,3 à 10,6 μm pour le collier principal, sachant que les épines les plus internes sont plus petites. Les épines angulaires mesurent entre 7,3 et 9 μm de long. Le pharynx mesure 22,1 μm de longueur moyenne sur 15,6 μm de large. La ventouse orale mesure entre 40 et 52 μm de long sur 36,8 – 4,6 μm de large. En revanche l'acetabulum est plus large et mesure 41,3 à 72,7 μm sur 39,5 à 47,6 μm de large. La taille de ces deux ventouses varie en longueur et en largeur selon l'état contracté ou étiré de l'organisme.

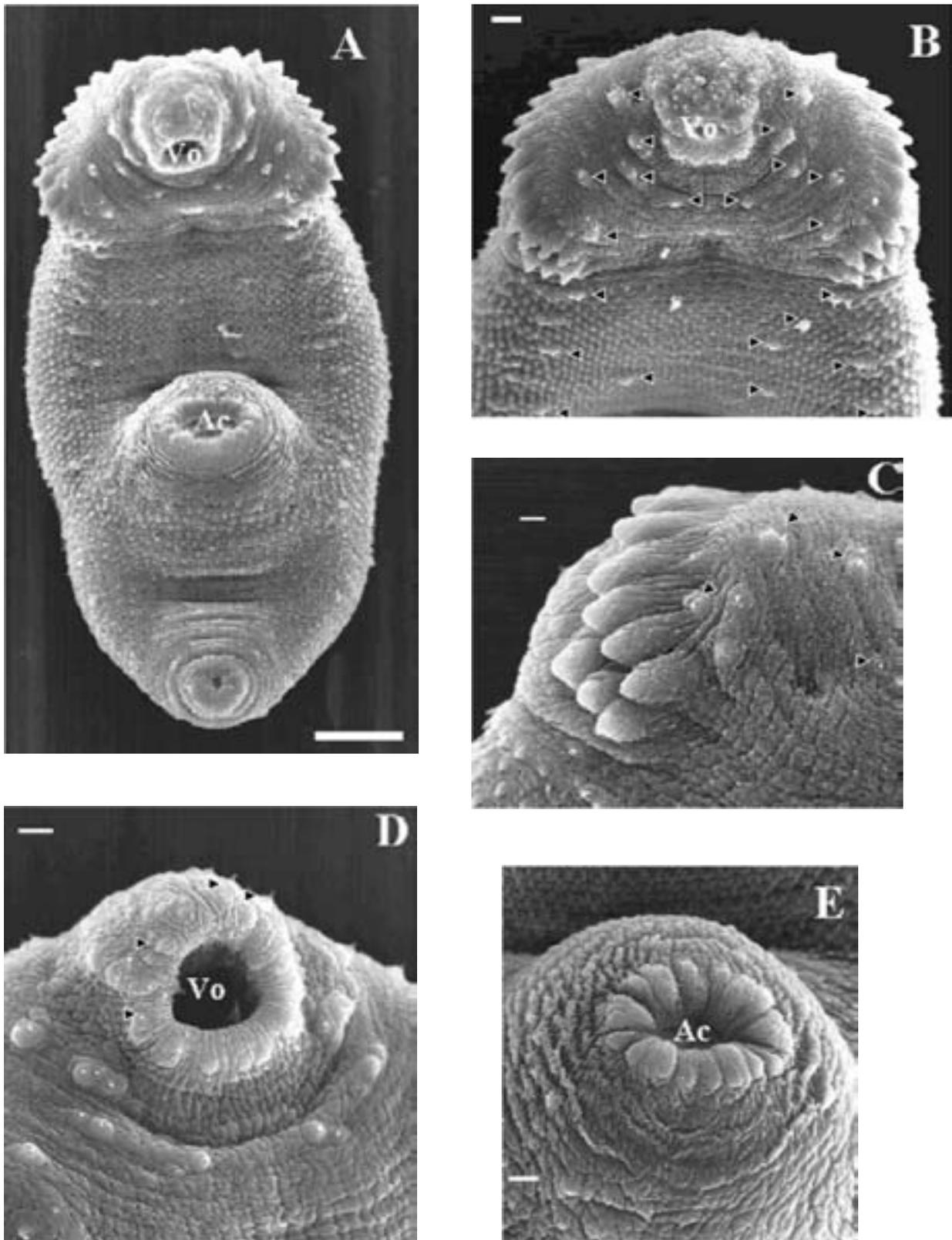


Figure IV.4. Observation de *Curtuteria* sp. au Microscope Electronique à Balayage.

A. Métacercaire dékystée (échelle = 20 μ m) – B. Epines du collier céphalique, ventouse orale et papilles sensorielles (indiquées par les triangles noirs) et résidus au niveau des glandes de sécrétion (échelle = 5 μ m) – C. Grossissement des épines angulaires sous-jacentes au collier principal d'épines céphaliques (échelle = 2 μ m) – D. Ventouse orale (Vo) et papilles sensorielles (échelle = 3 μ m). E. Acetabulum (Ac) et tégument (échelle= 3 μ m).

b. Description en Microscopie Electronique à Balayage (MEB)

Le corps est ovale et ventralement concave (**Figure IV. 4.A et B**). La surface du tégument est couverte d'épines pointues, arrangées en cercles tout autour du corps et cela jusqu'en arrière de l'acetabulum. La partie postérieure du corps après l'acetabulum est sans épines (**Figure IV.4.A. et D**). Sur la **Figure IV.4.B et C**, le collier d'épines céphaliques apparaît parfaitement, avec les trois épines aux extrémités du collier principal. Des papilles sensorielles sont réparties (flèches noires) de façon symétrique de part et d'autre de la ventouse orale (**Figure IV.4.B, C et D**). Ces papilles sensorielles sont globuleuses avec un cil court. Elles peuvent être regroupées par deux ou trois. La ventouse orale de forme ovale est également entourée de papilles sensorielles globuleuses munies de cils, formant ainsi une collerette autour de l'orifice buccal. On aperçoit une boule de sécrétion, ou exsudation de la glande, juste au-dessus de la ventouse orale, signe de la présence de glandes de pénétration (**Figure IV.4.B**).

L'orifice de l'acetabulum est ovale, et entouré de papilles sensorielles. Contrairement à la ventouse orale, ces papilles ne sont pas munies de cils. Le tégument autour de la ventouse est irrégulier et dépourvu d'épines. En revanche, le tégument au niveau du resserrement sous le collier jusque sous l'acetabulum est constitué d'épines identiques, que ce soit sur le tégument ventral ou sur le tégument dorsal (**Figure IV.5.C**). Des papilles sensorielles munies de cils sur le tégument ventral et dorsal de la métacercaire sont également observées (**Figure IV.4.B, Figure IV.5.A et B**). Enfin de l'arrière de l'acetabulum jusqu'à l'extrémité postérieure où se trouve le pore excréteur (**Figure IV.5.D**), le tégument est irrégulier, d'aspect rugueux, mais sans épine.

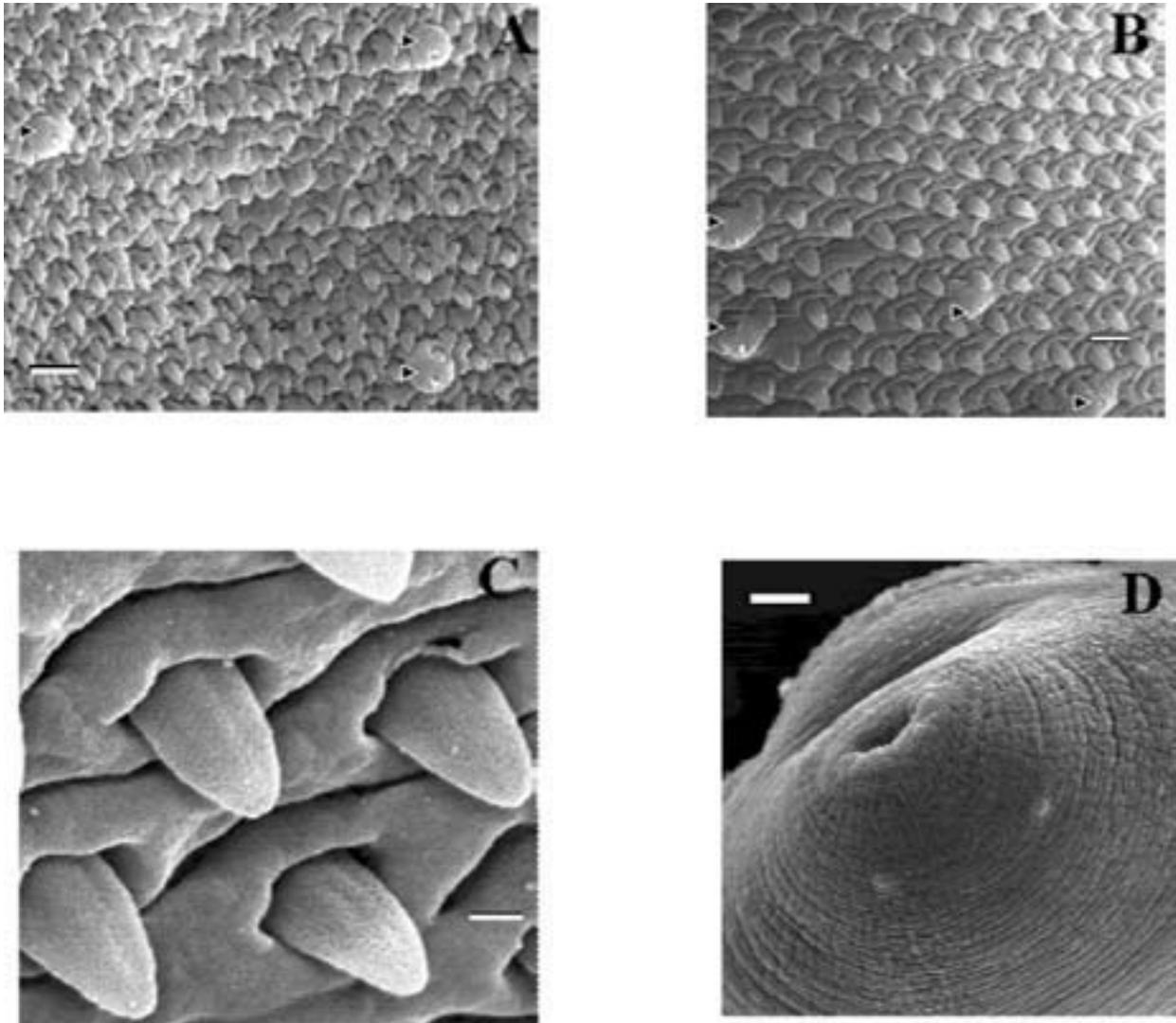


Figure IV.5. A à D. Observation du tégument de *Curtuteria* sp. au Microscope Electronique à Balayage. A. Epines et papilles sensorielles (indiquées par les triangles noirs) du tégument ventral (échelle = 2 μm) – B. Epines et papilles sensorielles du tégument dorsal (échelle = 2 μm) – C. grossissement des épines du tégument ventral (échelle = 0,5 μm) – D. Pore excréteur (échelle = 7 μm).

III.1.2. Etude écologique

a. Suivi mensuel

La prévalence moyenne annuelle de *Curtuteria* sp. avait été mesurée dans un premier temps au cours de suivis concernant *Himasthla quissetensis* : 12% (1997), 70% (1998), 85% (1999), 55% (2000) et 36% (2001) (**Chapitres 3 et 4**). Puis un suivi mensuel a été établi dans la conche, au niveau de la Station 9 (**Figure IV.1**) où ce digène était alors le plus présent, de décembre 2001 à mars 2003. Quel que soit le mois de prélèvement, le nombre de métacercaires dans le 'tissu gris' du manteau est toujours supérieur au nombre de métacercaires dans le pied de l'hôte (**Figure IV.6**). De plus, l'abondance d'infestation en *Curtuteria* sp. est moins importante en période hivernale de décembre 2001 à avril 2002. En mai et juin, les coques n'ont pas été prélevées. Puis une augmentation de l'abondance d'infestation est nettement visible de juillet à novembre 2002, où le maximum d'infestation atteint est de 225 kystes uniquement dans les tissus gris. Enfin l'abondance d'infestation chute dès décembre. L'abondance d'infestation peut atteindre 350 métacercaires par coque, dans tous les tissus infectés (**Figure IV. 6**).

*b. Cartographie de *Curtuteria* sp. autour de la conche*

Les abondances d'infestation de *Curtuteria* sp. varient fortement entre les différentes stations (**Figure IV.7.**). En effet, en janvier 2003, elles ne dépassent pas 20 métacercaires par coque dans les Stations 3, 4, 5, 6, 7 et 8 et à peine 20 dans la Station 1. En revanche, les coques de la Station 9, zone du suivi classique, sont les plus parasitées avec plus de 50 métacercaires/coque. Puis vient la Station 2 avec plus de 40 kystes/coque.

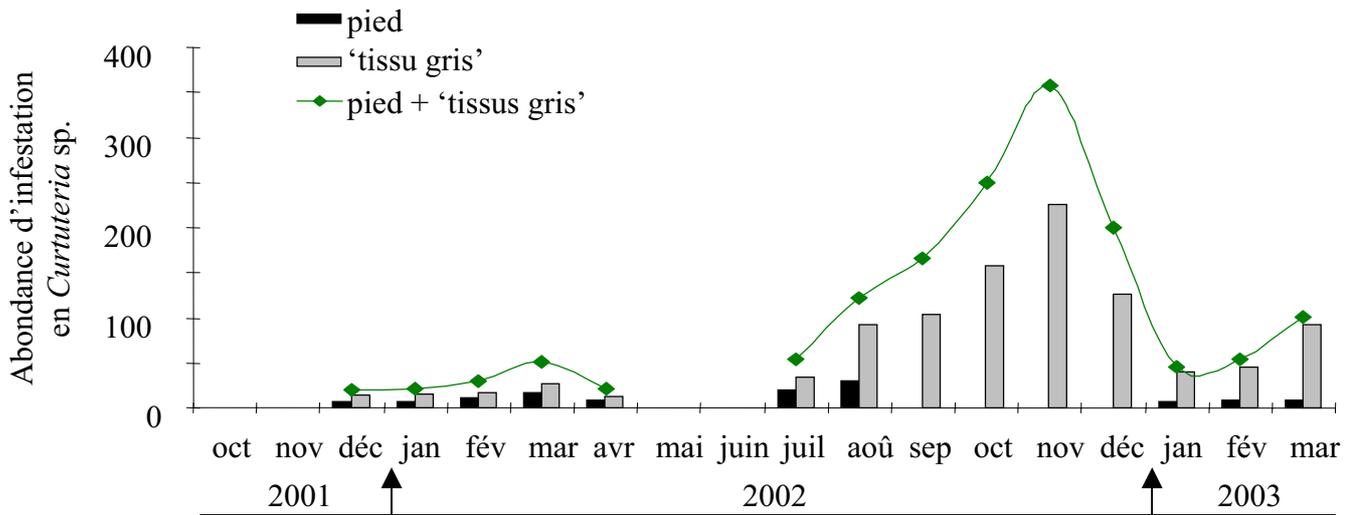


Figure IV.6. Suivi mensuel de *Curtuteria* sp. dans les coques, à la Station 9 du Banc d'Arguin, de décembre 2001 à mars 2003. De septembre à décembre 2002, les parasites n'ont pas été recherchés dans le pied et le nombre total a donc été extrapolé par rapport au ratio pied / 'tissu gris' calculé les autres mois.

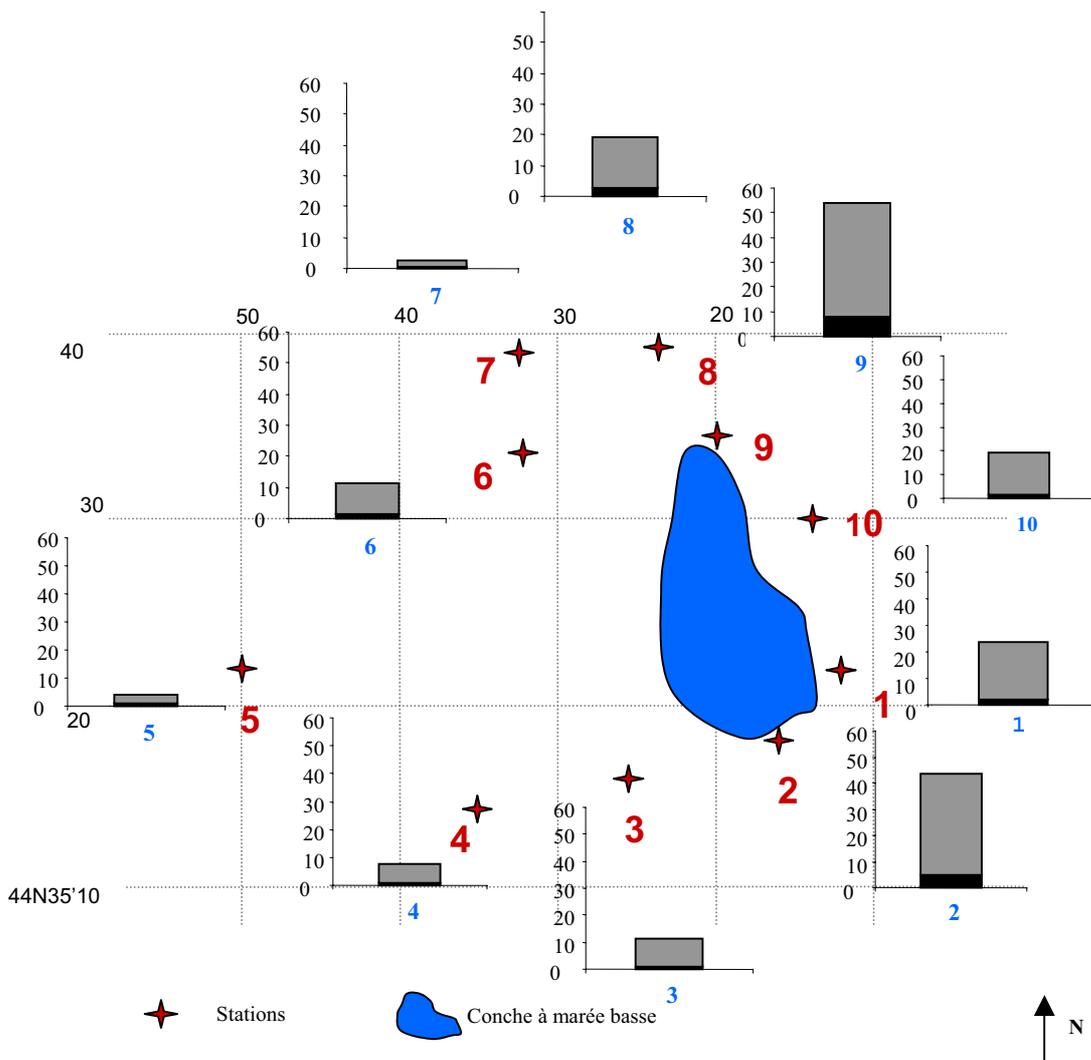


Figure IV.7. Cartographie de l'abondance d'infestation de *C. edule* par *Curtuteria* sp. dans 10 stations autour de la conche d'Arguin en janvier 2003. A pleine mer, tout le site est immergé.

c. Spécificité tissulaire

Quelle que soit la station (**Figures IV.6 et IV.7**), la majorité des métacercaires observées est toujours dans le ‘tissu gris’ du manteau de l’hôte. Ce ‘tissu gris’ est en bordure d’un canal (vascularisation ?) allant de l’umbo vers le bord du manteau. Il n’est visible que sur l’équivalent du premier tiers de cette distance (**Figure IV. 8**). Lors des dissections en lumière indirecte, ce tissu du manteau apparaît grisâtre et granuleux, mais est en réalité jaunâtre. Il est donc probable que ce site soit le micro-habitat privilégié de ce Digène dans la coque. En effet globalement sur l’ensemble des stations d’Arguin, les métacercaires sont localisées à 76 - 91 % dans le manteau (le reste étant dans le pied).

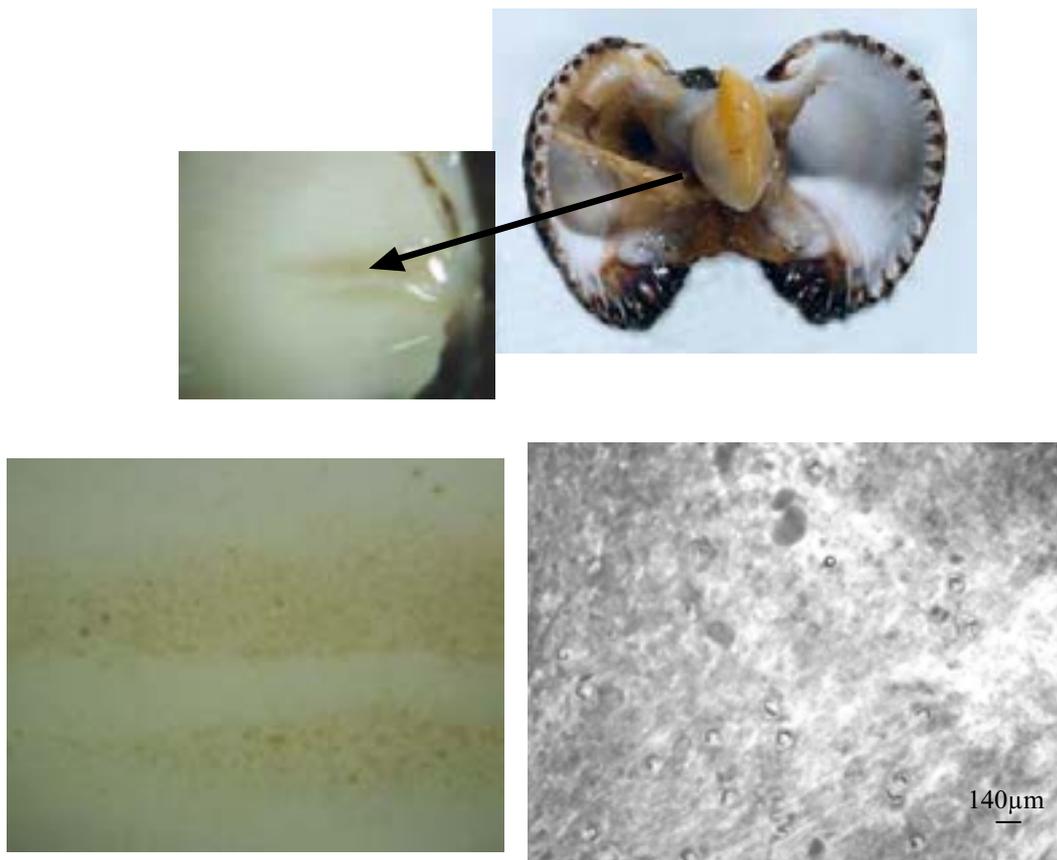


Figure IV.8. Microhabitat de *Curtuteria* sp. au sein de son second hôte intermédiaire, *C. edule*. A. Coque ouverte prête pour la dissection. B. ‘tissu gris’ situé juste sous l’umbo en lumière directe. C. zoom du ‘tissu gris’. D. photographie, en caméra numérique reliée à la loupe binoculaire, du tissu gris infesté par *Curtuteria* sp..

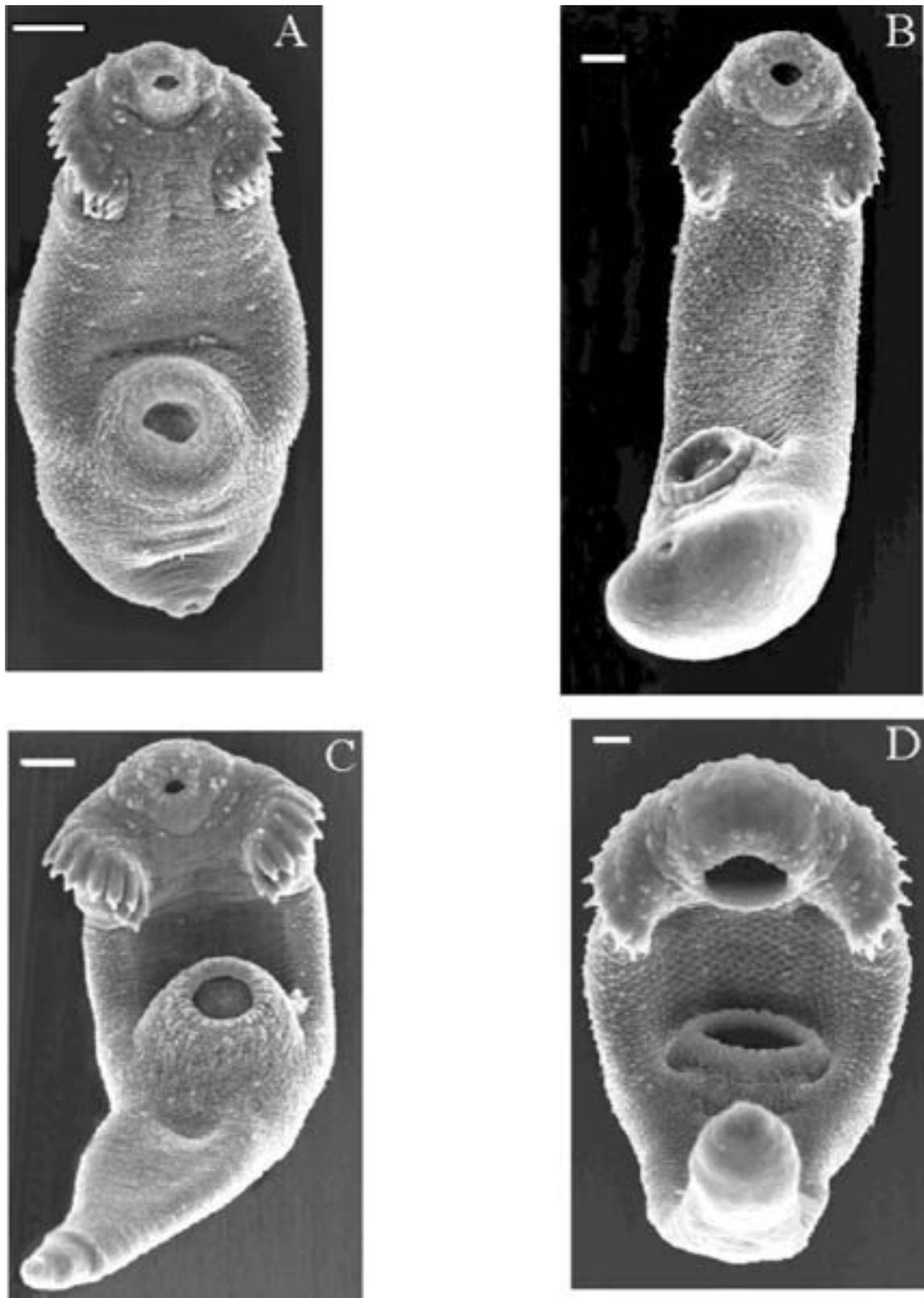


Figure IV. 9. Observation au Microscope Electronique à Balayage des métacercaires désenkystées et de leur tégument. A. *Curtuteria* sp. (échelle = 20μm) - B. *Himasthla elongata* (échelle = 20μm) - C. *Himasthla quissetensis* (échelle = 7μm) - D. *Himasthla interrupta* (échelle = 7μm).

d. Recherche du premier hôte de Curtuteria sp.

Lors de l'inventaire des Digènes, au sein du Bassin d'Arcachon (**Chapitre 3**), plus de 6500 gastéropodes parmi les espèces suivantes : *Cyclope neritea*, *Nassarius reticulatus*, *Hydrobia ulvae*, *Gibbula umbilicalis*, *G. cineraria*, *G. magus*, *Bittium reticulatum*, *Rissoa* sp., *Littorina littorea*, ont été prélevés et triés par émission ou dissection. Cependant aucun de ces gastéropodes, malgré l'effort de recherche important, n'abritait de *Curtuteria* sp.

III.2. Comparaison des différents Himasthlinae du Bassin d'Arcachon

III.2.1. Comparaison de la morphologie au MEB

Les quatre Himasthlinae observés au sein du Bassin d'Arcachon au stade métacercaire ont été analysés en Microscopie Electronique à Balayage à l'Université de Porto. Tous ont un aspect plus ou moins ovale, capable de distorsion, avec une forme ventrale convexe, formant alors une sorte de gouttière ventrale. De plus, il est facilement observable que seul *Curtuteria* sp. possède un collier de 33 épines avec 2 x 3 épines angulaires sous la couronne principale. Toutes les autres espèces possèdent moins de 33 épines avec uniquement, et à chaque fois, 2 x 2 épines angulaires de part et d'autre de la couronne. Ainsi *Himasthla quissetensis* possède 31 épines (27 + (2x2)) sur sa couronne céphalique, et *H. interrupta* et *H. elongata* 29 épines, soit (25 +(2x2) épines) (**Figure IV.9**).

Toutes ces espèces ont leur ventouse orale entourée de papilles sensorielles munies de petits cils (**Figure IV.10**) formant ainsi une colerette autour de l'orifice de la ventouse orale dont la forme varie selon l'état de l'individu lors de sa fixation. En plus des papilles sensorielles de la ventouse buccale, on observe chez *Himasthla* tout comme précédemment avec *Curtuteria* sp. (**Figure IV.4. B, C, D**) la présence de papilles sensorielles globuleuses munies de cils formant un dispositif sensoriel circulaire en-dessous et tout autour de la

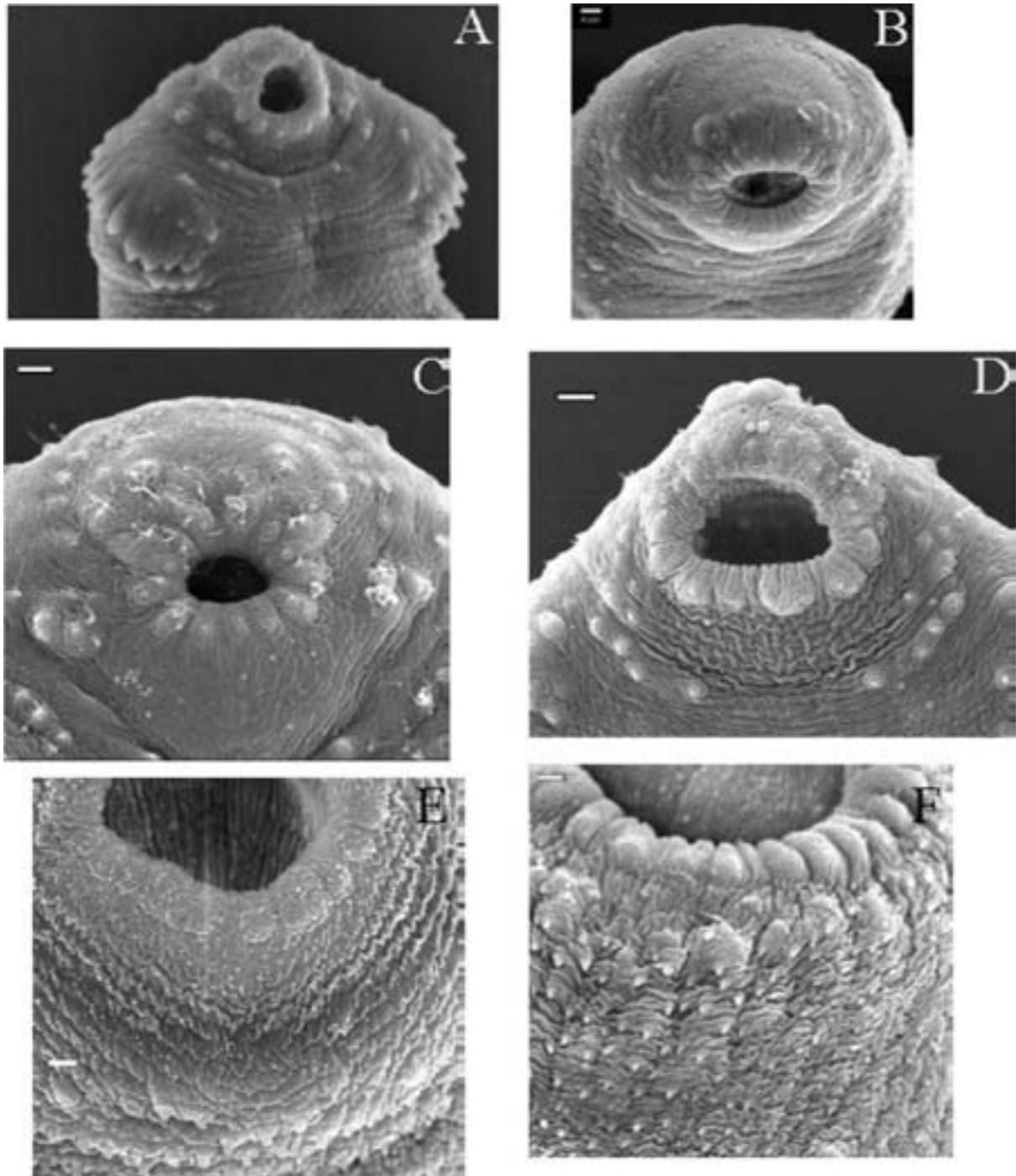


Figure IV. 10. Observation au Microscope Electronique à Balayage des ventouses orales des métacercaires désenkystées de : A. *Curtuteria* sp. (échelle = 20 μm) - B. *Himasthla elongata* (échelle = 4 μm) - C. *Himasthla quissetensis* (échelle = 3 μm) - D. *Himasthla interrupta* (échelle = 3 μm).

Observation de l'acetabulum de : E. *Curtuteria* sp. (échelle = 2 μm), et F. *Himasthla quissetensis* (échelle = 2 μm).

ventouse orale. Ces papilles sensorielles sont disposées de façon symétrique bilatéralement (**Figure IV. 10. A à D**). Des globules d'exsudats sont visibles au-dessus de la ventouse orale, notamment chez *H. interrupta* (**Figure IV.10. D**). Seule la photographie B (**Figure IV.10**) d'*H. elongata* montre le collier d'épines au niveau dorsal, et surtout montre que les épines peuvent être contractées, rentrées dans l'individu. Seule la trace des épines du collier est visible. De plus, uniquement chez cette espèce (**Figure IV.10.B**), une grande régularité des rides apparaît constituant l'aspect rugueux du cou. Les quatre individus (**Figure IV. 9. A à D**) montrent un tégument dépourvu d'épines tégumentaires sur le corps en arrière de l'acetabulum. La partie postérieure du parasite est plus ou moins fine selon l'espèce. Ces quatre espèces ont un acetabulum proéminent, saillant, nettement supérieur en taille à la ventouse orale. Seuls les acetabulums d'*H. quissetensis* et de *Curtuteria* sp. sont présentés ici, car ceux d'*H. elongata* et d'*H. interrupta* ne montrent pas de différences significatives avec celui de *Curtuteria* sp., dans le sens où ces trois espèces n'ont pas d'épines tégumentaires sur cet organe. En revanche *H. quissetensis* possède de fines épines tégumentaires pointues.

Lorsque les téguments ventral, dorsal et latéral sont observés avec des grossissements plus importants, des détails intéressants apparaissent (**Figure IV.11**) Le parasite *H. elongata* a un tégument à l'aspect rugueux, mais ne présente pas d'épines que ce soit sur le tégument dorsal, ventral ou latéral (**Figure IV.11.C**). En revanche, une grosse différence sur la forme des épines tégumentaires apparaît entre *H. interrupta* et les deux autres organismes. En effet, *H. interrupta* possède sur tout le corps, dans la zone munie d'épines (en arrière du collier d'épines et ce jusqu'en arrière de l'acetabulum), des épines de forme digitée à 3 ou 4 petites 'dents' (**Figure IV.11.B**).

Par contre, *H. quissetensis* et *Curtuteria* sp. ont des épines pointues non digitées (**Figure IV.11.A et B**). Une autre différence apparaît : quel que soit le type d'épines tégumentaires, *H. interrupta*, *H. elongata* et *Curtuteria* sp. présentent un tégument identique

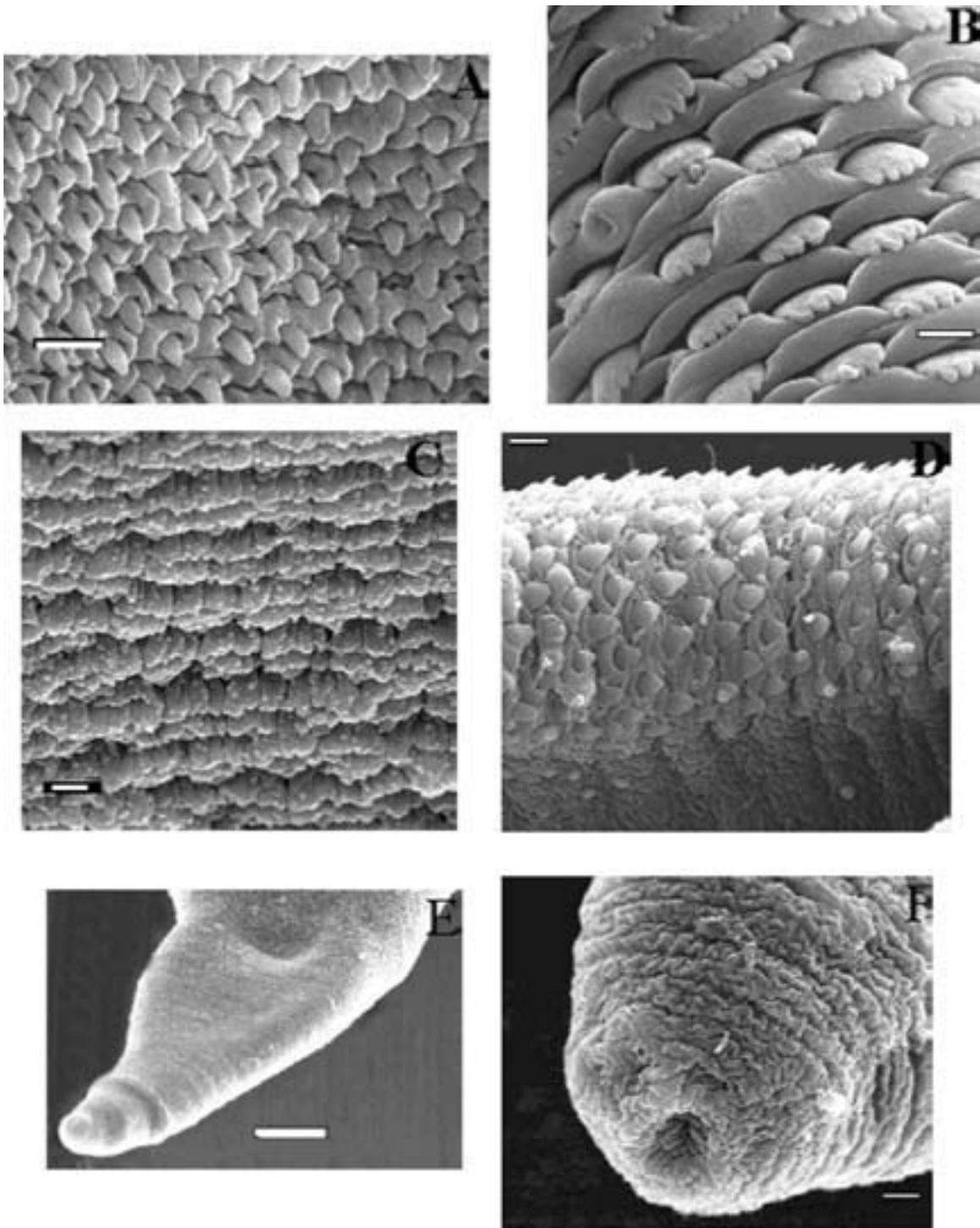


Figure IV. 11. Observation au Microscope Electronique à Balayage des téguments (latéral, dorsal, ventral) des métacercaires désenkystées de : A. *Curtuteria* sp. (échelle = 2 μ m) - B. *Himasthla interrupta* (échelle = 1 μ m) - C. *Himasthla elongata* (échelle = 2 μ m) - D. Tégument ventral et latéral d'*H. quissetensis* (échelle = 2 μ m).

Pore excréteur de : E. *H. quissetensis* (échelle = 20 μ m) - F. *Himasthla interrupta* (échelle = 2 μ m).

que ce soit ventralement, latéralement ou dorsalement. Chez *H. quissetensis*, le tégument ventral est dépourvu d'épines tégumentaires, alors que les téguments latéral et dorsal sont munis d'épines pointues.

Donc trois de ces quatre espèces possèdent sur les 2/3 de leur organisme un tégument épineux, d'allure totalement différente du tégument allant de l'acetabulum au pore excréteur. En revanche pour ce tiers restant, tous les organismes sont totalement dépourvus d'épines, mais la morphologie n'est pas la même. En effet, *H. quissetensis* semble avoir un tégument beaucoup plus lisse que celui de *H. interrupta* mais il est vrai que le grossissement utilisé pour *H. quissetensis* est plus important.

III.2.2. Comparaison des niches écologiques

Des données expérimentales (Wegeberg et al. 1999, de Montaudouin et al. en prép.) sur les capacités d'infestation des quatre Himasthlinae *Himasthla elongata*, *H. continua*, *H. interrupta* et *H. quissetensis*, ont montré que selon la taille des coques, la localisation de ces Digènes dans l'hôte intermédiaire différait. Il existe cependant aussi une spécificité liée à l'espèce parasite : *H. interrupta* infeste plutôt le manteau, tandis que les trois autres espèces infestent plutôt le pied. Wegeberg et al. (1999) ont également noté une forte infestation des siphons par *H. elongata*, qu'ils ont considérée comme un artéfact expérimental. *In situ*, la cible privilégiée d'*H. elongata* et d'*H. quissetensis* est le pied de la coque. *H. interrupta* se situe de préférence sur les bords du manteau. Les siphons ne sont jamais infestés. Enfin, il a été vu précédemment que *Curtuteria* sp. peut infester la partie du pied au-dessus de la glande byssogène, mais préfère nettement le manteau et notamment le tissu grisâtre se trouvant dans la partie médiane.

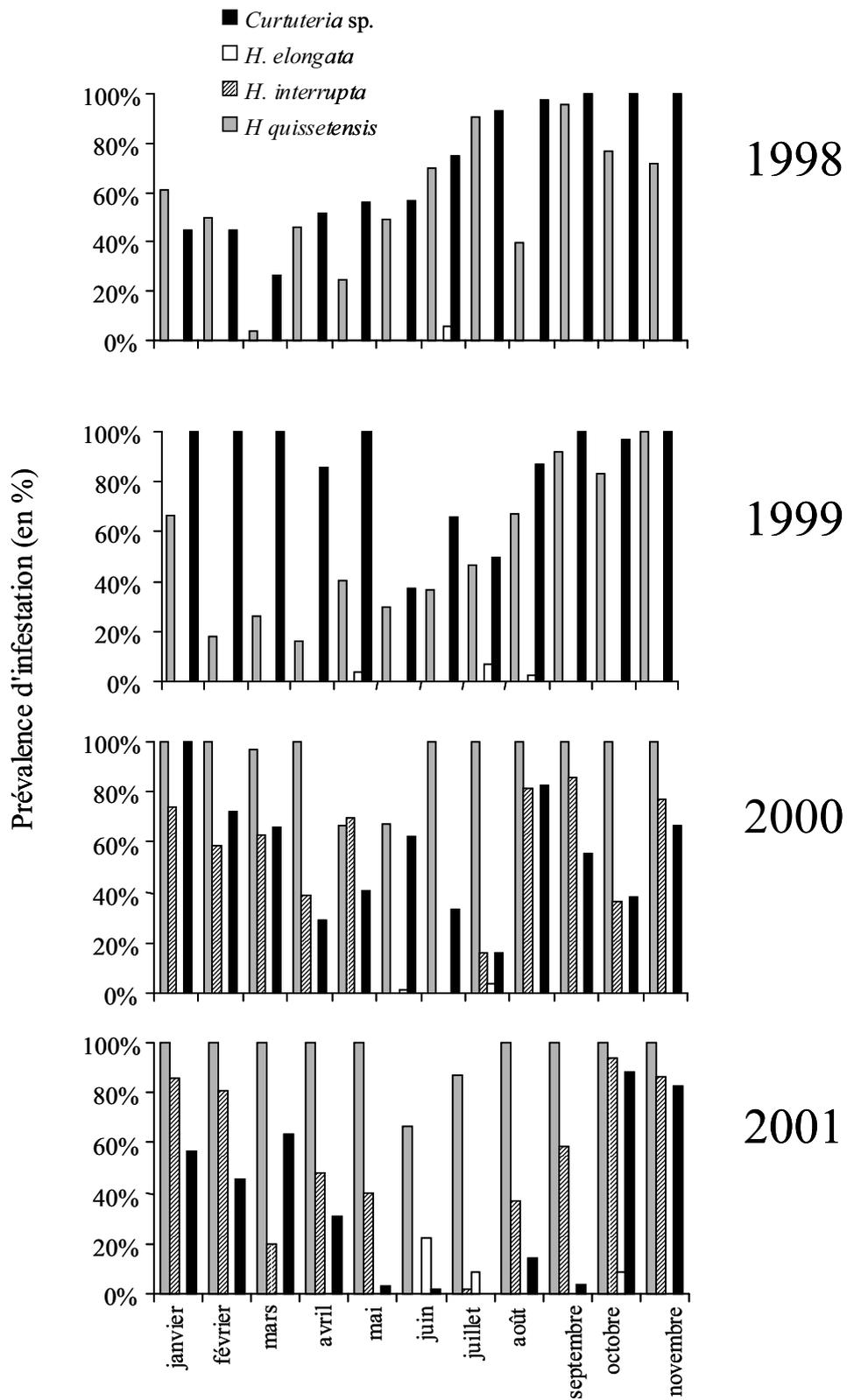


Figure IV.12. Prévalences d'infestation mensuelles des coques d'Arguin en Himasthlinae, de janvier 1998 à novembre 2001 (En 1998 et 1999, *H. interrupta* n'a pas été recherché).

III.2.3. Prévalences et abondances d'infestation en *Himasthlinae* à Arguin

a. Suivi mensuel des *Himasthlinae* lors de l'inventaire

Les prévalences d'infestation de 1998 à 2001 (**Figure IV. 12**) soulignent la rareté de *H. elongata* à Arguin et la présence permanente des trois autres *Himasthlinae*, *H. quissetensis*, *H. interrupta* (sauf en 1998 et en 1999, et en raison de sa mauvaise identification à cette période, ces données n'ont pas été considérées pour éviter tout malentendu) et *Curtuteria* sp. L'espèce dominante est *H. quissetensis*.

La **Figure IV. 13** montre que ces trois Digènes infestent les coques dès la première année de leur cycle de vie et leur prévalence d'infestation ne cesse d'augmenter avec leur âge. La prévalence atteint ainsi quasiment 100% de la population pour des coques âgées de trois ans, non seulement pour *H. quissetensis* mais aussi pour *Curtuteria* sp. La phénologie précise du système *H. quissetensis* / coque est développée dans le **Chapitre 6**.

b. Cartographie des *Himasthlinae* autour de la conche

Globalement, quelles que soient les stations (1 à 10), toutes les coques sont infestées à quasiment 100% par les trois *Himasthlinae* dominants (**Figure IV. 14. A**). En revanche, le nombre moyen de métacercaires par coque de chacune des espèces varie fortement d'une station à l'autre (**Figure IV. 14. B**). Ainsi *H. interrupta* est toujours l'espèce la moins abondante. En revanche *Curtuteria* sp. domine dans 4 stations (1, 2, 9, 10), avec un maximum de plus de 50 kystes par coque dans la Station 9. Cette abondance est la plus élevée de tous les parasites, quelle que soit la station. Dans les stations restantes, les coques sont plus parasitées par *H. quissetensis* qui atteint plus de 40 kystes par coque dans la Station 6.

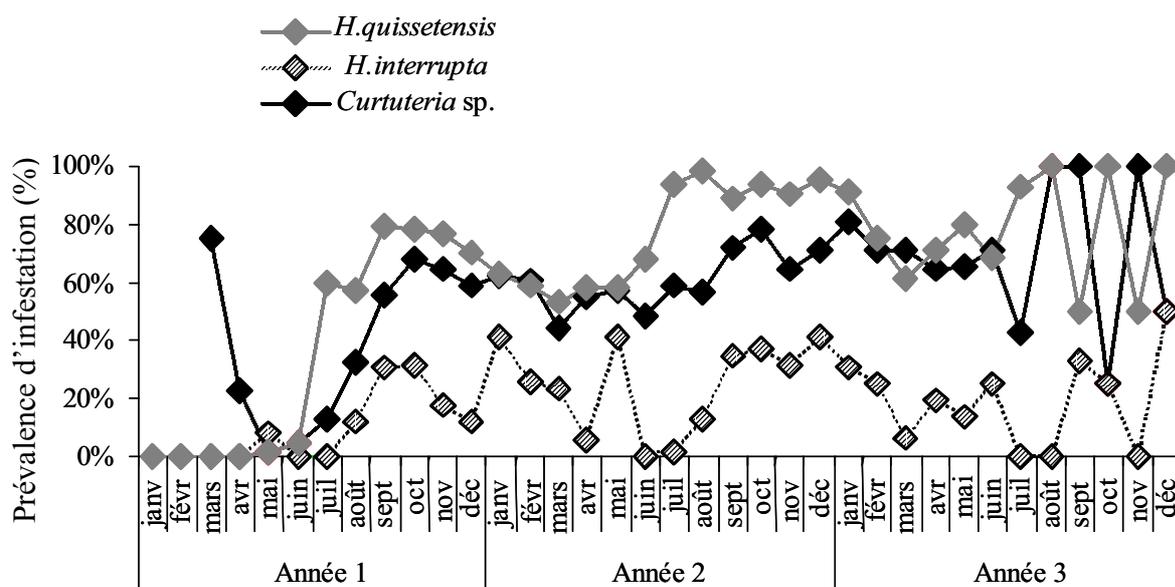


Figure IV.13. Prévalences d'infestation des coques par les trois Himasthlinae dominants *H. quissetensis*, *H. interrupta* et *Curtuteria* sp. selon leur âge, c'est-à-dire suivant les cohortes de coque.

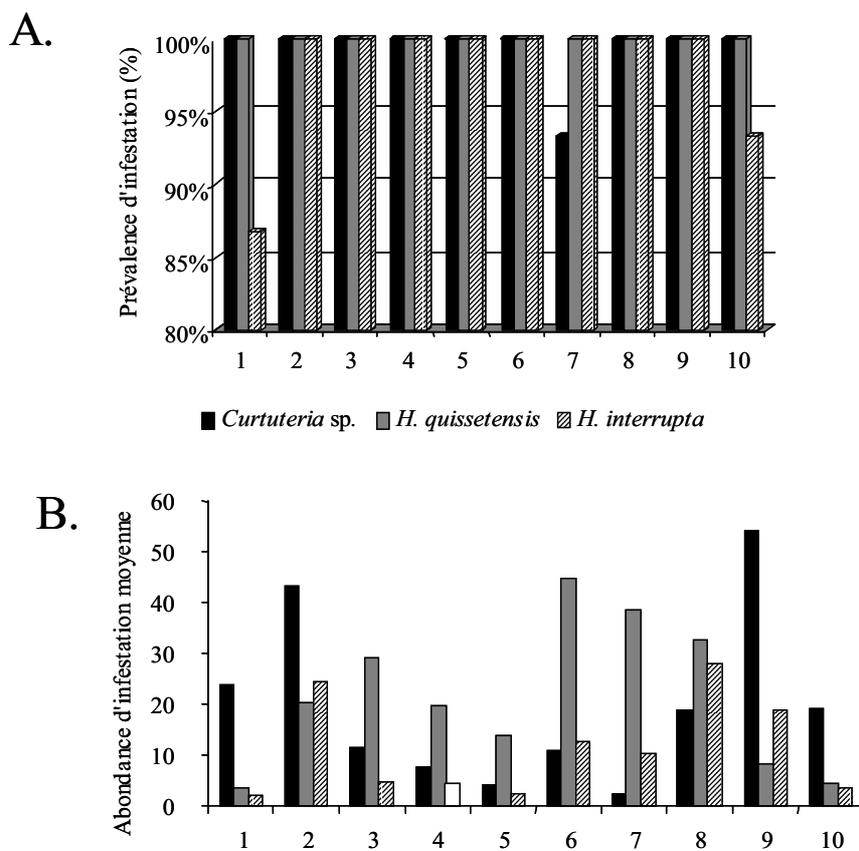


Figure IV.14. Prévalences (A) et abondances (B) d'infestation des coques par les trois Himasthlinae dominants, *H. quissetensis*, *H. interrupta* et *Curtuteria* sp. dans les 10 stations étudiées autour de la conche

IV. DISCUSSION

IV.1. Les *Himasthlinae* du Bassin d'Arcachon

Le nouvel Echinostomatidae observé au sein du Bassin d'Arcachon, notamment à Arguin, muni de 33 épines céphaliques, appartient aux *Himasthlinae* Odhner, 1910 en raison des caractères suivants : une ventouse orale antérieure, une ventouse ventrale ou acetabulum musculéux plus large que la ventouse orale située après la moitié du corps. Ce Digène possède un tégument épineux, un système excréteur en V et un pore excréteur. Il correspond aux critères répertoriés par Kostadinova (sous presse) dans sa revue sur les Echinostomatidae. Enfin, selon Stunkard (1939), le nombre d'épines céphaliques est considéré comme un des meilleurs critères spécifiques. Avec 33 épines céphaliques, dont deux groupes angulaires de trois épines placés sous le collier principal de 27 épines interrompu uniquement ventralement, ce Digène peut être classé dans le genre *Curtuteria* Reimer, 1963. L'espèce type décrite dans ce genre est *C. numenii* Reimer, 1963. Il semblerait que ce genre se trouve à l'état adulte dans les intestins d'oiseaux (Charadriiformes et Ansériformes). Chez *Curtuteria haematopodis*, le premier hôte est un gastéropode estuarien du genre *Cominella* (Buccinidae) et la métacercarie infeste des bivalves (*Chione*, *Macoma*) (Kostadinova sous presse). Ce genre a été recensé en Europe, en Asie et en Nouvelle-Zélande. Allison (1979) a observé *Curtuteria australis* en Nouvelle-Zélande. Cette espèce possède 31 épines, 25 dans un cercle continu et 2 x 3 épines sur les angles de la couronne ; Allison (1979) observe également que les épines les plus internes de la couronne sont plus petites. Les deux autres espèces actuellement connues du genre *Curtuteria* sont *C. haematopodis* (Smogorjevskaya et Iskova 1966 cité par Allison 1979) et *C. grummti* (Odening 1963 cité par Allison 1979), avec respectivement 33 et 29 épines céphaliques. *Curtuteria haematopodis* est le seul à posséder 33 épines céphaliques, et infeste l'huître-pie de l'hémisphère Nord, *Haematopus ostralegus*. Il est donc possible que

l'espèce observée pour la première fois dans le Bassin d'Arcachon soit *C. haematopodis*. L'hôte définitif de ce parasite est d'ailleurs trouvé en abondance au Banc d'Arguin où *Curtuteria* est présent avec de fortes prévalences. Cependant le premier hôte intermédiaire, malgré un effort de recherche important, n'a pas été trouvé. Aucune espèce du genre *Cominella*, 1^{er} hôte de *Curtuteria haematopodis*, n'est connue dans le Bassin. Cela permet de douter de la validité de cette espèce, connaissant la spécificité du premier hôte. Il est possible que, comme *Himasthla quissetensis*, ce parasite utilise un autre gastéropode de la même famille pour servir de premier hôte intermédiaire. *Himasthla quissetensis* est effectivement observé dans *Ilyanassa obsoleta* aux Etats-Unis (Stunkard 1938), dans *Cyclope neritea* en Méditerranée (Prévot 1974) et dans *Nassarius reticulatus* dans les baies de la côte Atlantique (Ria de Aveiro, Portugal (Russell-Pinto 1993) ; Bassin d'Arcachon, France, cette étude). En revanche le second hôte intermédiaire dans le Bassin est la coque, *C. edule*. Il est vrai qu'il est également difficile d'identifier une espèce au stade larvaire uniquement à partir de critères morphologiques. Néanmoins, le nombre d'épines semble être un marqueur important notamment pour le genre *Curtuteria* où peu d'espèces ont été identifiées. Ce nombre est de plus fixe chez les différents stades du cycle de vie des Echinostomatidae (Prévot 1974).

Les trois autres *Himasthlinae* appartiennent tous au genre *Himasthla* Dietz 1909. En revanche, bien que les espèces observées (*Himasthla quissetensis*, *H. interrupta* et *H. elongata*) remplissent de nombreuses conditions parmi celles énumérées dans la revue de Kostadinova (sous presse), il persiste un désaccord. En effet, Kostadinova considère comme appartenant au genre *Himasthla*, les *Himasthlinae* ayant 29, 31 ou 34-40 (type) épines sur leur collier céphalique. Mais elle considère également que ce genre possède 2 groupes de 4-5 épines angulaires. Cependant, toute la littérature concernant des espèces de *Himasthla* (Dietz 1909, Stunkard 1938, Loos-Frank 1967, Werding 1969, Prévot 1974, Deblock 1979, 1980, Lauckner 1980, 1983, de Montaudouin et al. 1998, en prép., Jensen et al. 1999, Wegeberg et

al. 1999) mentionne 2 x 2 épines angulaires et non 2 x 4-5 épines. Nos observations sur les trois espèces d'*Himasthla* montrent également la présence de 31 épines céphaliques pour *H. quissetensis* et 29 épines pour *H. elongata* et *H. interrupta*, tout comme dans Kostadinova (sous presse). En revanche, seulement 2 lots de 2 épines angulaires sont observés. On considèrera alors que le genre *Himasthla* est caractérisé par 29, 31 ou 34-40 (type) épines céphaliques mais avec seulement 2 groupes de 2 épines angulaires.

Himasthla interrupta et *H. elongata* avaient déjà été observés dans le Bassin d'Arcachon (Deblock 1980, de Montaudouin et al. 2000), et sur les côtes européennes, notamment en Mer du Nord et en Baltique (Lauckner 1980, 1983). *Himasthla quissetensis*, bien qu'ayant déjà été recensé en Méditerranée (Prévot 1974) et sur les côtes portugaises (Russell-Pinto 1993), n'avait pas été identifié dans le Bassin d'Arcachon, ni *Curtuteria* sp. Peu de littérature concerne le genre *Curtuteria* (Reimer, 1963, Allison 1979). La littérature sur les espèces du genre *Himasthla* est plus fournie. *Himasthla quissetensis*, identifié depuis 1926 par Miller et Northup, a fait l'objet de nombreuses études lors de sa découverte sur les côtes américaines par Stunkard en 1938 : étude morphologique globale (Stunkard 1938) et ultrastructurale, notamment de son flagelle (Cardell et Philpott 1960) et du corps de sa cercaire (Cardell 1962). D'autres études, *in vitro*, ont aussi été menées sur l'enkystement expérimental de la cercaire et l'étude du kyste métacercarial (Laurie 1974) et des infestations expérimentales sur des poussins à partir de cercaires (Herman et Bacha 1978). Enfin des études plus ciblées ont été réalisées sur les interactions de ce parasite avec l'hôte infesté en terme de susceptibilité face à divers hôtes (Cheng et al. 1966), de changements de concentration en acides aminés libres dans la larve et l'hôte (Kasschau 1975), d'utilisation de glucose par les rédies (Hoskin et Cheng 1974) ou encore de composition en acides gras (Hoskin et al. 1974). Aussi son appartenance au genre *Himasthla*, dont l'espèce-type est *H. rhigedana* Dietz, 1909, n'est plus à établir.

Hormis le nombre d'épines céphaliques, la composition des épines angulaires en groupes de 2 ou 3 épines, la dimension des ventouses orales et ventrales, la taille et la forme du pharynx, de l'œsophage, des épines, etc. qui varient, d'autres critères de différenciations ultrastructuraux ont été observés lors de notre étude. Ces critères (détaillés § III) ont été répertoriés dans le **Tableau de synthèse IV.1** ainsi que les hôtes potentiels du cycle de ces *Himasthlinae*.

Les modalités de désenkystement de *Curtuteria* sp. ont été les mêmes que pour *H. quissetensis*. Les mêmes étapes d'activation, puis de digestion du kyste de la métacercarie, ont été observées, dans les mêmes conditions de température (41-42°C) que pour d'autres Echinostomatidae, pour un temps moyen équivalent de 20 à 30 minutes. De plus tout comme Laurie (1974) l'avait observé pour *H. quissetensis*, le kyste de *Curtuteria* est aussi composé de deux membranes de protection, avec un orifice de sortie pour le parasite lors de la digestion dans l'hôte final.

IV.2. Infestation des coques : au niveau temporel, spatial, tissulaire

Dans son cycle de vie, *Curtuteria* sp. est similaire aux autres Echinostomes puisqu'il s'enkyste dans un mollusque bivalve (ici la coque). Les bivalves représentent un maillon essentiel de la chaîne trophique de nombreux oiseaux se trouvant sur le Banc d'Arguin, notamment l'huître-pie, *Haematopus ostralegus*, mais aussi de Lariidae qui sont les hôtes de nombreux Digènes et notamment d'*Himasthlinae*. Excepté le premier hôte intermédiaire qui n'a pas été trouvé, les autres hôtes sont réunis pour expliquer la présence de *Curtuteria* sp. au Banc d'Arguin.

Les coques sont infestées dès leur première année de vie, au Banc d'Arguin, par *Curtuteria* sp., avec de fortes prévalences. Elles atteignent plus de 60 % à la fin de l'été de leur première année de vie. Chez les coques âgées de trois ans, la prévalence varie entre 60 et

Famille		Echinostomatidae Looss, 1899										
Sous-Famille		Himasthlinae Odhner, 1909										
Genre		<i>Curtuteria</i> Reimer, 1963		<i>Himasthla</i> Dietz, 1909								
Espèce		<i>Curtuteria</i> n.sp.		<i>H. quissetensis</i> (Miller & Northup, 1926)			<i>H. interrupta</i> (Loos-Frank, 1967)			<i>H. elongata</i> (Mehlis, 1831)		
		Moy. (µm)	Min.-max. (µm)	Moy. (µm)	Min.-max. (µm)	Nos données (µm)	Moy. (µm)	Min.-max. (µm)	Nos données (µm)	Moy. (µm)	Min.-max. (µm)	Nos données (µm)
Kyste	diamètre	152,5	120-180		147-190	160-220 (193,7)	164,2		80-140 (112,5)	247,5	209-270	220-250
Corps	Longueur	252,7	170-370									
	Largeur	110,7	80-150									
Pharynx	Longueur	22,1	17,8-25,5									
	Largeur	15,6	9,8-23,3									
Ventouse orale (Vo)	Longueur	45,5	40,0-52,0									
	Largeur	42,8	36,8-47,6									
Orifice de Vo	Longueur	19,4	12,4-23,3									
	Largeur	21,9	18,0-27,7									
Acetabulum (Ac)	Longueur	41,3	41,3-72,7									
	Largeur	41,7	39,5-71,5									
Orifice Ac	Longueur	14,6	2,3-28,3									
	Largeur	18,8	16,9-34,4									
Oesophage	Longueur	81,7	76,8-90,8									
	Largeur	4,1	3,2-5,9									
Pore excréteur	Longueur											
	Largeur	1,8	3,3-3,9									
Nombre d'épines céphaliques			33		31	31		29	29		29	29
Nombre d'épine du collier principal			27		27	27		25	25		25	25
Nombre d'épines angulaires			2x3		2x2	2x2		2x2	2x2		2x2	2x2
Epines du collier principal	Longueur	9,5	7,3-10,6									
	Largeur	2,5	2,4-2,9									
Epines angulaires	Longueur	7,6	7,3-9,0									
	Largeur	2,4	1,6-3,3									
Epines tégumentaires	Dorsales		Pointues		Pointues	Pointues		Digitées	Digitées		Absentes	Absentes
	Latérales		Pointues		Pointues	Pointues		Digitées	Digitées		Absentes	Absentes
	Ventrales		Pointues		Absentes	Absentes		Digitées	Digitées		Absentes	Absentes
Epines au niveau de l'Ac			Absentes		Pointues	Pointues		Absentes	Absentes		Absentes	Absentes

Tableau IV.1. Synthèse des données récoltées sur les Himasthlinae du Bassin d'Arcachon, avec les mesures des organes de la métacercarie du genre *Curtuteria*, complétée par des données de la littérature.

Famille	Echinostomatidae Looss, 1899			
Sous-Famille	Himasthlinae Odhner, 1909			
Genre	<i>Curtuteria</i> Reimer, 1963	<i>Himasthla</i> Dietz, 1909		
Espèce	<i>Curtuteria</i> n.sp.	<i>H. quissetensis</i> (Miller & Northup, 1926)	<i>H. interrupta</i> (Loos-Frank, 1967)	<i>H. elongata</i> (Mehlis, 1831)
Hôte définitif	?	<i>Larus marinus</i> , <i>L. argentatus</i>		<i>L. argentatus</i> , <i>L. marinus</i>
1^{er} hôte intermédiaire	?	<i>Nassarius reticulatus</i> , <i>Cyclope neritea</i> , <i>Ilyanassa obsoleta</i>	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Littorina littorea</i> , <i>Mytilus edulis</i> (expérimental)
2nd hôte intermédiaire	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>C. edule</i> , <i>C. glaucum</i> , <i>C. tuberculatum</i> , <i>Mya arenaria</i> , <i>Modiolus modiolus</i> , <i>M. edulis</i> , <i>Cumingia tellinoides</i> , <i>Pecten irradiens</i> , <i>Ensis erectus</i> , <i>Crepidula fornicata</i> , <i>Tapes decussates</i> , <i>T. aureus</i> , <i>Scrobicularia plana</i> , <i>Donax trunculus</i> , <i>D. semistriatus</i> , <i>Maetra corallina</i> , <i>Spisula subtruncata</i> , <i>Venus gallina</i> , <i>Dosinia lupinus</i> , <i>Loripes lacteus</i> , <i>Corbula mediterranea</i> , <i>Solen marginatus</i>	<i>M. edulis</i> , <i>C. edule</i> , <i>Macoma balthica</i>	<i>M. edulis</i> , <i>C. edule</i>
Localisation dans les tissus du 2nd hôte intermédiaire	'Tissus gris' du manteau + partie supérieure du pied	Pied Manteau	Bords du manteau	Pied
Localisation géographique	Arguin (France)	Woods Hole (USA), Méditerranée, Bassin d'Arcachon (France), Ria de Aveiro (Portugal)	Manche, Atlantique, Bassin d'Arcachon (France)	Mer du Nord, Bassin d'Arcachon (France), Côtes de la Suède
Références		Stunkard 1938, Prévot 1974, Russell-Pinto 1993, Desclaux et al. 2002	Reimer 1971, Deblock 1980, de Montaudouin et al. 2000	Loos-Frank 1967, Werding 1969, Lauckner 1983, de Montaudouin et al. 2000, Granovitch & Johannesson 2000

Tableau IV.1. (fin)

100% d'infestation. L'abondance d'infestation autour de la conche du Banc d'Arguin montre qu'il y a une forte variabilité entre les différentes stations pourtant situées relativement proche.

Les prévalences d'infestation à Arguin sont relativement élevées en comparaison des données sur une autre espèce de *Curtuteria*. En effet, *C. australis* en Nouvelle-Zélande n'infeste que 46,5% des *Austrovenus stutchburyi* âgés de 2 à 5 ans (soit l'équivalent de notre classe d'âge de 2 à 3 ans). Les prévalences de *C. australis* ne dépassent jamais 80% pour des individus de plus de 9 ans (longueur de coquille = 41 mm) (Allison 1979). Concernant les abondances d'infestation, une importante différence existe aussi puisque les 'coques' néo-zélandaises ont au maximum, pour les individus les plus âgés, 3,2 métacercaires par individu. Or au Banc d'Arguin, les abondances moyennes en *Curtuteria* sp. varient de moins de 10 kystes par coque à plus de 50 kystes par coque. Le suivi dans la Station 9 a montré que chez les individus adultes compris entre 20 et 30 mm (1 et 3 ans), l'abondance atteint son maximum à la fin de la période estivale avec plus de 250 kystes par coque en moyenne, soit 83 fois plus de larves parasites que dans *A. stutchburyi* avec *C. australis*.

La comparaison de l'infestation de *Curtuteria* sp. avec les autres *Himasthlinae* présents au Banc d'Arguin a permis d'observer qu'*H. interrupta* est l'espèce la moins abondante des trois *Himasthlinae* bien qu'elle soit toujours présente dans toutes les stations. *Himasthla quissetensis* est toujours présent à de très fortes prévalences, du même ordre que *Curtuteria* sp., laissant penser qu'il n'existe pas de compétition entre ces deux Digènes. En effet, ces deux espèces ont des sites privilégiés au sein de la coque totalement différents. *H. quissetensis* infeste préférentiellement le pied de la coque notamment autour de la glande byssogène. De Montaudouin et al (en prép.) ont montré par infestation expérimentale que ce Digène infeste les coques dès 4 mm mais avec plus de succès dès 6 mm. A cette longueur de coquille, 97% des cercaires sont retrouvées en tant que métacercaires dans le pied de l'hôte.

Curtuteria sp. infeste plutôt le 'tissu gris' dans la partie médiane du manteau, c'est-à-dire dans les tissus les plus fins qui collent à la paroi de la coquille. Cette disposition dans l'hôte diffère de *Curtuteria australis* qui infeste plutôt le pied de son second hôte intermédiaire. Mais *Curtuteria* sp. est également observé dans la partie supérieure du pied des coques, dans des proportions moins importantes. *Himasthla interrupta* se trouve sur les bords du manteau, dans la partie postérieure, à l'opposé des siphons. *Himasthla elongata* se situe dans le pied. *H. elongata* est rare dans le Bassin d'Arcachon, surtout à Arguin où le premier hôte (*L. littorea*) y est également rare. Aussi un recouvrement de niche entre les deux espèces *H. quissetensis* et *H. elongata*, s'il est possible, est finalement très rarement observé dans les coques. Ces résultats confortent les récents articles de Wegeberg et al. (1999) et de Montaudouin et al. (en prép.) qui considèrent la ségrégation de ces Himasthlinae en fonction des différents tissus mais aussi de la taille des coques exploitées. Enfin, concernant *H. elongata* et *H. quissetensis*, de Montaudouin et al. (en prép.) ont observé une ségrégation de ces deux espèces en Europe, en relation avec le gradient latitudinal et /ou l'hôte intermédiaire. Ainsi, *Himasthla elongata* est principalement dans la partie Nord, dans les eaux anglaises (Lebour 1911, James 1968, Huxham et al. 2001), les côtes allemandes (Lauckner 1971, 1984 a, b, 1987 a, b), le Limfjord au Danemark (de Montaudouin et al. 1998, Wegeberg et al. 1999). *Himasthla quissetensis* occupe plutôt la partie Sud de l'Europe, notamment le Sud de la France avec le Bassin d'Arcachon (Desclaux et al. 2002), les lagunes méditerranéennes (Prévot 1974) et le Portugal (Russell-Pinto 1993). Hormis cette répartition géographique, il se trouve aussi que la coque n'est pas le second hôte privilégié de tous ces Himasthlinae. En effet, Wegeberg et al. (1999) suggèrent pour *H. interrupta* plutôt le bivalve *Abra tenuis*. Concernant *H. quissetensis* et *H. elongata*, les données expérimentales de Wegeberg et al. (1999) associées aux résultats de Montaudouin et al. (en prép.) montrent une plus grande affinité de *H. quissetensis* pour la

coque que *H. elongata*. Mais *H. quissetensis* est également le parasite de *Mya arenaria* aux Etats-Unis.

Il reste encore un important travail à effectuer quant à la recherche du premier hôte de *Curtuteria*. En raison de la localisation de ce parasite dans la station océanique du Banc d'Arguin, il est peu probable que le gastéropode estuarien *Cominella*, premier hôte de *C. haematopodis* (Kostadinova sous presse) soit le premier hôte de notre espèce arcachonnaise. De plus ce gastéropode est inconnu en Europe. Aucune donnée sur les stades métacercaires de *Curtuteria haematopodis* n'a pu être trouvée dans la littérature et donc comparée à nos métacercaires. Deux possibilités s'offrent donc :

- 1) il s'agit bien de *Curtuteria haematopodis*, mais le premier et second hôtes ont changé en raison de l'absence de *Cominella* et de *Macoma* dans le site ; le parasite aurait alors évolué en fonction des espèces hôtes disponibles dans le site d'Arguin ;
- 2) il s'agit d'une nouvelle espèce du genre *Curtuteria*, munie de 33 épines céphaliques.

Chapitre 5

**MODALITES D'INFESTATION DE *Cerastoderma edule* PAR
*Himasthla quissetensis***

I. INTRODUCTION

Le succès de transmission des larves de parasite Digène nécessite une source d'infestation adéquate, un mécanisme de transmission efficace et un hôte susceptible (Haseeb et Fried 1997). La connaissance des modes de transmission de ces agents requiert de connaître l'écologie locale, l'interaction de l'hôte avec son habitat et l'histoire du parasite. Le cycle de vie des Trématodes est complexe et comprend deux hôtes intermédiaires. Aussi, la connaissance des hôtes amont et aval est essentielle pour bien comprendre les modes de transmission.

Dans de nombreux cycles de Trématodes, la transmission dépend pleinement des miracidia et des cercaires qui envahissent activement leurs hôtes (Haas et Haberl 1997). Ces deux stades larvaires ne se nourrissent pas et ne se reproduisent pas. Aussi, ils sont limités par les réserves énergétiques qu'ils ont accumulées (Evans et Gordon 1983, Pechenik et Fried 1995) et leur seule chance de transmettre leurs gènes est d'envahir l'hôte approprié durant leur courte vie, aquatique, libre (Haas et Haberl 1997). Des études ont décrit les modèles de comportement des miracidia et des cercaires, et leurs adaptations pour réussir l'invasion des hôtes aval (Combes et al. 1994, Haas 1994). Ces larves peuvent mettre en jeu divers processus de recherche et de reconnaissance de l'hôte dont : (1) le départ de l'habitat d'origine et leur dispersion ; (2) la localisation de et dans l'hôte ; (3) la localisation de l'hôte dans le temps (Combes 1991, Combes et al. 1994) ; (4) l'attachement à l'hôte ; (5) le contact et la reconnaissance de l'hôte, (6) l'invasion de l'hôte et (7) la migration dans l'hôte (Haas et Haberl 1997, Haas 2000).

Peu de connaissances existent sur le comportement des cercaires lorsqu'elles quittent les rédies ou les sporocystes, migrent à travers les tissus hôtes et sortent du premier hôte intermédiaire. En revanche, de nombreuses études ont été menées sur l'émergence des

cercaires de leur hôte mollusque en fonction des cycles journaliers (Théron 1975, 1984, Combes et al. 1994). Au cours du cycle biologique des Digènes, la libération des cercaires par le mollusque hôte se fait, dans la plupart des cas, à des périodes déterminées du nyctémère. Les cercaires de certaines espèces comme *Schistosoma mansoni* (Théron 1975, 1984) sont émises le jour, d'autres comme *Euparyphium albuferensis* (Toledo et al. 1999) et *Himasthla quissetensis* (Craig 1975) sont émises la nuit. Un tel phénomène nocturne a également été observé pour des cercaires de Strigeidae notamment *Apatemon gracilis* (Bell et al. 1999). Lo et Lee (1996), en revanche, n'observent pas de rythme circadien pour les cercaires des Heterophyidae *Centrocestus formosanus* et *Haplorchis pumilio*.

Les dynamiques des infestations de Digènes ne peuvent être comprises sans le rôle des facteurs abiotiques qui régulent les populations hôtes intermédiaires ou ceux qui influencent les stades de développement libres des Digènes (Haseeb et Fried 1997). Kendall et McCullough (1951) ont étudié divers facteurs physico-chimiques influençant l'émergence des cercaires tels que la température, la lumière, le pH, la qualité de l'eau et sa teneur en oxygène. Schmidt et Fried (1996) ont également étudié ces facteurs auxquels ont été rajoutés la nutrition, l'aération, le trouble mécanique ou encore Haas (2000) s'est intéressé à l'effet de la gravité.

Les dynamiques de transmission de ces stades parasites infestants libres sont influencées par une large variété de facteurs mais un des plus importants est indubitablement la température du milieu (Evans 1985). Cette variable climatique est un déterminant majeur du succès de transmission par la vertu de ses effets sur la survie et l'infestivité des stades parasites de transmission (Asch 1972, Evans 1985, Pechenik et Fried 1995). La température optimale pour la libération des cercaires coïncide généralement avec la température nécessaire pour l'activité optimale du gastéropode ; des conditions environnementales adverses inhibent

le développement des stades Digènes intramollusques et perturbent l'activité des gastéropodes (Haseeb et Fried 1997). Le nombre de cercaires libérées quotidiennement dépend de l'âge et du nombre des rédies (Graczyk et Fried 2001). Schmidt et Fried (1997) ont déterminé le nombre de cercaires d'*Echinostoma trivolvis* libérées par rédie expérimentalement. La durée de vie des cercaires dans la masse d'eau est déterminée par ses réserves en glycogène, la température de l'eau, les conditions physiologiques de la relation gastéropode-hôte et la concentration en oxygène dans l'eau (Graczyk et Fried 2001). De fortes températures entraînent une activité accrue de la cercaire et donc une perte plus rapide de ses réserves énergétiques, réduisant ainsi sa durée de survie (Evans et Gordon 1983, Evans 1985). Par ailleurs, l'infestivité des cercaires diminue avec l'âge et la température (Greve 1997).

Concernant l'émission et donc l'infestation des coques par *H. quissetensis*, seul Craig (1975) a réalisé une étude expérimentale avec diverses alternances de phases lumineuses et obscures, sur plusieurs jours, afin d'analyser le modèle d'émergence de ce Digène à partir de son 1^{er} hôte intermédiaire *Ilyanassa obsoleta*. Il a déterminé que les cercaires de *H. quissetensis* émergent dans les premières heures d'obscurité. Exceptée cette étude, aucun autre travail concernant l'émission de ce Digène n'est disponible. En revanche, quelques études ont été réalisées sur d'autres Himasthlineae. Greve (1997) a étudié les facteurs influençant la transmission et le succès d'infestation du Digène *Himasthla elongata* sur *C. edule*. Elle a montré que des températures supérieures à 20°C influencent la libération des cercaires, leur survie et l'efficacité de leur infestation (moins de 5h de vie) dans l'hôte, alors que toutes les températures inférieures à 15°C empêchent toute émission.

Les objectifs de cette étude étaient de déterminer les modalités d'émission des cercaires, puis d'infestation des coques par *H. quissetensis*, *in situ* et en laboratoire. Pour cela de multiples approches ont été menées afin de :

- vérifier si la présence de nasses parasitées (en sympatrie) est corrélée à l'infestation des coques,
- identifier la période d'infestation des coques, en relation avec la température de l'eau de mer,
- évaluer les chances d'infestation des coques en fonction de la charge parasitaire déjà en place,
- estimer le rôle du rythme nyctéméral dans l'émission des cercaires.

Par ailleurs, la variabilité de l'infestation des coques a été évaluée :

- à l'échelle spatiale : en comparant expérimentalement des infestations selon des transects parallèles et verticaux par rapport à la ligne de rivage,
- à l'échelle temporelle : en comparant expérimentalement des infestations sur le même site, pendant 5 ans.

II. METHODOLOGIE

II.1. Recherche du premier hôte infesté

Le facteur primordial pour l'infestation des coques est bien sûr la présence du parasite lui-même et en conséquence la présence de l'hôte-amont, la nasse *Nassarius reticulatus*, dans le cas de *Himasthla quissetensis*. Plusieurs campagnes d'échantillonnage ont été réalisées dans ce but à La Canelette et à Arguin d'octobre 2000 à juin 2001. Chaque mois, 200 individus ont été récoltés et triés pour émission et dissection au laboratoire, afin de déterminer les prévalences d'infestation de *H. quissetensis* dans les nasses.

II.2. Etudes *in situ* des processus de dissémination et d'infestation des coques par *H. quissetensis*

II.2. 1. Expériences de transplantation de 1998-2002 : température et hétérogénéité spatiale

a. Transplantations simples

Cinq expériences de transplantations ont été réalisées durant cinq années consécutives de 1998 à 2002. Chaque année, des coques ont été prélevées en février à Arguin où l'infestation de *Himasthla quissetensis* est faible (Desclaux et al. 2002). Les cohortes de coques les plus âgées et les plus abondantes ont été sélectionnées afin de maximiser les processus d'infestation dans le site de destination, les individus les plus gros et/ou les plus âgés étant plus infestés par filtration. Chaque année, 1500 coques du Banc d'Arguin ont ainsi été marquées au vernis à ongle (**Figure V.1**). Au début des transplantations, la taille des coques était similaire chaque année ($p > 0,05$) et de l'ordre de $25,5 \pm 0,3$ (ES) mm. Le jour suivant le marquage, les coques ont été transplantées à la Canelette dans des sables moyens

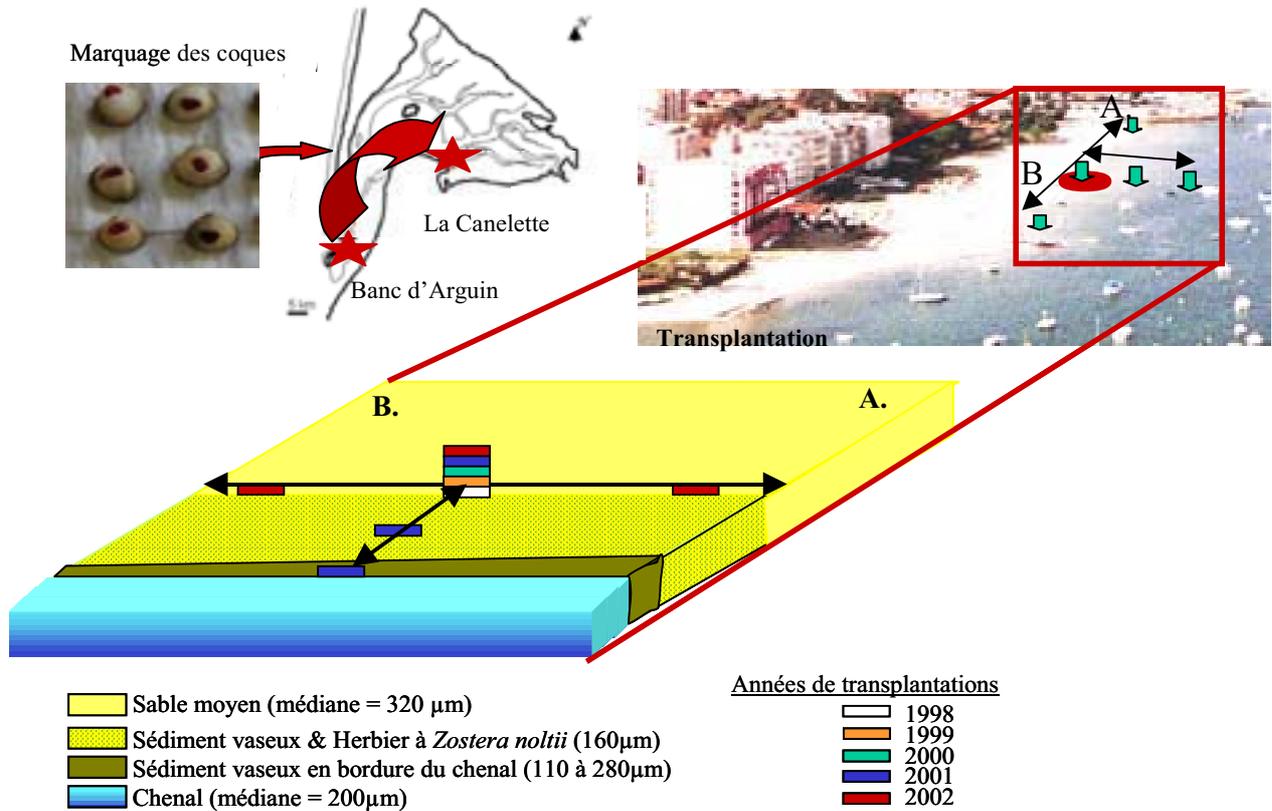


Figure V.1. : Expériences de transplantation pour l'étude des modalités spatiales et temporelles de dispersion des cercaires de Trématodes et d'infestation des coques, *Cerastoderma edule*, à La Canelette. 1500 coques peu parasitées d'Arguin ont été marquées et transplantées dans le site de La Canelette durant 5 années successives de 1998 à 1999. Selon les années, trois transplantations ont été menées dans le site d'étude.

(médiane = 225 μm), à + 2,7m au-dessus du zéro des cartes marines, sur une superficie de 6 m^2 , correspondant à une densité de coques de 250 ind. m^{-2} .

Une telle densité est observée au sein du Bassin d'Arcachon et notamment à Arguin (de Montaudouin 1996). Tous les mois, vingt coques marquées ont été collectées et ramenées au laboratoire pour y être disséquées. Lors des dissections, le nombre de métacercaires de *H. quissetensis* a été compté afin de déterminer l'abondance moyenne d'infestation.

La température de la masse d'eau a été mesurée à l'aide d'une sonde thermique de Prosensor (fréquence de prélèvement de la température = 15 min., précision = 0,4°C), implantée dans la masse d'eau à proximité immédiate de la zone d'étude. Les données ont été relevées régulièrement à l'aide d'une sonde optique à infra-rouge, puis transférées sur PC à l'aide du logiciel BoxCar Pro (version 3.51 pour Windows).

b. Transplantation cumulée

Le principe de cette transplantation est le même que ci-dessus. En 2000, deux transplantations ont été menées en parallèle. La première est décrite ci-dessus et est considérée comme une transplantation 'classique'. Le second type de transplantation consistait à implanter au même endroit 50 coques en février 2000. Ces coques étaient marquées ① et 20 d'entre elles ont été collectées en mars. Ce même mois de mars, 50 autres coques marquées ② en provenance immédiate d'Arguin ont été transplantées, et ainsi de suite jusqu'en janvier 2001. A chaque transplantation, une vingtaine de coques d'Arguin étaient disséquées afin de vérifier la charge parasitaire. Le but était de suivre l'évolution de l'infestation en *Himasthla quissetensis* et de déterminer si elle s'effectuait indépendamment de la charge parasitaire préalablement 'installée' dans la coque grâce à la comparaison avec la transplantation 'classique'.

c. Transplantation perpendiculaire à l'estran

La population de coque de La Canelette se situe dans des sables moyens, à +2,7 m, et séparée du chenal par un herbier à *Z. noltii* formant une bande d'environ 50 m de large. Afin de déterminer la variabilité d'infestation des coques en fonction de la bathymétrie, trois transplantations ont été menées simultanément, dans cette station, lors de l'année 2001 (**Figure V.1**) :

- 1) en contrebas d'un milieu vaseux en bordure de chenal
- 2) dans l'herbier de *Zostera noltii*,
- et 3) dans l'estran sableux habituel.

Au total, 4500 coques divisées en trois lots identiques de 1500 individus ont été marquées au vernis de différentes couleurs et placées dans chacun de ces trois milieux. Puis, tous les mois, une dizaine de coques ont été collectées et analysées.

d. Transplantation le long de l'estran

L'objectif de cette expérience était d'évaluer l'hétérogénéité d'infestation au sein d'une zone apparemment homogène (bathymétrie, granulométrie). En 2002, une triple transplantation a été menée à bathymétrie constante dans la partie sableuse. Chaque lot (x 3) de 1500 coques marquées a été placé respectivement au début de l'estran de la Canelette, puis dans la zone classique de transplantation depuis 1998 et enfin, en bout d'estran. La distance entre chaque lot était de 60 m entre le début de l'estran (**A. Figure V.1**) et la partie centrale de la zone classique de transplantation, et de 68 m entre cette zone et la fin de l'estran (**B. Figure V.1**). Tous les mois, une dizaine de coques ont été analysées, comme les années précédentes.

II.2. 2. Recherche de cercaires *in situ* dans la masse d'eau : fluctuations nyctémérales

A la fin de l'été 2001, des campagnes visant à identifier la présence de cercaires dans la masse d'eau ont été menées dans les deux stations d'étude, le Banc d'Arguin et La Canelette. Les prélèvements ont eu lieu à Arguin, dans la zone d'infestation maximale des coques, du 16 au 17/08/01. La basse mer était à 22h09 (le 16), avec un coefficient de 63. A la Canelette, les prélèvements ont eu lieu du 29 au 30/08/01. La basse mer était à 21h32, avec un coefficient de 45. L'expérience consistait à aspirer 40L d'eau de mer et cela par trois réplicats, toutes les deux heures en moyenne aussi bien de jour que de nuit. A La Canelette, le pompage de nuit a été interrompu entre 19h40 et 0h35 car l'estran était alors totalement émergé. L'eau pompée était collectée dans deux colonnes de plexiglass composées de 7 tamis avec respectivement pour vide de maille 2mm, 1mm, 500 μ m, 250 μ m, 125 μ m, 63 μ m et 30 μ m (**Figure V.2**). Les plus grands tamis servaient à retenir les zostères et les algues et les tamis intermédiaires le sable grossier. Les tamis les plus fins permettaient de retenir les cercaires recherchées. Lors de ces prélèvements, la luminosité et la température ont été mesurées. Puis, tous les prélèvements ont été conservés dans du formol à 4% pour être ensuite analysés au laboratoire.

II.3. Chronobiologie en laboratoire pour différentes températures et phases lumineuses

Les nasses parasitées par *H. quissetensis* ont été utilisées pour déterminer la température optimale d'émission des cercaires à partir de l'hôte. Pour cela, six nasses ont été utilisées pour chaque expérience sur des durées de 24 heures. Onze expériences ont été menées entre avril 2001 et septembre 2002. Cent quarante quatre coupelles de 57x57x27 mm

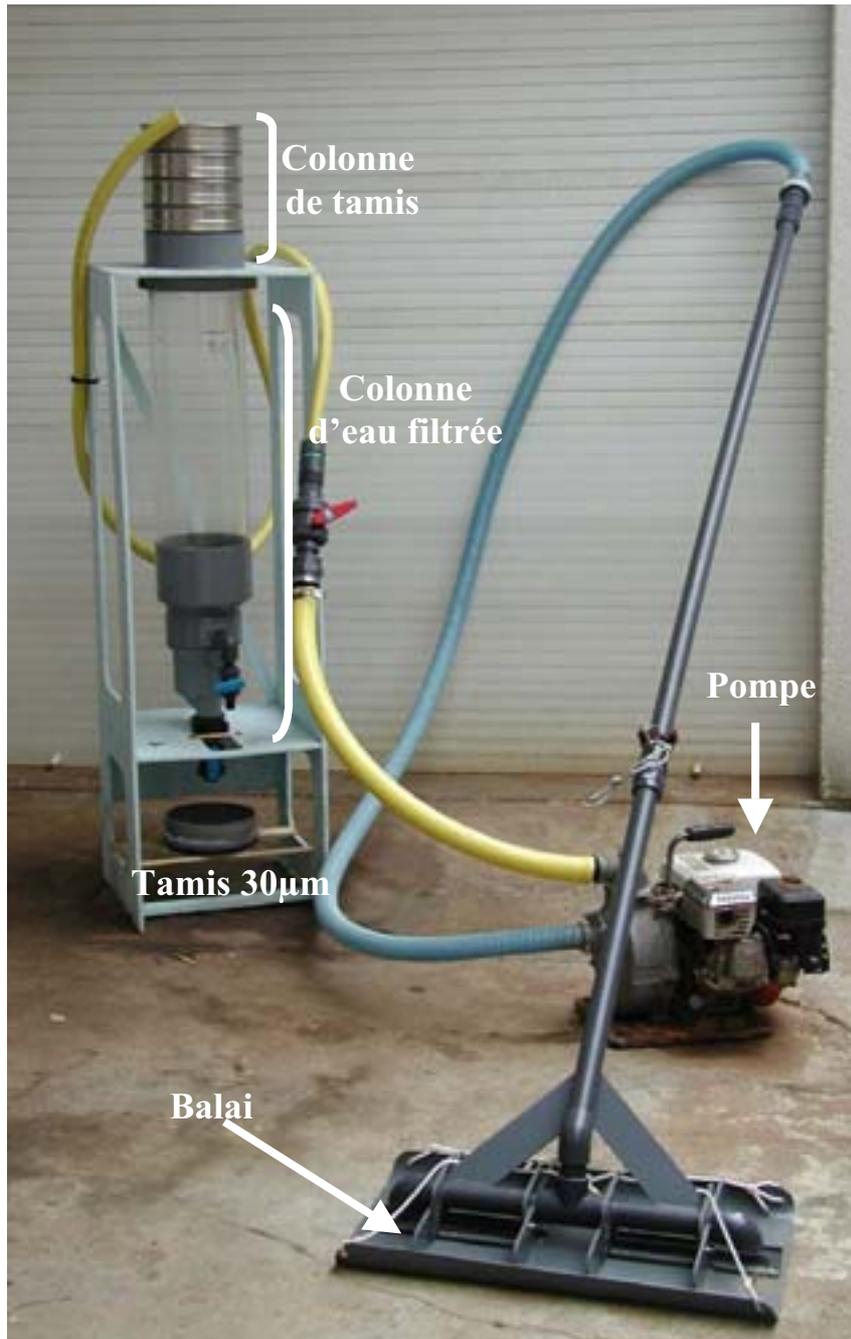


Figure V.2. : Système de prélèvement des cercaires de Digènes directement dans la masse d'eau. 'Balai' aplati muni d'une maille de 1 cm pour retenir zostères et algues, relié *via* un tuyau à une pompe permettant ensuite de récolter l'eau, cercaires et sédiments au dessus d'une colonne surmontée de 6 tamis de maille décroissante (2 mm à 63 µm). Lorsque 20L d'eau ont été récoltés, ce volume a ensuite été tamisé sur un tamis de maille 30 µm afin de récupérer les cercaires. Les organismes ont ensuite été conservés dans du formol à 4%.

ont été placées selon 6 rangées et 24 colonnes dans un bac où elles étaient maintenues à la température souhaitée grâce à un bain-marie (**Figure V.3**). Le système était éclairé par deux rampes de néons, de lumière blanche, connectées à un minuteur permettant d'instaurer un rythme de luminosité : 12h / 12h. Sept températures ont été testées dans une gamme de 15°C à 26°C. En attendant les expériences, les hôtes parasités ont été maintenus dans une salle climatisée à 15°C avec un cycle lumineux 12h / 12h.

Au début (T_0) des expériences, six nasses ont été placées individuellement dans les 6 premières coupelles. Au bout d'une heure, les nasses étaient déplacées dans la coupelle suivante manuellement et ainsi de suite sur 24h. Les coupelles libérées des nasses étaient ensuite observées sous la loupe binoculaire et les cercaires étaient comptées. Lorsque la densité de cercaires était trop importante, l'ensemble de la coupelle était formolé et les cercaires comptées ultérieurement.

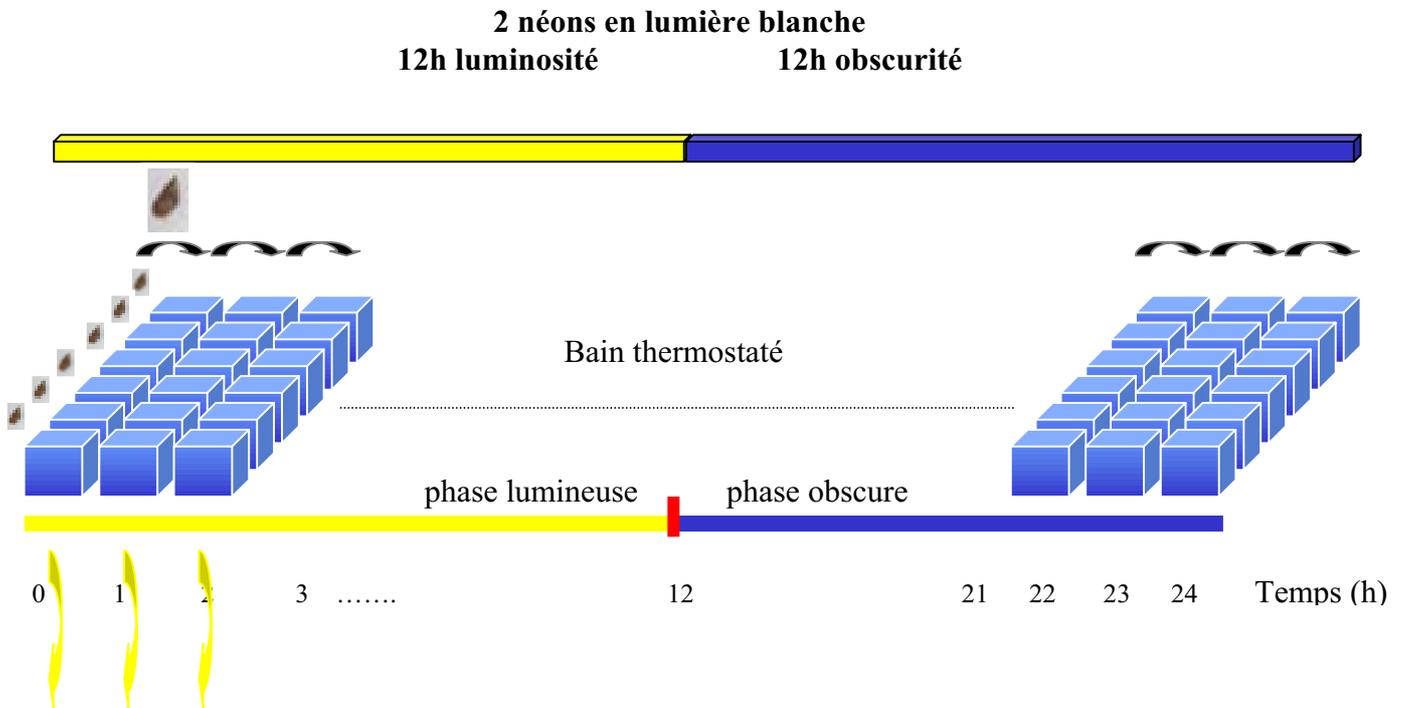


Figure V.3. Dispositif des expériences de chronobiologie en laboratoire. Six rangées de 24 coupelles ont été placées dans un bain marie thermo-régulé et soumises à des cycles lumineux de 12h luminosité : 12h obscurité ou inversement. Au début de l'expérience, une nasse est placée par coupelle, dans la première rangée. Au bout d'une heure, les nasses sont transférées dans la seconde rangée, et ainsi de suite.

III. RESULTATS

III.1. Premier hôte intermédiaire

Seules les nasses de la station du Banc d'Arguin sont parasitées en *H. quissetensis* tous les mois du suivi à l'exception du mois de janvier. Les prévalences varient de 0 à 8% avec un maximum en février 2001 (**Figure V.4**). En revanche à La Canelette, aucune nasse infestée n'a été recensée au cours de ce suivi.

III.2. Transplantations *in situ*

III.2.1. Transplantations classiques et températures de l'eau

Les expériences montrent l'absence d'infestation parasitaire durant la période froide, de novembre à mai compris. Chaque année (1998-2002), l'infestation débute pendant le début de la période estivale (mi-juin/juillet) et s'accroît progressivement jusqu'à atteindre un seuil d'infestation (**Figure V.5**). Ce seuil, ainsi que l'infestation nulle avant mai, confirme l'absence d'infestation des coques pendant la période froide. A la fin de la période estivale, l'abondance d'infestation par *H. quissetensis* varie inter-annuellement d'un facteur 3-4, avec au minimum 40 métacercaires en 1998 et au maximum 120 métacercaires en 1999. Une ANOVA et un test de Tukey ont permis de déterminer le mois de début d'infestation (**Tableau V.1**).

Tableau V.1. Mois de départ de l'infestation parasitaire des coques par *H. quissetensis* en fonction de l'année, à la Canelette.

	Années de transplantation				
	1998	1999	2000	2001	2002
ANOVA p<	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Tukey	juin	juin	juin	juin	juin

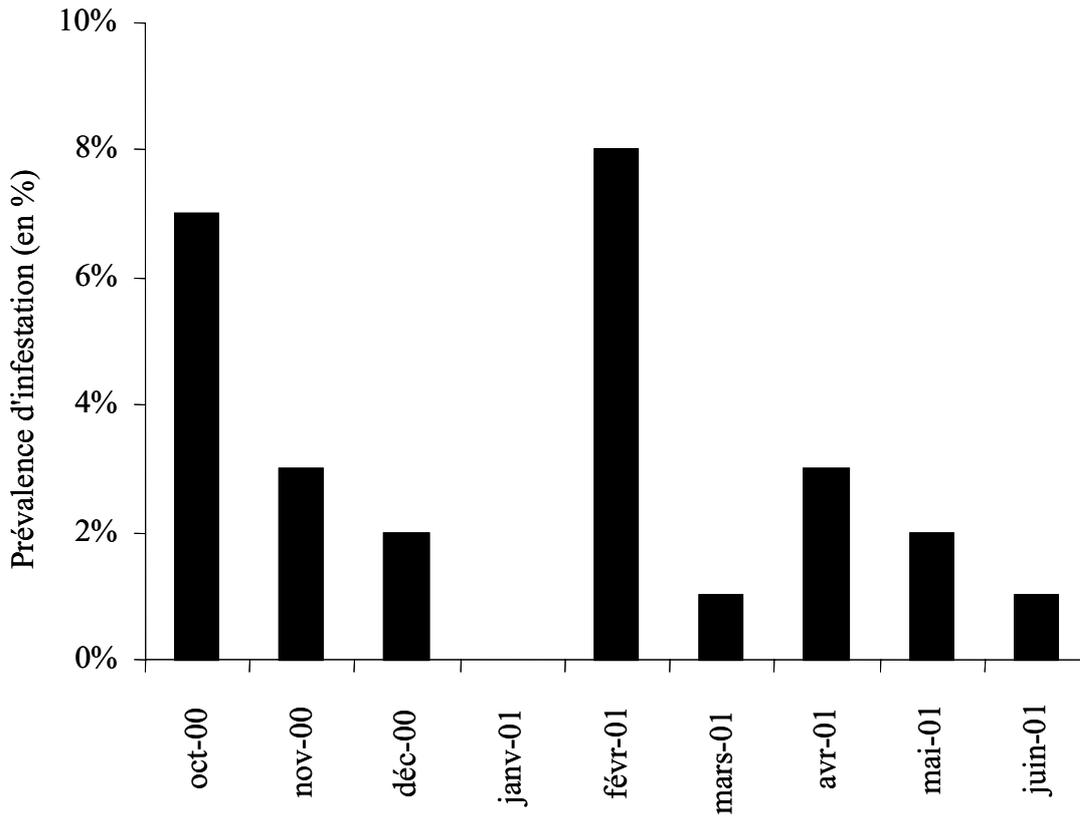


Figure V.4. Prévalences d'infestation par *H. quissetensis* des nasses du Banc d'Arguin d'octobre 2000 à juin 2001

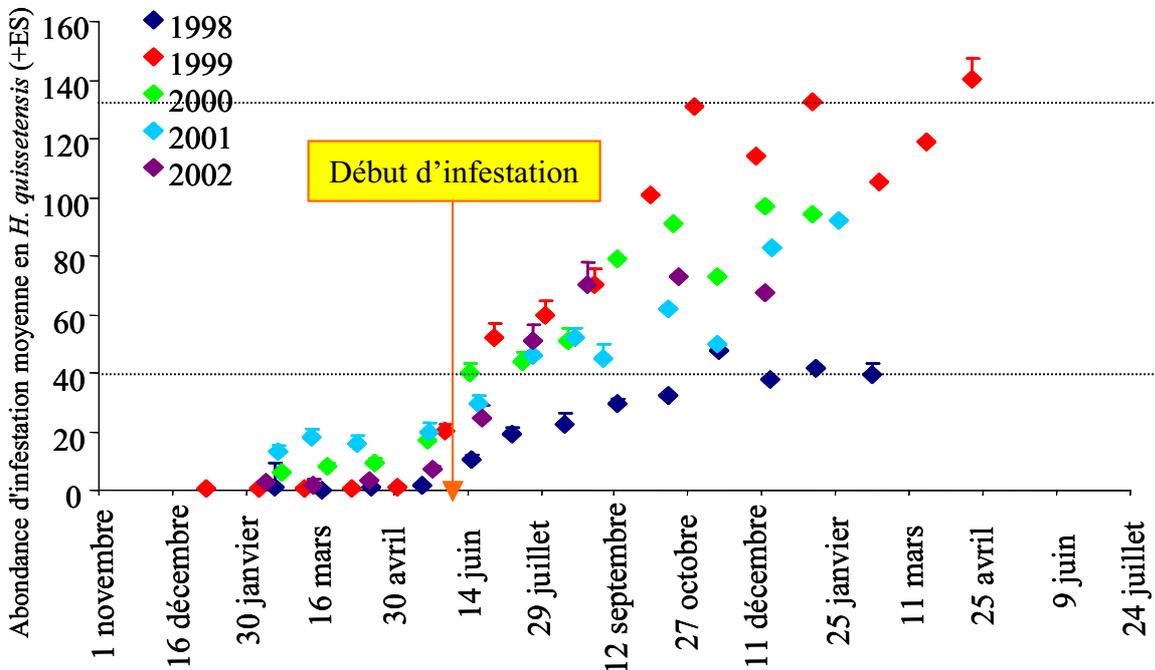


Figure V.5. Expériences de transplantation classique à La Canelette, illustrant l'infestation des coques par *H. quissetensis* *in situ* et cela pour 5 années successives sur le même site. Les lignes en pointillées correspondent aux abondances d'infestation moyennes en *H. quissetensis*, minimum et maximum obtenues lors de ces 5 années de transplantations.

Pour les cinq années de transplantation, le nombre cumulé de kystes a été calculé par rapport à la différence avec l'abondance moyenne standard du mois précédent. La température des masses d'eau de La Canelette a été superposée afin de déterminer *in situ* le seuil de température de l'eau de mer pour lequel l'infestation parasitaire devient significative au sein des coques engendrant le début de la période d'infestation, ainsi que la température de fin d'infestation (**Figure V.6**). Ces figures montrent que l'accumulation du nombre de kystes par mois n'est pas constante. En effet, certains mois, les coques cumulent plus de métacercaires que d'autres. Par ailleurs, l'infestation est plus importante pour des températures comprises entre 17 et 21°C. En dessous et au-dessus de ces températures, l'infestation est nettement plus faible, voire absente. L'infestation commence entre mai et juin toutes les années de transplantation. Ces débuts d'infestation correspondent à des températures moyennes comprises entre 17°C et 21°C.

En moyenne, l'infestation semble donc débiter pour des températures de la masse d'eau proches de 17°C-18°C et est réduite ou inhibée pour des températures excédant 22°C. Enfin, l'infestation cesse dès la fin octobre-début novembre lorsque les températures décroissent sous 17°C.

III.2.2. Transplantations 'cumulées'

Le second type de transplantation a permis de montrer que, même si les coques sont transplantées et collectées chaque mois, le taux d'accumulation des métacercaires est le même que celui de la transplantation classique (**Figure V.7**). En raison de l'homogénéité des variances non respectée, un test de Kolmogorov-Smirnov a été réalisé et a démontré qu'il n'y avait pas de différence significative entre ces deux types de transplantations ($p > 0,5$).

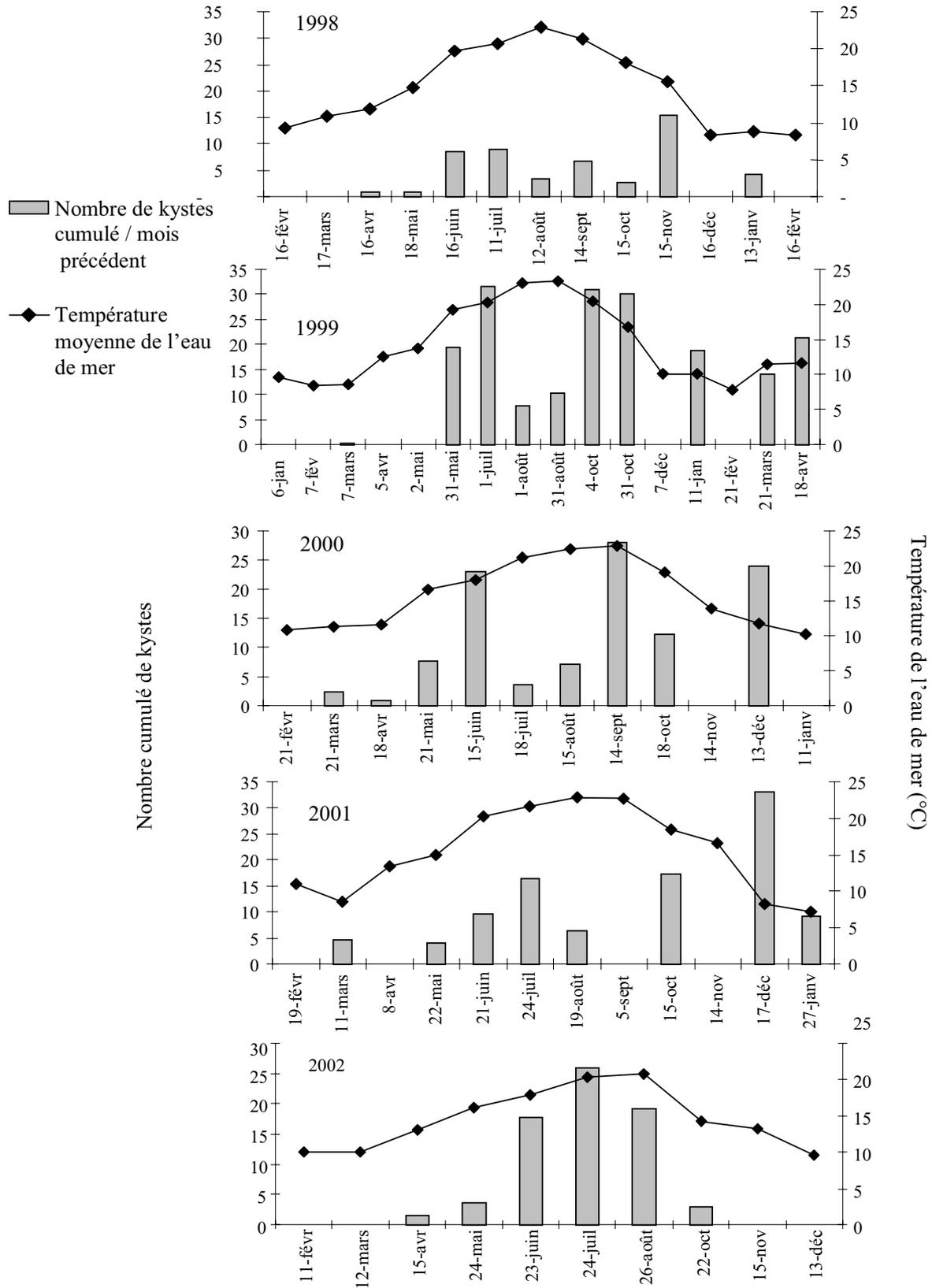


Figure V.6. Nombre de métacercaires de *H. quissetensis* cumulé de mois en mois corrélé avec les températures *in situ* de la masse d'eau.

III.2.3. Transplantations perpendiculaires au rivage

A l'issue de l'expérience de transplantation, la charge parasitaire en *H. quissetensis* a été comparée entre les trois sites et par rapport à la charge initiale (test de Kolmogorov-Smirnov). Il apparaît que l'infestation n'est significative que sur l'estran sableux ($p < 0,001$), alors qu'il n'y a pas d'infestation au niveau de l'herbier de zostères et du chenal ($p > 0,05$). Tout comme les transplantations précédentes, l'inflexion de l'abondance d'infestation des coques en *H. quissetensis* montre que l'infestation débute en juin (**Figure V.8**).

III.2.4. Transplantations le long de l'estran

Les mêmes observations sont réalisées dans cette transplantation 2002, où seule la zone 'classique' semble être sous le flux de larves du Digène (**Figure V.9**). Un test non paramétrique de Kolmogorov-Smirnov montre une différence significative de l'abondance d'infestation dans la zone de transplantation classique ($p < 0,01$). En revanche, les coques des deux autres zones (les deux extrémités de l'estran) sont faiblement infestées et ne présentent pas de différence significative d'infestation entre elles ($p > 0,05$).

III.3. Cercaires libres dans la masse d'eau

Les prélèvements en pleine eau ont été réalisés à Arguin et La Canelette au-dessus des populations de coques connues pour être infestées dans chacune de ces zones (Desclaux et al. 2002). Au Banc d'Arguin, des cercaires de *Himasthla quissetensis* et de Microphallidae ont été observées uniquement durant la période nocturne. Seulement 2 cercaires ont été observées, une seule fois, dans 40L d'eau prélevée (2 cercaires sur 3 réplicats de 40 L, soit 0,2 cercaire / 10L d'eau) aux environs d'une heure du matin (**Figure V.10 A et B**). A La Canelette, en

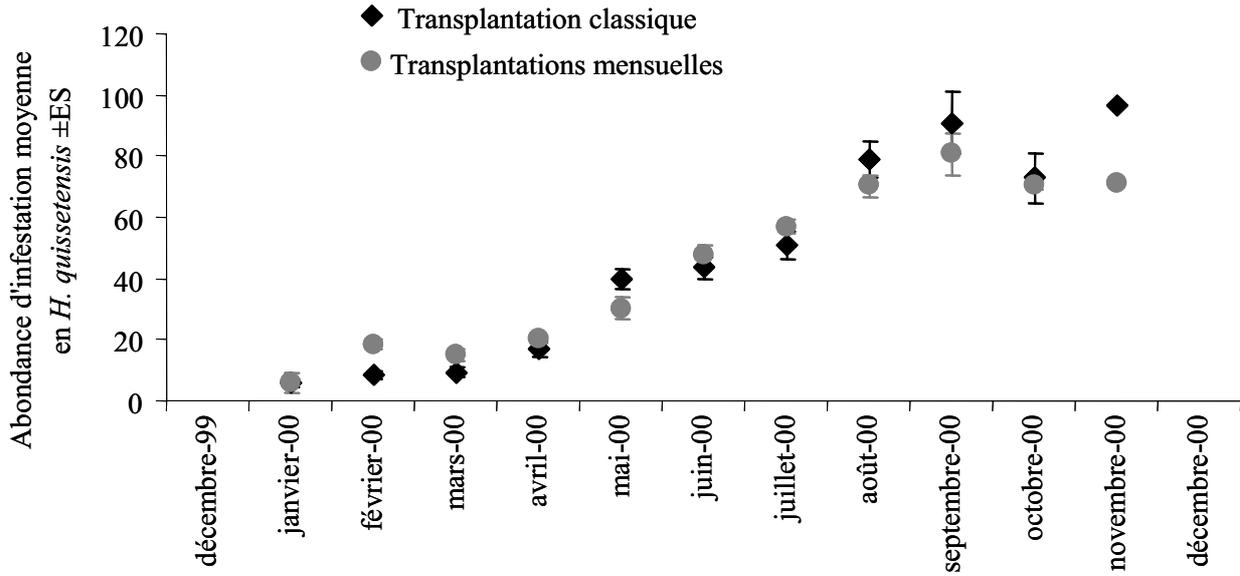


Figure V.7. Transplantation double constituée de la transplantation classique à La Canelette de l'année 2000, et d'une transplantation mensuelle de 50 coques afin de suivre la cinétique d'accumulation des métacercaires de *H. quissetensis*, selon que les coques sont dans le site depuis février ou depuis seulement un mois.

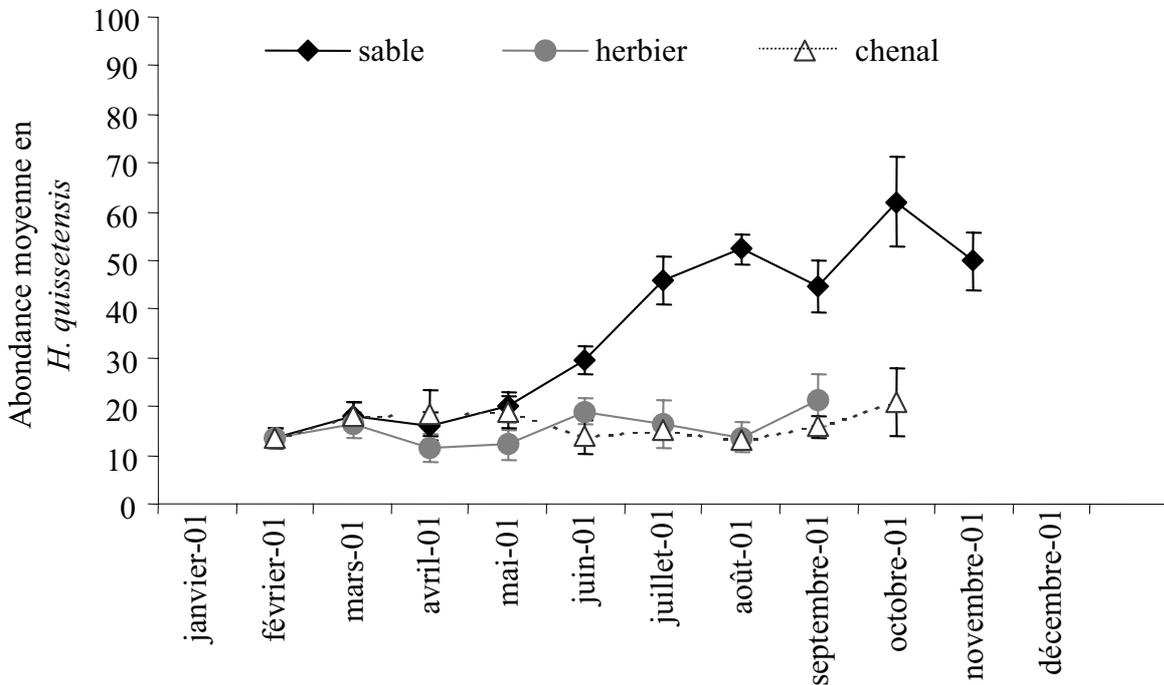


Figure V.8. Modalité d'infestation des coques par *H. quissetensis* via une triple transplantation en 2001, selon un gradient hypsométrique allant du chenal bordant La Canelette jusqu'à l'estran et passant par l'herbier central de *Zostera noltii*.

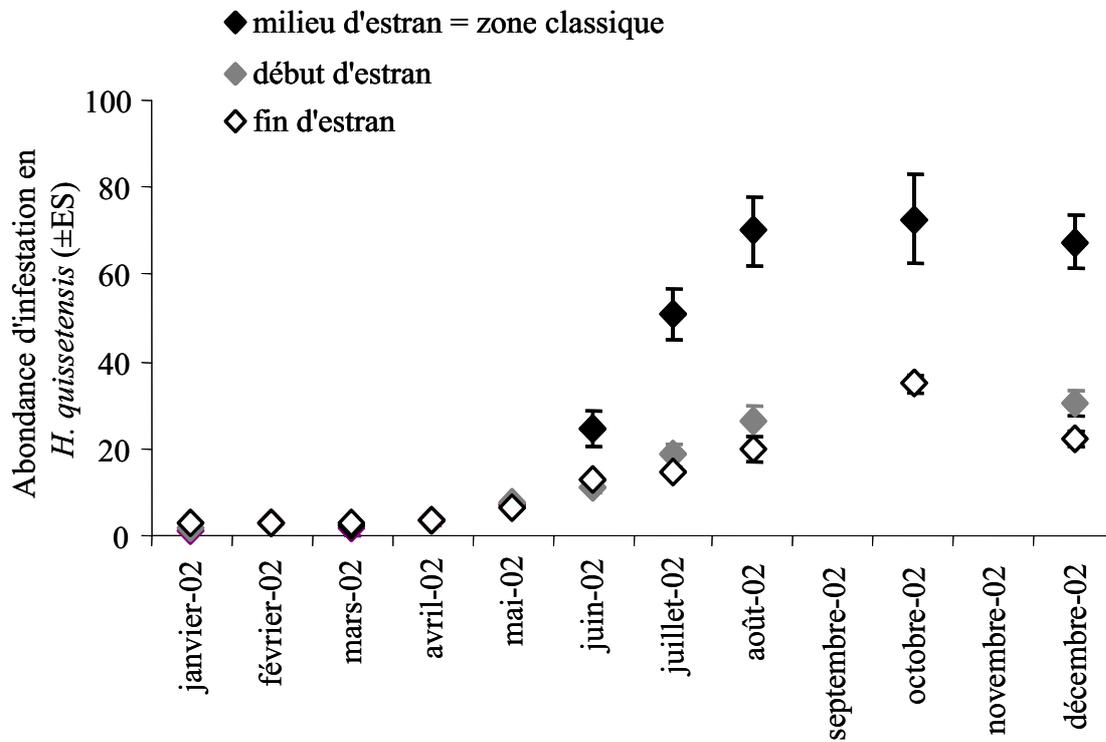


Figure V.9. Modalité d'infestation des coques par *H. quissetensis* via une triple transplantation en 2002, selon un gradient allant du début de l'estran de La Canelette jusqu'à la fin de l'estran, uniquement dans la partie sableuse du site d'étude.

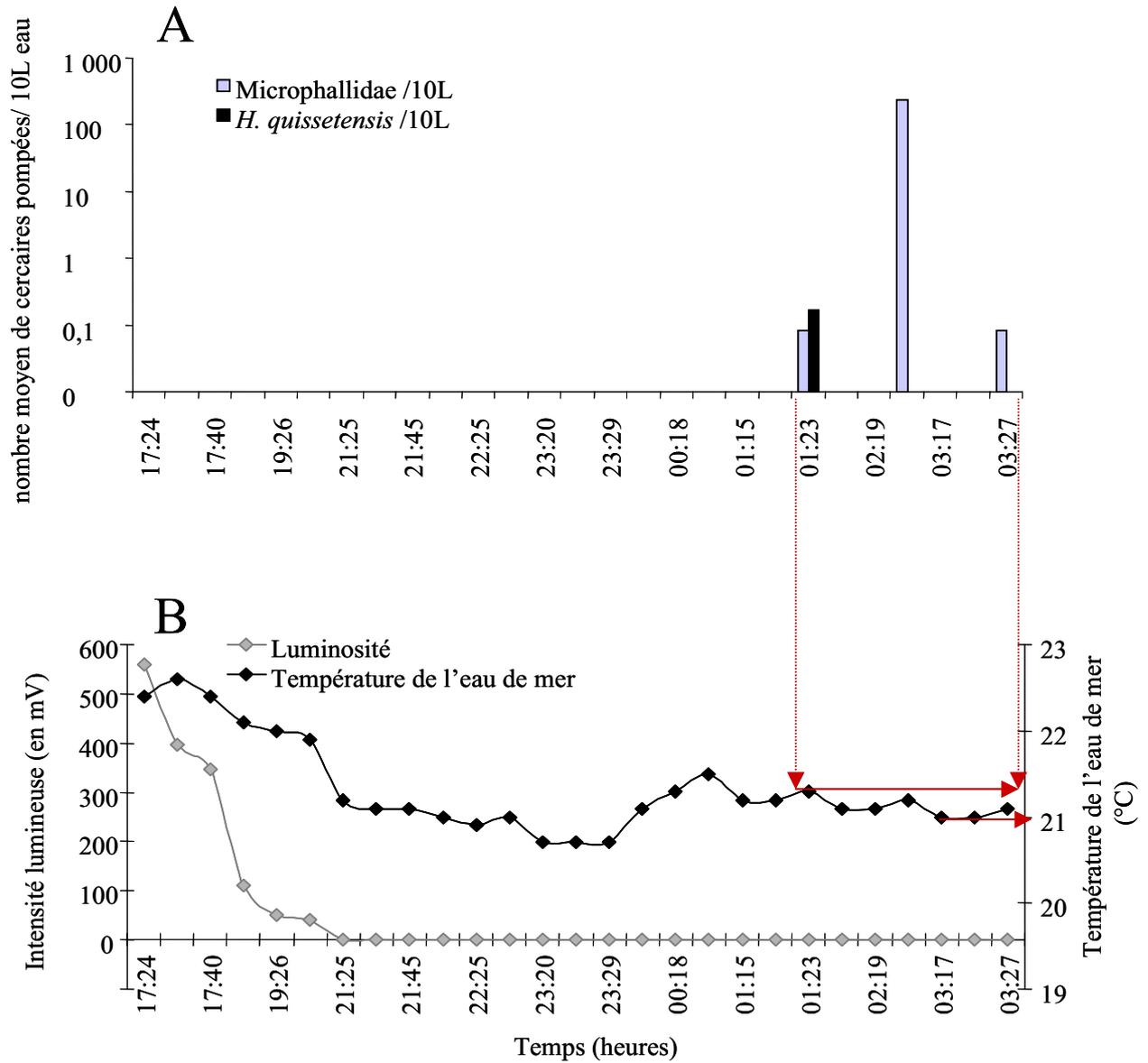


Figure V. 10. Banc d'Arguin. **A.** Nombre moyen de cercaires de *H. quissetensis* observées dans 10 L d'eau de mer par aspiration via une pompe. **B.** Température et luminosité mesurées *in situ*.

revanche, beaucoup plus de cercaires (67 de 1h30 à 3h30 de la nuit) ont été observées sur une période de 2 heures (**Figure V.11 A et B**). La densité des cercaires libres variait de 0,5 à 4 cercaires / 10L d'eau. Des Microphallidae ont été pompés une seule fois mais à une très forte densité (28 cercaires / 10L d'eau), là aussi en période nocturne. Les températures de l'eau à Arguin étaient autour de 21°C alors qu'à La Canelette, la température était plus élevée avec un peu moins de 25°C.

III.4. Chronobiologies expérimentales

Les expériences en laboratoire ont été menées à 7 températures différentes entre 15°C et 26°C, selon un cycle 12h jour : 12h nuit. Pour 4 températures, le cycle a été inversé (12hN : 12h J). La **Figure V. 12** montre les émissions des nasses parasitées au cours de ces 24 heures. A 15°C, les nasses émettent très peu de cercaires. L'émission des cercaires débute réellement à 17°C et reste importante jusqu'à 23°C, plus particulièrement lors des premières heures de la phase obscure, avec souvent plus de 300 cercaires/nasse/heure en moyenne.

Lorsque la phase lumineuse est en premier, un léger pic d'émission apparaît également. Néanmoins, il est possible que cela soit dû à un artefact lié au choc thermique lors du passage de la chambre de stabulation (15°C) à la température choisie de l'étude.

Quelle que soit la température choisie, le nombre moyen de cercaires d'*H. quissetensis* émises en phase obscure est toujours supérieur (ANOVA, $p < 0,01$) au nombre de cercaires émises en phase lumineuse (**Figure V.13. A**). Le nombre maximal moyen de cercaires émises a été observé à 20°C, avec 2263 cercaires en 12h en phase nocturne. Néanmoins, une nasse a émis, à 23°C, plus de 6801 cercaires en 24h dont 5173 en 12h de phase obscure.

Enfin la **Figure V.14** montre que la température optimale d'émission expérimentale d'*H. quissetensis* est autour de 20°C. L'émission des cercaires peut être initiée dès 17°C.

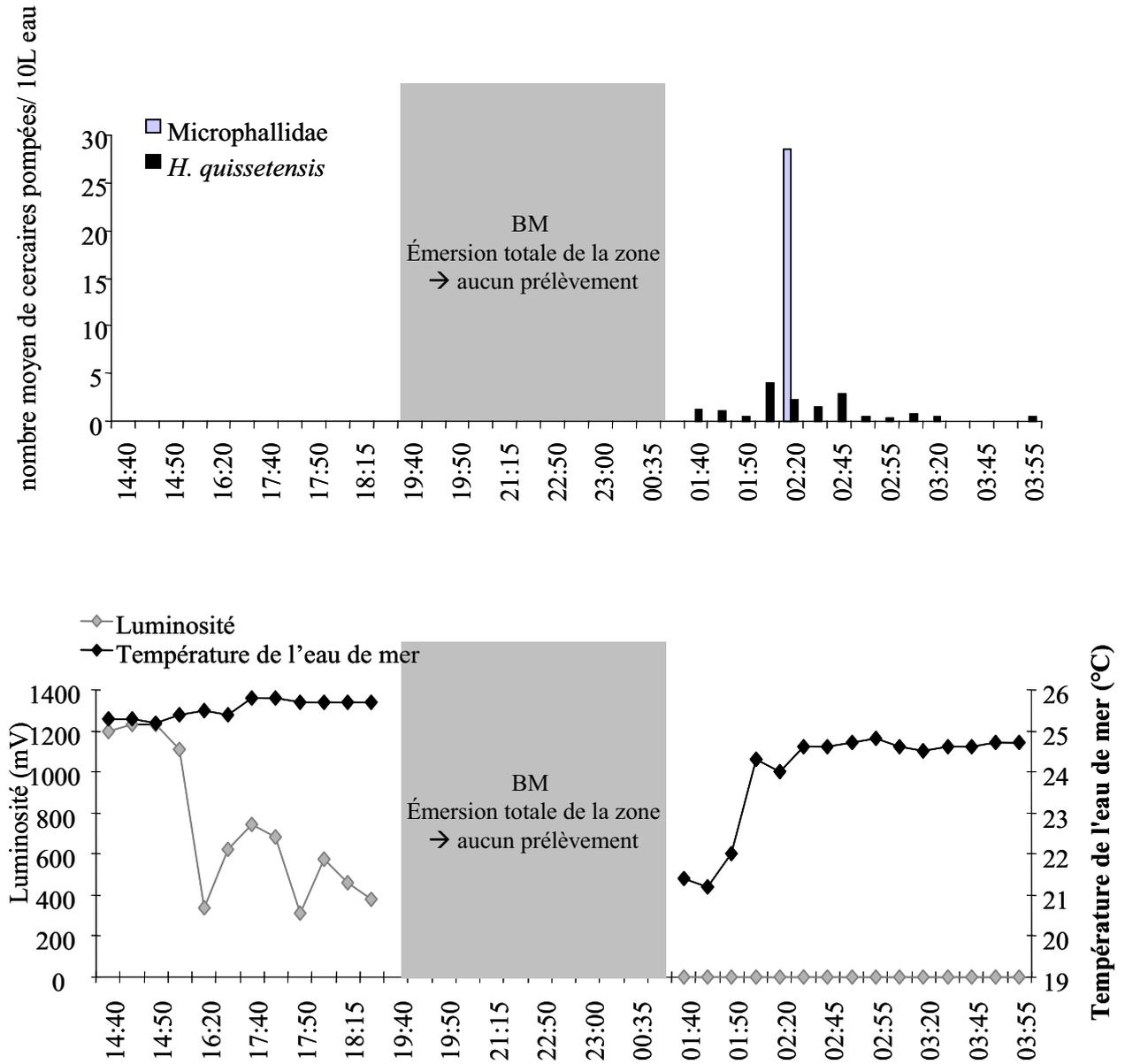


Figure V. 11. La Canelette. **A.** Nombre moyen de cercaires de *H. quissetensis* observées dans 10 L d'eau de mer par aspiration via une pompe. **B.** Température et luminosité mesurées *in situ*. Les encadrés grisés correspondent à la période où l'estran était totalement émergé à marée basse.

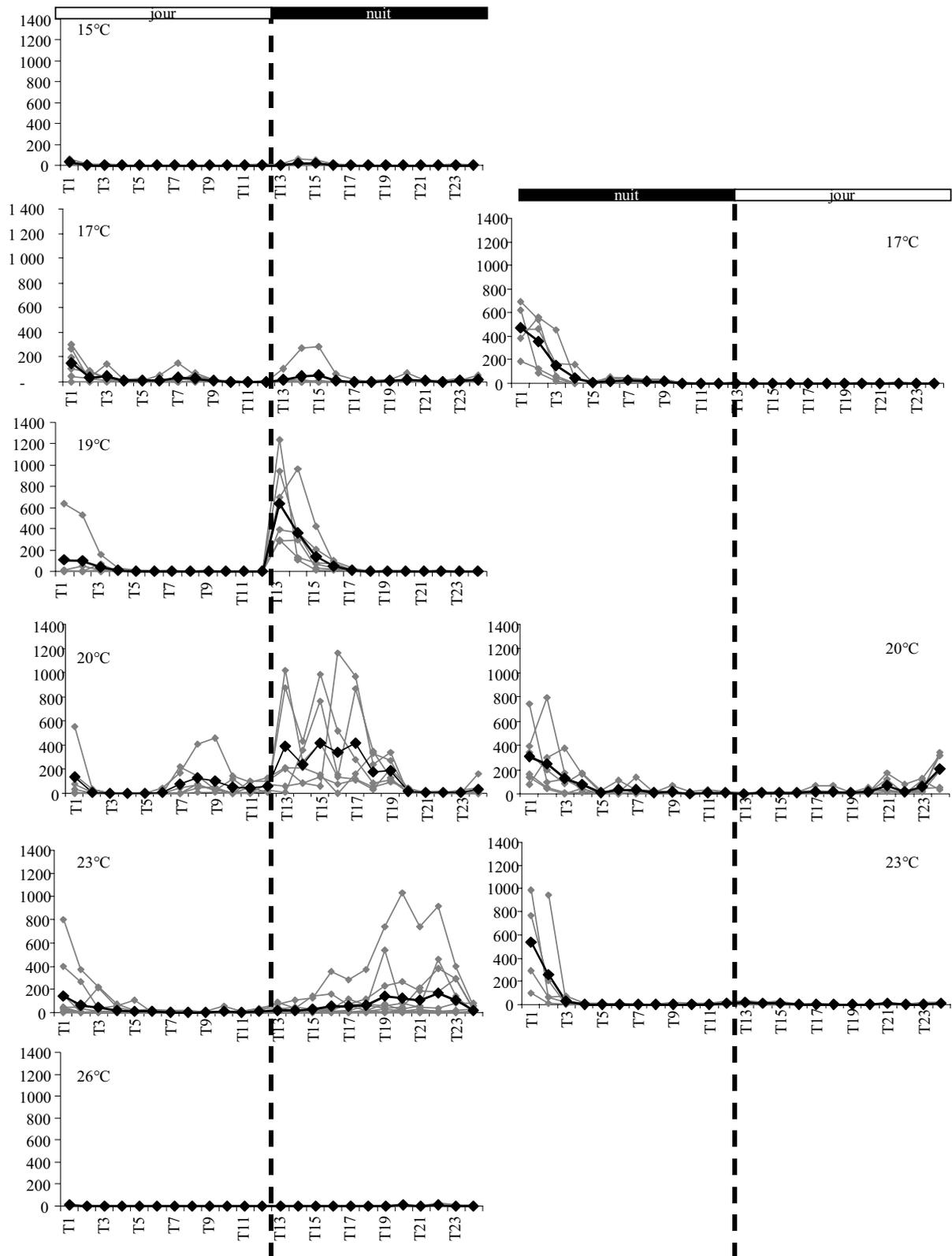


Figure V. 12. Emission de cercaires de *H. quissetensis* à partir de nasses infestées, selon un cycle 12h J : 12h N et inversement 12h N : 12h J, pour différentes températures de l'eau variant de 15° à 26°C. En noir et gras = nombre moyen de cercaires émises / nasse / heure.

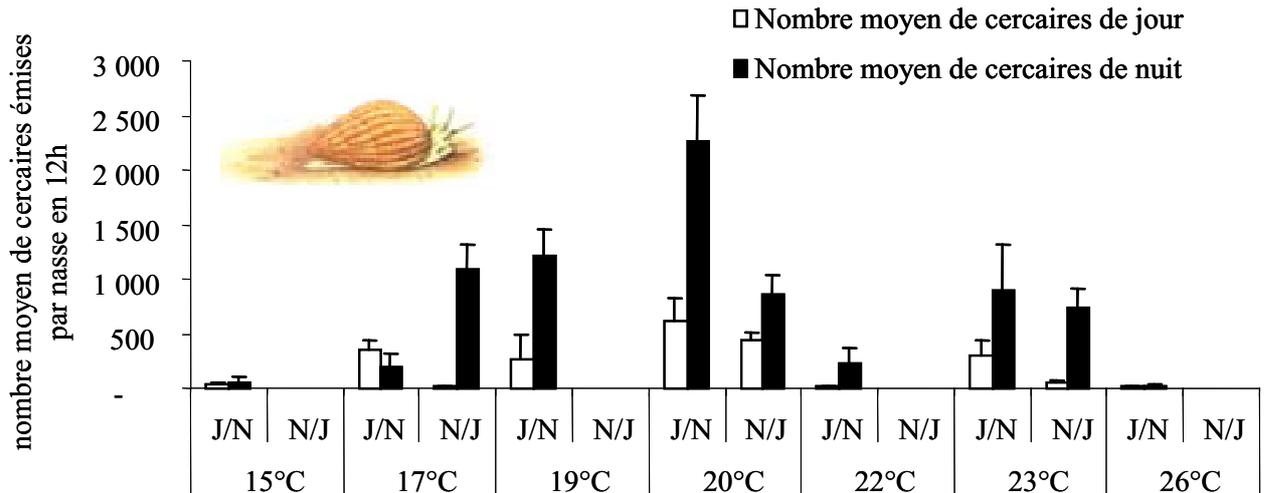


Figure V. 13. Nombre moyen de cercaires de *H. quissetensis* émises par nasse sur 12h selon la phase obscure ou la phase lumineuse et pour 7 températures expérimentales. * L'absence d'histogramme pour certaines températures en période 12h N : 12h J, correspond à l'absence d'expérimentation.

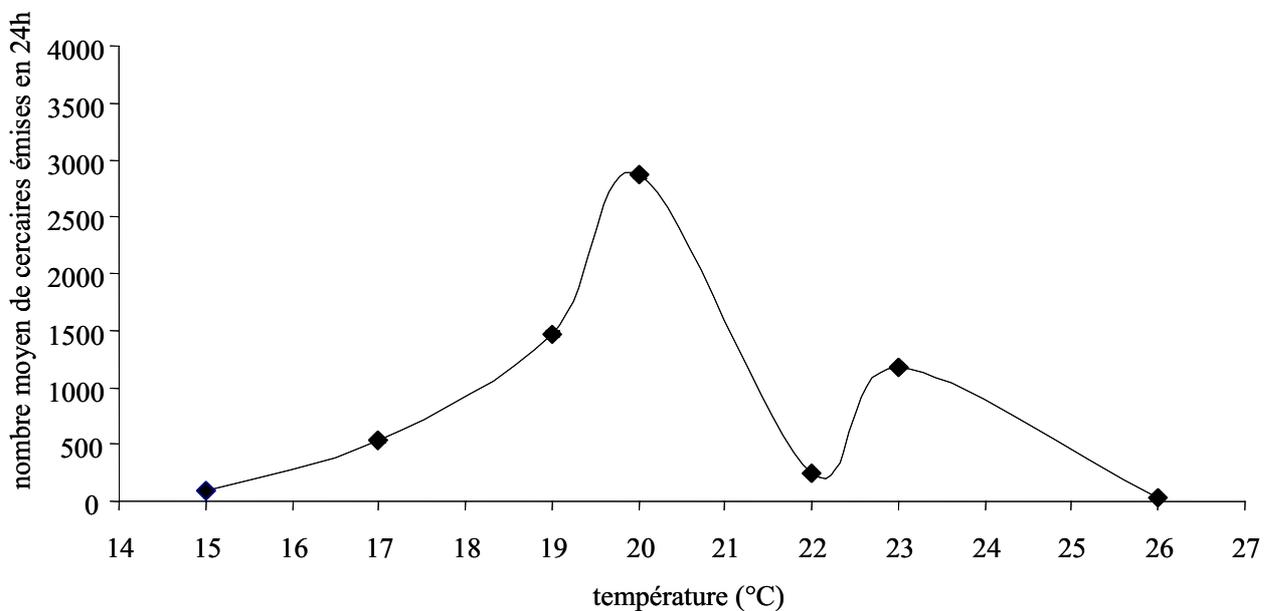


Figure V. 14. Nombre moyen de cercaires de *H. quissetensis* émises par nasse sur 24h pour 7 températures expérimentales comprises dans une gamme de 15 à 23°C et pour des conditions lumineuses 12h J : 12h N.

IV. DISCUSSION

IV.1. Saisonnalité - Dispersion

Dans le Bassin d'Arcachon, l'infestation des coques par *H. quissetensis* débute en juin, s'accroît durant la période chaude et atteint un seuil d'infestation maximum en octobre. Pour chacune des 5 années de transplantation, ce Digène infeste donc les coques de juin à octobre (**Figures V.5 à V.9**). Cette période d'infestation 'estivale' recoupe la période d'infestation observée par Prévot (1974) en Méditerranée (juillet à octobre). La seule réelle différence entre ces deux sites est le premier hôte intermédiaire qui est, en Méditerranée, la cyclonasse *Cyclope neritea*, et non la nasse *Nassarius reticulatus*.

Cette tendance générale à une infestation estivale a été également observée pour d'autres Digènes et d'autres espèces hôtes comme le couple Microphallidae - *Corophium* (Meißner 2001). Une infestation faible au printemps et une infestation plus forte en fin d'été-automne ont également été constatées par cet auteur.

La période hivernale est indemne de toute infestation pour les coques. Aussi, l'hypothèse de Lauckner (1987 b) concernant une infestation hivernale masquée par une mortalité paraît totalement exclue. En effet, nos transplantations ont montré clairement l'absence d'infestation en période froide.

Enfin, le seuil d'infestation maximum en fin de période chaude est variable d'une année sur l'autre, avec 120 métacercaires par coque en moyenne en 1999 contre seulement 40 en 1998. La raison demeure inconnue et ne paraît pas liée aux températures dont les fluctuations ont été similaires chaque année.

Une des causes logiques de l'infestation des coques serait la présence de premiers hôtes infestés dans la même zone d'échantillonnage. Ce n'est cependant pas le cas

puisqu'aucune nasse infestée n'a été trouvée sur le site de La Canelette. Il est possible qu'une autre station à proximité, non étudiée, abrite une autre population de nasses parasitées.

Les cercaires se déplaceraient dans la masse d'eau et seraient transportées *via* les courants. De Montaudouin et al. (1998) ont expérimenté, dans un canal hydrodynamique, la dispersion des cercaires de *H. elongata* et leur capacité d'infester des juvéniles de coques dans ces conditions. Leurs expériences en eau calme et en courant suggèrent que les cercaires de *H. elongata* nagent activement dans la colonne d'eau, grâce à la force de propulsion exercée par la queue. Lorsque la queue cesse de battre, la cercaire coule doucement pour une courte période (Stunkard 1938, Loos-Frank 1967, Werding 1969, Chapman et Wilson 1973). De plus, il semblerait que les cercaires des *Himasthla* spp. n'aient pas de comportement de chemotactisme (de Montaudouin et al. 1998), contrairement à d'autres Echinostomatidae (McCarthy 1990).

Il n'y a pas d'indication concernant une attraction des cercaires par des sécrétions des bivalves. Sur de telles distances, cela semble improbable. En fait, la localisation des coques par les cercaires se ferait lors de rencontre au hasard. Lorsque la cercaire entre en contact avec l'hôte, l'infestation s'opère de deux façons selon Stunkard (1938) et de Montaudouin et al. (1998) : (1) pénétration directe dans les tissus ou (2) ingestion via le courant d'eau de filtration du bivalve. Cette seconde méthode semble être la plus probable et est la plus évoquée dans la littérature récente (de Montaudouin et al. 1998, Wegeberg 1998).

L'infestation des coques sur l'ensemble du site ne s'effectue pas de façon homogène. Seule la partie centrale de l'estran sableux est fortement infestée (**Figure V.9**) tandis qu'aucune des quatre autres zones de transplantation ne l'est. A ce jour, aucune explication ne peut être avancée, mais une étude courantologique plus fine semble nécessaire.

IV.2. Facteurs abiotiques : température et luminosité

Outre le contexte courantologique qui a pu permettre la transmission des cercaires d'une station inconnue vers La Canelette, deux facteurs, la température et la lumière, jouent un rôle déterminant dans l'émission des Digènes.

Peu de données sont disponibles sur les conditions d'émission et d'infestation de *H. quissetensis* entre le 1^{er} et le 2nd hôte intermédiaire, excepté l'étude expérimentale de Craig (1975). Les données de températures *in situ* de notre étude montrent clairement qu'en-dessous de 17°C, aucune infestation n'a lieu. De plus, pour des températures supérieures à 22-23°C, l'infestation en *H. quissetensis* est inhibée ou fortement réduite (**Figure V. 6**). Néanmoins Prévot (1974) considère que les cercaires de ce Digène peuvent être émises à 23°C. Dans de telles conditions, leur mobilité n'excède jamais 24h. Au cours de nos suivis de transplantation, deux périodes où le cumul des métacercaires est le plus important sont apparues, l'une aux environs de juin-juillet et l'autre vers le mois d'octobre. Ces périodes optimales correspondent à des températures de la masse d'eau de 19-20°C. Les expériences de chronobiologie en laboratoire montrent également qu'à 15°C l'émission des cercaires dans le milieu (et donc l'infestation potentielle du second hôte) est réduite. Il en va de même pour des températures excédant 22-23°C (**Figures V. 12, V.13, V.14**). Un tel phénomène avait déjà été observé par Kendall et McCullough (1951) sur le modèle *Fasciola hepatica-Lymnaea truncatula*, où des températures trop excessives réduisent l'émission à partir du premier hôte. Selon Haseeb et Fried (1997), la température optimale pour la libération des cercaires coïncide avec la température nécessaire pour l'activité optimale du gastéropode. Des conditions environnementales adverses inhibent le développement des stades Digènes intramollusques et l'activité des gastéropodes (Haseeb et Fried 1997). Or l'activité de la nasse, *Nassarius reticulatus*, a été étudiée par Eriksson et Tallmark (1974) sur la côte Ouest

de la Suède. Ils ont montré que le rythme d'activité de ce gastéropode, régulé par des facteurs exogènes, était optimal pour des températures de 20°C. Ce facteur environnemental coïncide parfaitement avec les paramètres de température optimum de libération des cercaires de *H. quissetensis*.

Au cours de cette étude, il a également été confirmé expérimentalement que les cercaires d'*H. quissetensis* étaient émises dès les premières heures de la phase obscure (**Figure V.12 et V.13**), confirmant les observations expérimentales de Craig (1975), limitées à une température de 25°C. De plus, pour la première fois, des cercaires de *H. quissetensis* ont été collectées dans la masse d'eau, juste au-dessus de la zone des coques transplantées sur l'estran sableux, et ce malgré de faibles densités puisque le maximum récolté est de 26 cercaires /100L à La Canelette et de 2 cercaires / 100L à Arguin. Toutes les cercaires ont été observées durant la phase nocturne des prélèvements. Jusqu'à présent, aucune étude n'avait concernée le prélèvement de cercaires de Digènes directement dans la masse d'eau. Le phénomène d'émission cercariale en phase obscure ou nocturne a également été observé pour d'autres Digènes (Toledo et al. 1999). Eriksson et Tallmark (1974) confirment encore une fois que le rythme d'activité de la nasse est aussi régulé par ce facteur exogène : la luminosité, il est optimal en phase nocturne pour la nasse. Ainsi il y a encore corrélation entre les conditions de luminosité optimales nécessaires à l'émission des cercaires et l'activité optimale du premier hôte intermédiaire.

V. CONCLUSION

Le Digène *H. quissetensis* peut, tout comme *H. elongata*, être amené à quitter l'environnement immédiat de son premier hôte pour trouver un second hôte intermédiaire éloigné. Cela a été observé indirectement à La Canelette, station manifestement sans nasses parasitées et pourtant avec des coques fortement parasitées pouvant abriter jusqu'à 120 kystes par individus.

Cette transmission des cercaires se fait à la fois de façon active, la nage de la cercaire, mais aussi de façon passive, transportée par les courants, probablement non loin du fond (de Montaudouin et al. 1998). En effet, selon Bartoli et Combes (1986), les cercaires qui sont émises par des mollusques benthiques ont un mode de dispersion corrélé avec l'habitat des divers seconds hôtes intermédiaires qu'ils sont supposés pénétrer. Ces auteurs parlent de mécanisme de favorisation de l'émission des cercaires. Cette favorisation se retrouve également dans le comportement du Digène pour sa rencontre avec l'hôte via son rythme d'émergence hors du mollusque (gastéropode) qui est souvent corrélé avec la période d'activité de l'hôte (Combes et Théron 1977, Combes et al. 1994). Ce phénomène est parfaitement observé pour *H. quissetensis* et *N. reticulatus* dont les conditions optimales de rencontre ont lieu de nuit et pour des températures de 20°C. Le rythme d'émergence de *H. quissetensis* permet une localisation temporelle de l'hôte, sur une courte période qui inclut un cycle jour-nuit. Il est souvent admis que les rythmes d'émergence des cercaires sont adaptatifs et qu'ils ont été sélectionnés pour accroître la transmission du parasite en localisant les cercaires à courte vie dans la période d'activité optimale du prochain hôte (Combes et al. 1994).

Les facteurs déclenchant l'émission des cercaires de *H. quissetensis* ont été identifiés et quantifiés ainsi que la période de rencontre et d'infestation optimale des coques, mais aussi la sélection de la taille et des tissus des coques par les cercaires (*in situ* et en laboratoire). En revanche, aucune donnée sur la vitesse de déplacement de ces cercaires dans la masse d'eau n'a été obtenue. De Montaudouin et al. (1998) avaient constaté que pour un courant d'eau de 6 cm.s^{-1} , les cercaires de *H. elongata* se déplaçaient de quelques centaines de mètres en supposant qu'elles restaient infestantes pendant 10 à 12h. Meyrowitsch et al. (1991) ont déterminé pour d'autres larves d'Echinostomatidae une vitesse maximale de nage de $0,36 \text{ cm.s}^{-1}$. En supposant que les cercaires de *H. quissetensis* se positionnent entre ces deux cas, et qu'elles sont infestantes pendant 10h après émission, un calcul approximatif montre qu'elles peuvent parvenir de sites situés à 2160 m lorsqu'elles sont transportées passivement par des courants de 6 cm.s^{-1} , ou de 130 m lorsqu'elles nagent activement à une vitesse de $3,6 \text{ mm.s}^{-1}$ en absence de tout courant porteur. Mais IFREMER a également calculé les vitesses maximales obtenues en marées moyennes lors du flot ($0,5 \text{ m.s}^{-1}$) et du jusant ($0,7 \text{ m.s}^{-1}$) au niveau du chenal d'Eyrac en amont de La Canelette. Pour de telles vitesses (qui ne sont pas réalistes à l'interface eau-sédiment), si les cercaires se laissent porter par le courant et ne nagent pas activement, elles peuvent alors provenir d'un site localisé à plus de 25 km.

Chapitre 6

IMPACT DES PARASITES TREMATODES SUR LA MORTALITE DE DEUX POPULATIONS DE *Cerastoderma edule*

Publications

Desclaux C, de Montaudouin X, Bachelet G (2002) Cockle emergence at the sediment surface: 'favourization' mechanism by digenean parasites? *Dis Aquat Org* 52:137-149

Desclaux C, de Montaudouin X, Bachelet G (soumis) Cockle (*Cerastoderma edule*) mortality : the role of digenean parasites. *Mar Ecol Prog Ser*

I. INTRODUCTION

Les travaux précédents (**Chapitre 3**) ont permis de recenser les digènes dominants au sein du Bassin d'Arcachon, utilisant tout d'abord les coques comme premier hôte intermédiaire dans le cas de *Labratrema minimus* et comme second hôte intermédiaire dans le cas d'*Himasthla quissetensis*. Il a également été mis en évidence les modalités de transmission de cet Himasthlineae en relation avec la température (suivis *in situ*, expériences en laboratoire à différentes températures, expériences de transplantation de coques peu infestées vers un site fortement parasité), et dans une moindre mesure de la lumière (**Chapitre 5**). L'importance de l'hydrodynamisme, à travers la discontinuité spatiale observée parfois entre la présence du premier et du second hôte intermédiaire (**Chapitre 4**) a également été évoquée.

Le **Chapitre 6** a pour objet l'étude de l'impact des digènes, et particulièrement *L. minimus* et *H. quissetensis*, sur la mortalité de deux populations de coque du Bassin d'Arcachon. Pour cela, deux stations aux caractéristiques opposées ont donc été choisies : le Banc d'Arguin et La Canelette (**Chapitre 2**). Jusqu'ici peu d'études ont été menées quant à l'impact des digènes sur la mortalité des populations (synthèse **Chapitre 1**) et notamment des populations de bivalves marins. Deux 'types' de mortalité vont être abordés : la mortalité indirecte (via la favorisation) et la mortalité directe.

La mortalité indirectement liée au parasitisme est la plus étudiée dans la littérature, mais plutôt sous l'angle du changement du comportement de l'hôte sous l'action du parasitisme (Holmes et Bethel 1972, Bartoli 1976, Helluy 1983, Lauckner 1983, Dobson 1988, Moore et Gotelli 1990, Curtis 1993, Kuris 1997, Poulin et al. 1998, Thomas et Poulin 1998, Jensen et al. 1999). Cette modification est induite dans le but d'accroître la probabilité

du parasite de boucler son cycle de vie par prédation par l'hôte définitif (**Chapitre 1**). Cette prédation 'orientée' induit finalement la mort de l'hôte, avec la responsabilité indirecte du parasitisme. La question posée dans ce chapitre est de savoir si les coques subissent cette pression parasitaire d'une manière suffisamment significative pour agir sur la population.

L'étude concernant cette question fait l'objet du **Chapitre 6** § II. (article publié dans *Diseases of Aquatic Organisms* en 2002).

Le second type de mortalité de populations hôtes induite par le parasite est une mortalité directe par action délétère du parasite lui-même. La seconde partie de ce chapitre (§ III.) traitera donc de l'impact direct du parasite dominant de nos populations, *Himasthla quissetensis*. Cette section est présentée dans un second article soumis à *Marine Ecology Progress Series*.

II. LE ROLE INDIRECT DES DIGENES DANS LA MORTALITE DES COQUES : LA FAVORISATION

Ce chapitre est traité sous forme d'un article paru dans DAO et dont voici un résumé en français.

RESUME:

Le but de cette étude était d'évaluer l'effet des trématodes digènes sur la mortalité indirecte de la coques, *Cerastoderma edule*, bivalve endogée. L'hypothèse testée était que les parasites altèrent la capacité d'enfouissement des coques, les exposant ainsi à la surface du sédiment aux prédateurs. Si le prédateur est l'hôte définitif, ce mécanisme qui amène les coques hors du sédiment est considéré comme un mécanisme dit de 'favorisation'. Les populations de coque de deux stations du Bassin d'Arcachon (France) - le Banc d'Arguin (situation océanique) et La Canelette (situation plus interne dans le bassin)- ont été échantillonnées durant un an. A La Canelette, un suivi effectué tous les 2 jours a montré que 50% de la population de coque adulte remontait annuellement à la surface du sédiment avec un flux de 5 coques m⁻² an⁻¹. Ces coques disparaissent en quelques jours. En laboratoire, 67% de ces coques de 'surface' ne se ré-enfouissent pas, suggérant qu'elles meurent sur le terrain par dessiccation ou prédation. De plus, la mortalité mesurée après 7 jours en laboratoire était 2 à 5 fois plus élevée que pour la mortalité des coques de 'profondeur', quelle que soit la station, et plus particulièrement en période estivale. La richesse spécifique et l'abondance des digènes des deux stations ont été comparées pour les individus 'enfouis' et de 'surface' afin de déterminer si les parasites jouent un rôle dans la migration des coques et leur mortalité. Dix et neuf digènes ont été trouvés respectivement au Banc d'Arguin et à La Canelette, avec *Himasthla quissetensis* et *Labratrema minimus* comme espèces les plus prévalentes ou abondantes, comme second et premier hôte intermédiaire, aux deux stations. L'abondance d'*H. quissetensis* est légèrement

supérieure dans les coques de surface au Banc d'Arguin, mais la différence fluctue avec les stations et l'âge (ou taille) de la coque. La prévalence de *L. minimus* est seulement plus élevée dans les coques de surface de La Canelette. Dans cette dernière station, nous estimons que *L. minimus* et *H. quissetensis* sont responsables de l'émergence de 9 et 2%, respectivement, des coques enfouies. Bien que ce mécanisme de favorisation puisse induire la mortalité des coques, il n'explique pas à lui seul l'importance des mortalités observées (41 et 57% à La Canelette et au Banc d'Arguin, respectivement). Une analyse de correspondance n'a pas mis en évidence la présence d'une communauté parasitaire particulière parmi les coques enfouies ou de surface qui puisse expliquer ces fortes mortalités de coque en association avec les deux digènes dominants.

MOTS CLEFS: Digènes · *Cerastoderma edule* · Favorisation · Mortalité · Dynamique des population

**Cockle emergence at the sediment surface:
'favourization' mechanism by digenean parasites?**

C. Desclaux, X. de Montaudouin, G. Bachelet

Laboratoire d'Océanographie Biologique, UMR 5805 CNRS, Université Bordeaux 1, 2 rue du
Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France - E-mail : c.desclaux@epoc.u-bordeaux.fr

Desclaux et al. : Cockle emergence and digenean parasites

ABSTRACT :

The aim of the present work was to assess the effect of digenean trematodes on indirect mortality of the cockle *Cerastoderma edule*, an infaunal bivalve. The tested hypothesis was that parasites altered the burrowing capacity of cockles and thus exposed them at the sediment surface, where they are more vulnerable to predators. If the predator is the final host, this mechanism, which drives the cockle out of the sediment, is considered as a 'favourization'. Cockle populations from 2 stations in Arcachon Bay (France)—Banc d'Arguin (oceanic situation) and La Canelette (lagoonal situation)—were sampled for one year. At La Canelette, monitoring every 2 d showed that 50% of adult cockles regularly migrated to the sediment surface at a rate of 5 cockles $\text{m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ and disappeared in a few days. In the laboratory, 67% of these 'surface cockles' did not burrow again, suggesting that they would die in the field. Moreover, mortality measured after 7 d in the laboratory was 2 to 5 times higher than mortality of 'buried cockles', at both stations and particularly during summer. Species richness and abundance of digeneans from both stations were compared in 'buried' and 'surface' individuals to determine whether parasites played a role in cockle migration and mortality. Ten and 9 digeneans were found at Banc d'Arguin and La Canelette, respectively, with *Himasthla quissetensis* and *Labratrema minimus* being the most prevalent and abundant species at both stations. The abundance of *H. quissetensis* was slightly higher in surface cockles at Banc d'Arguin, but the difference fluctuated with station and cockle age (or size). *L. minimus* prevalence was only higher in surface cockles at La Canelette. In the latter station, we estimated that *L. minimus* and *H. quissetensis* were responsible for the emergence of 9 and 2%, respectively, of the buried cockles. Although this favourization mechanism may induce some mortality in cockles, it does not alone explain the magnitude of the observed mortalities (41 and 57% at La Canelette and Banc d'Arguin, respectively). A correspondence analysis did not show the presence of a particular parasite community in buried or surface cockles, which

could explain these high surface cockle mortalities in association with the 2 dominant digeneans.

KEYWORDS: Digeneans · *Cerastoderma edule* · Favourization · Mortality · Population dynamics

INTRODUCTION

Parasites are omnipresent, and every animal or vegetal species can undergo a more or less specific parasitic attack. They have attracted considerable attention of medical helminthologists but parasitism as a regulation process of marine invertebrate populations has yet received little attention from ecologists.

In marine invertebrates, digeneans are the most common metazoan parasites. Several debilitating effects have been reported at the host-individual level. The main effects are castration of the host (Feral et al. 1972, Mouritsen & Jensen 1994, Gorbushin 1997), alteration of growth (Huxham et al. 1993, Gorbushin 1997, Poulin et al. 1998, Gorbushin & Levakin 1999), locomotion deficiency or modification of burrowing behaviour (Bartoli 1976, Lauckner 1983, 1984, Bowers et al. 1996, Poulin et al. 1998, Jensen et al. 1999), a decrease in resistance to environmental stress (Michaelis 1979, Lauckner 1983, 1987a, Brown & Pascoe 1989, Wegeberg 1998, Lafferty & Kuris 1999). In contrast, studies on the impact of parasitism at the host-population level remain rare (Sousa 1991, Jonsson & André 1992, Mouritsen & Jensen 1997, de Montaudouin et al. 2000) and are generally focused on exploited bivalves (Hancock & Urquhart 1965, Seed & Brown 1978, Lauckner 1983, 1984).

The common cockle *Cerastoderma edule* (L.) is a dominant, exploited bivalve mollusc in intertidal and shallow marine areas along the northwestern European coasts and estuaries, ranging in latitude from the Barents Sea to Morocco (Tebble 1966). Its population abundance and biomass fluctuate greatly in space and time (Ducrotoy et al. 1991) but the causes of this variability are not yet completely understood (Jensen 1992). Mortality of adult cockles has often been ascribed to predation by epifauna (Sanchez-Salazar et al. 1987a,b) or coastal birds (Hancock & Urquhart 1965, Seed & Brown 1975), sedimentary movements (Deltreil & His 1970, Dewarumez 1983, Desprez et al. 1987, de Montaudouin 1995) or dystrophic crisis (Rosenberg & Loo 1988, Desprez et al. 1992). Although abundant in intertidal bivalves,

parasitism has rarely been identified as a source of mortality in cockles (Deltreil & His 1970, Jonsson & André 1992). Because most parasites do not leave any marks on the shells of their bivalve host, it is impossible to assess *a posteriori* their responsibility in bivalve mortalities.

Nevertheless, parasites can act directly on cockle mortality (Deltreil & His 1970, Jonsson & André 1992) or indirectly by modification of the host behaviour to increase the probability for larval stages to encounter their host-target (Combes 1980, 1991, Moore & Gotelli 1990, Poulin 1995). Few cases of massive direct mortalities have been reported for cockles (Michaelis 1979, Jonsson & André 1992), or for gastropods and corophid amphipods (Lauckner 1987a, Jensen & Mouritsen 1992). According to Combes (1995), such direct mortalities can be considered as ‘additive’ mortalities, i.e. mortalities added to other causes (predation, diseases, etc.), while indirect mortalities are considered as ‘compensatory’ mortalities, where parasitism induces mortality in weakened individuals and indirectly influences the predation of individuals which would probably die for other reasons. In the latter case, parasites increase the chances of infesting the final host by trophic transmission. Combes (1980) used the French term ‘favorisation’ to define the whole process that enhances a host encounter. Many authors described these mechanisms of ‘favourization’ as an alteration of host behaviour (Holmes & Bethel 1972, Bartoli 1976, Helluy 1983, Lauckner 1983, Dobson 1988, Moore & Gotelli 1990, Curtis 1993, Kuris 1997, Poulin et al. 1998, Thomas & Poulin 1998, Jensen et al. 1999). Nevertheless, recent studies were at variance with this favourization hypothesis. For instance, when Swennen (1969) and Swennen & Ching (1974) correlated crawling tracks of *Macoma balthica* with trematode infection, Mouritsen (1997) showed that this infaunal bivalve could crawl at the sediment surface (thus becoming more vulnerable to predation) without being parasitized.

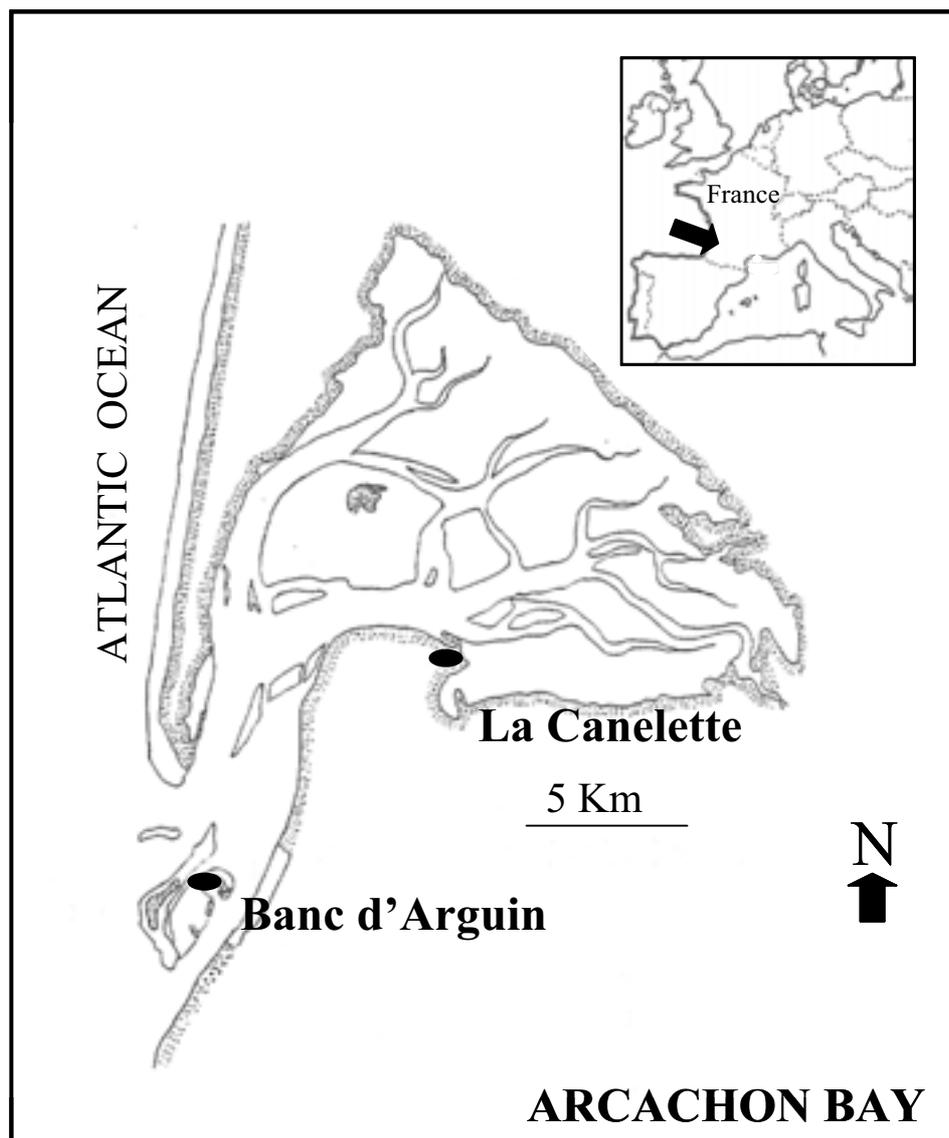


Fig. 1. Location of the 2 sampling stations in Arcachon Bay

In this study, we focused on cockles and digeneans. Digeneans are parasites with a complex life cycle for which cockles are the primary or intermediate hosts (according to the parasite species) and cockle predators (shorebirds) are the final hosts.

The aim of the present investigation was to determine whether digenean parasites could affect cockle populations through the mechanism of favourization, i.e. by increasing the chance for cockles to be accessible to their predators. Three aspects were developed in the following study. The first was to quantify the movement of cockles from within the sediment to the sediment surface. The second consisted in the comparison of cockle health among individuals found at the sediment surface and cockles found in their normal position, i.e. buried in the sediment. Thirdly, the relation between parasite infection (abundance and prevalence) and cockle position (surface or buried) was investigated.

MATERIALS AND METHODS

Study areas.

Two cockle populations were studied in Arcachon Bay (44° 40' N , 1° 10' W), a 156 km² macrotidal shallow embayment on the southwestern Atlantic coast of France (Fig. 1).

The first site, 'Banc d'Arguin', was situated in the most oceanic part of the bay with a constant salinity (34 to 35 psu) and a water temperature which varies seasonally between 9.5 and 21°C. The second site, 'La Canelette', was in a more lagoonal situation, in the eastern part of the bay; this station is characterized by a salinity range of 22 to 32 psu and a water temperature that fluctuates seasonally between 1 and 25°C (Auby et al. 1999).

Banc d'Arguin sediment consists of medium sand (median grain size = 360 µm) with 3.5% silt and clay and 1.0% organic matter (de Montaudouin 1996). A cockle population is

located at 1.9 m above chart datum (CD). This site is a nature reserve with the largest European population of sandwich tern and many wintering birds such as gulls, oystercatchers, and dunlins (Campredon 1976). La Canelette is a medium sandflat (median grain size = 225 μm) with 5.5% silt and clay and 0.7% organic matter in the sediment. The sampling area is situated at 2.7 m above CD. The lower part of the flat is colonized by a *Zostera noltii* bed. This site is localized near Arcachon harbour and its petrol station. As a consequence, heavy metals and TBT presence might be encountered (Carruesco et al. 1986).

Sampling procedures.

Estimation of cockle emergence at the sediment surface: Whereas cockles normally live within the sediment, living individuals are sometimes observed at the sediment surface of intertidal sandflats. To quantify the emergence of cockles at the sediment surface, the cockle population at La Canelette was surveyed every 2 d between January 1999 and January 2000.

The cockles present at the surface of the sediment ('surface cockles') were always collected inside the same 1920 m² area. Sampling was performed with 4 different sampling steps. The total area was divided into 4 similar adjacent subareas (12 \times 40 m each), each with a different sampling interval, namely 2, 7, 14, and 28 d. Every 4 wk, the sampling steps in each zone were changed to maintain the stability of the whole cockle population in both space and time.

Capability of 'surface cockles' to burrow again: In the laboratory, 8 transparent plastic aquaria (23 × 17 × 9 cm) with a 4.5 cm layer of defaunated sediment were immersed together in a large aquarium under a constant current of seawater, saturated in oxygen and under natural photoperiod (14:10 h light:dark at this time of the year [27 April 1999]), at room temperature (14.7 ± 0.2°C). In 4 aquaria, 10 surface cockles (shell length: 24 ± 3 mm [±SD]) from La Canelette were placed at the sediment surface of each aquarium. In the other 4 aquaria, the same treatment was applied to 'buried cockles' (shell length: 22 ± 3 mm) collected at the same site. Twelve hours later (a tidal cycle), cockles found at the surface of the sediment were counted and all cockles (80) were dissected.

The abundance of *Himasthla quissetensis* (= the dominant digenean) in buried cockles which buried again during the experiment and in surface cockles which remained at the sediment surface was compared using a 1-way ANOVA (Sokal & Rohlf 1981). Previously, normality was assumed and homogeneity of variance was verified with Cochran's test (Winer 1971).

Cockle mortality and intensity of parasite infection: Cockle populations at Banc d'Arguin and La Canelette were sampled at monthly intervals from January 1999 to December 2000. The health of surface and buried cockles at the 2 sampling sites was assessed by comparing their mortality rate and parasite load. Freshly collected surface and buried cockles, of similar size and in equal numbers, were maintained separately in the laboratory, in running seawater for 7 d at ambient temperature. During this period, all dead cockles (with valves gaping) were immediately dissected and counted. After 7 d, the surviving individuals were all dissected. A 2-way ANOVA was performed (Sokal & Rohlf 1981) to compare cockle mortalities at each station and in each sediment position (surface or buried).

Among cockles of each population, individuals belonging to the most represented cohorts were selected for further analysis: 1996 cohort at La Canelette, and 1998 cohort at Banc d'Arguin. Parasites of these cockles were identified and counted. Then the prevalence and the abundance of infection of parasites for surface and buried cockles were calculated. According to Margolis et al. (1982), prevalence of infection is defined as 'the number of individuals of a host species infected with a particular parasite species divided by the number of hosts examined' and the abundance of infection is 'the mean number of individuals of a particular parasite species per host examined (infected + uninfected)'. Here, the median number was used instead of the mean number, because of the aggregated distribution of parasites in host populations.

Cockle parasite infection between surface and buried individuals were compared using a Kolmogorov-Smirnov non-parametric test because homogeneity of variance was not achieved (Sokal & Rohlf 1981).

Study of parasite communities by correspondence analysis.

The parasite communities in cockles were analyzed in order to determine whether the digenean species assemblage was similar at both stations (La Canelette and Banc d'Arguin), in both positions (surface and buried) and throughout the year (12 mo in 1999). A correspondence analysis was performed with Statistica software as recommended by Chardy et al. (1976). The prevalence of the 8 identified digeneans was considered: *Himastha* sp., *H. quissetensis*, *H. interrupta*, *Meiogymnophallus minutus*, *Psilostomum brevicolle*, *Labratrema minimus*, *Diptherostomum brusinae* and *Renicola roscovita*.

RESULTS*Vertical migration of cockles towards the surface of the sediment**In situ* survey

The movement of cockles sampled at La Canelette from January 1999 to January 2000 is represented in Fig. 2 with the number of cockles found on the sediment, in relation to the 4 sample steps: 2 d (N = 159 samples), 7 d (N = 54), 14 d (N = 28) and 28 days (N = 15), and extrapolated to 1 d. The curve fits with the following relation:

$$y = 1.3803x^{-0.781} \quad (R^2 = 0.98) \quad (1)$$

where y = number of emerging cockles per day and per 100 m² and x = number of days.

Capability of ‘surface cockles’ to burrow again: In the laboratory, 8 transparent plastic aquaria (23 × 17 × 9 cm) with a 4.5 cm layer of defaunated sediment were immersed together in a large aquarium under a constant current of seawater, saturated in oxygen and under natural photoperiod (14:10 h light:dark at this time of the year [27 April 1999]), at room temperature (14.7 ± 0.2°C). In 4 aquaria, 10 surface cockles (shell length: 24 ± 3 mm [±SD]) from La Canelette were placed at the sediment surface of each aquarium. In the other 4 aquaria, the same treatment was applied to ‘buried cockles’ (shell length: 22 ± 3 mm) collected at the same site. Twelve hours later (a tidal cycle), cockles found at the surface of the sediment were counted and all cockles (80) were dissected.

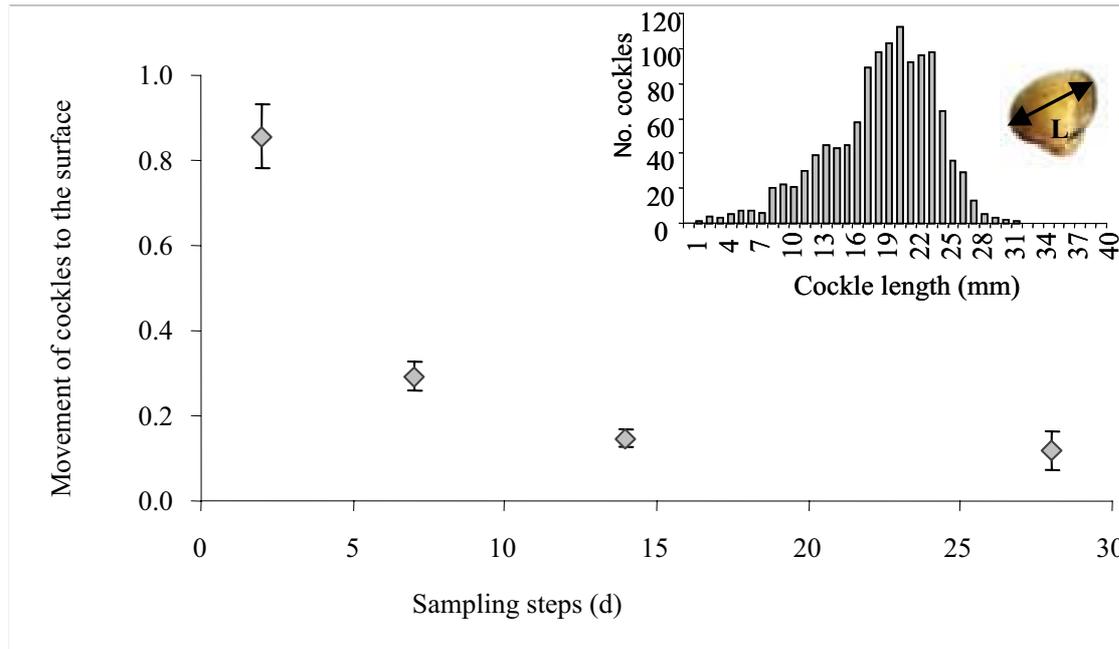


Fig. 2. *Cerastoderma edule*. Movement to sediment surface (ind. d⁻¹ per 100 m² ± SE) in relation with sampling intervals (every 2, 7, 14, or 28 d) from January 1999 to January 2000 at La Canelette. Insert: length frequency distribution of surface cockles collected during the study

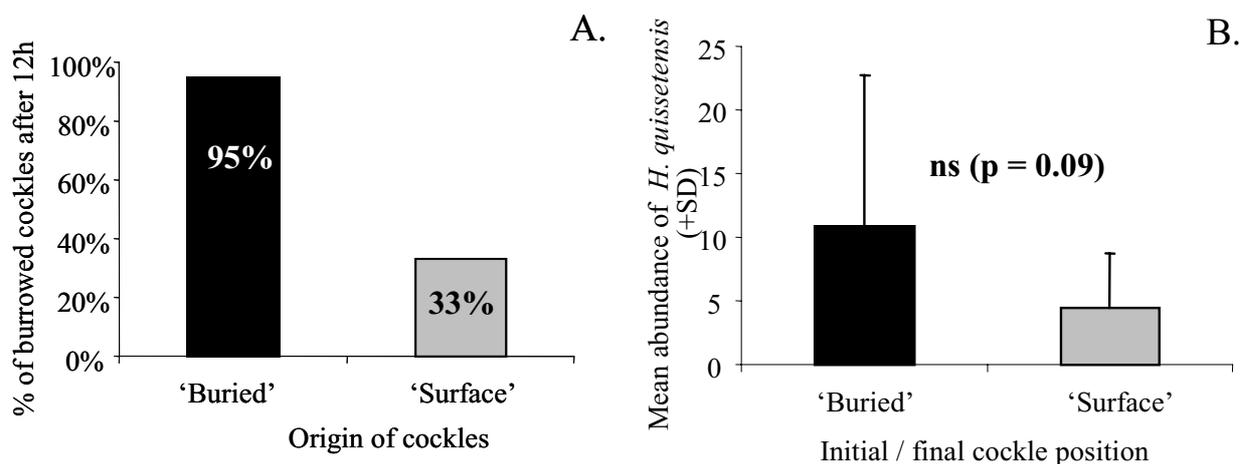


Fig. 3. *Cerastoderma edule*. Percentage of surface and buried cockles remaining at the sediment surface after 12 h in aquaria (A). Mean abundance of infestation by *Himasthla quissetensis* (± SD) for buried cockles burying again and surface cockles remaining at the surface (B). ns = not significant (p>0.05)

Laboratory experiment

After 12 h in aquaria, only 33% of surface cockles burrowed again in the sediment versus 95% for initially buried cockles (Fig. 3A). Mean abundance of infection by the dominant parasite, *Himasthla quissetensis*, was low (<11 cysts per cockle) and did not significantly differ between surface cockles which remained at the surface and buried cockles which buried again ($F = 3.005$; $df = 1$; $p > 0.05$) (Fig. 3B).

Health of surface cockles

During the monthly survey at both stations, only cockles >1 yr old were considered for mortality estimation. During the 7 d periods following sampling, surface cockles died throughout the year in greater proportion (ANOVA, $p < 0.001$) than buried cockles at both stations (Fig. 4). At La Canelette, mean mortality per 7 d was 41 ± 5 and $8 \pm 4\%$ for surface and buried cockles, respectively; at Banc d'Arguin, these values were 57 ± 8 and $5 \pm 2\%$, respectively (Table 1). Mortality rate was higher in warm months, particularly in August 1999 () and August 2000, with 84 and 100%, respectively, for surface cockles versus 33 and 80% for buried cockles. Mortalities of surface cockles were not significantly different (ANOVA, $p > 0.05$) at Banc d'Arguin or at La Canelette.

Table I. *Cerastoderma edule*. Percent mortality (\pm SD, range in parentheses), per 7 d in surface and buried cockles at La Canelette and Banc d'Arguin.

	— Surface —		— Buried —	
La Canelette	41 ± 5	(0-100)	8 ± 4	(0-81)
Banc d'Arguin	57 ± 8	(0-100)	5 ± 2	(0-23)

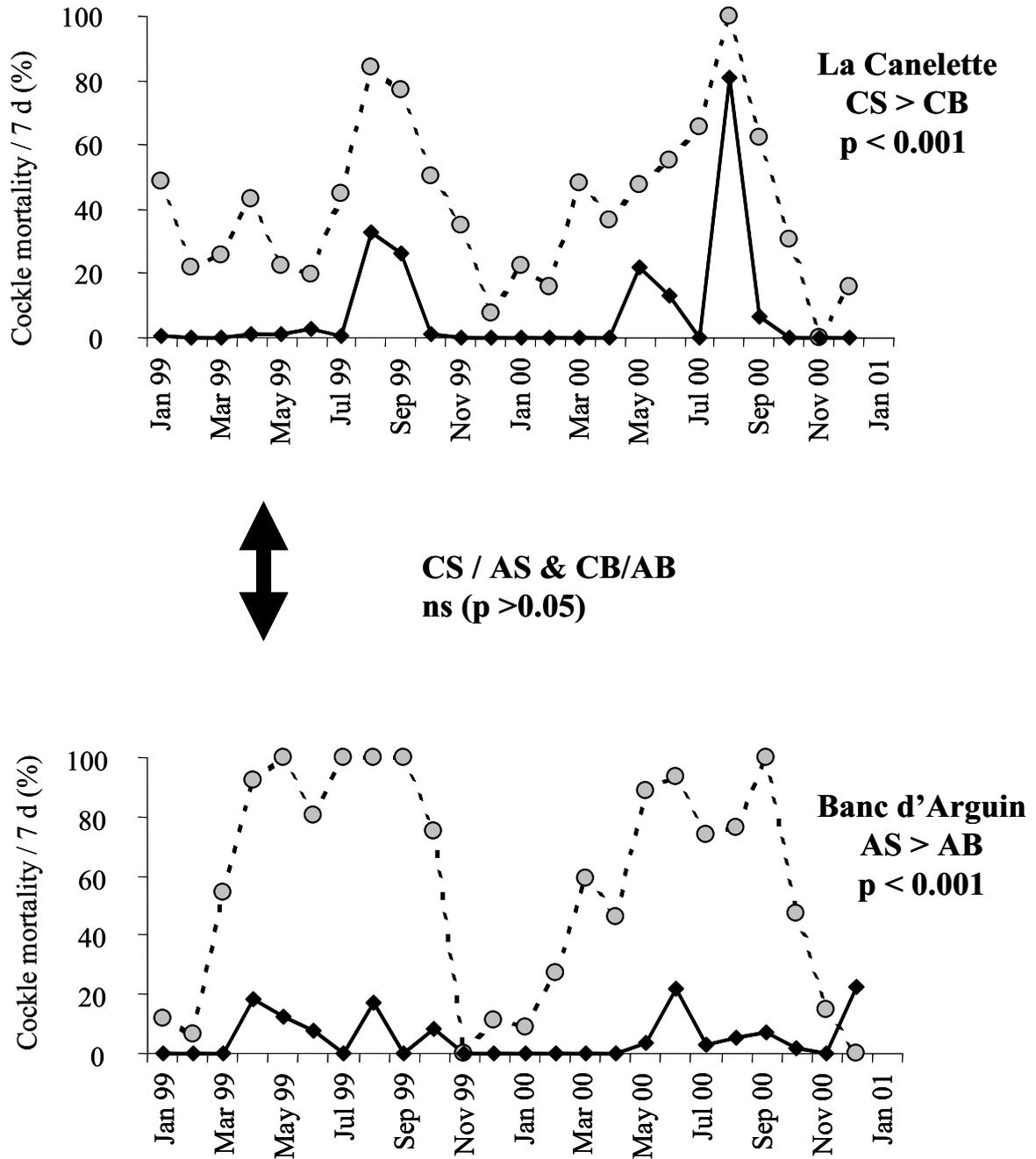


Fig. 4. *Cerastoderma edule*. Mortality of surface and buried cockles from La Canelette and Banc d'Arguin after 7 d in running water in the laboratory. Results of a 2-way ANOVA comparing the cockle mortality between position (surface [S, - - - ○ - - -] or buried [B, —◆—]) for both stations (La Canelette [C] or Banc d'Arguin [A]), and cockle mortality between both stations for each position

Parasite load of surface and buried cockles

Diversity of digenean parasites at La Canelette and Banc d'Arguin

As previously mentioned, only the 1996 cohort of cockles from La Canelette and the 1998 cohort from Banc d'Arguin were analyzed (Fig. 5). At La Canelette, surface cockles were parasitized by 9 trematode species versus 8 in the buried cockles (absence of *Monorchis parvus*). At this site, 3 species were present in high proportion: *Himasthla quissetensis* (100% for buried cockles vs 99% for surface cockles), *Himasthla* sp. (82 vs 91%) and *Renicola roscovita* (89 vs 84%). These digeneans use cockles as an intermediate host in their life cycle. Two trematodes using cockles as a primary host were found at La Canelette: *Labratrema minimus*, which dominated with up to 17.2% prevalence in surface cockles, and *Monorchis parvus*. These parasites are highly deleterious and could be partially involved in massive mortalities in bivalve populations (Sannia & James 1978, Lauckner 1987a).

At Banc d'Arguin, surface and buried cockles hosted 10 and 9 trematodes,

Effects of the 2 dominant trematode species

Prevalence of Labratrema minimus: Using cockle as a primary host, *Labratrema minimus* invades all tissues with thousands of sporocysts and cercariae. Therefore, the prevalence is a good estimate of population infection. At La Canelette, the prevalence of *L. minimus* was significantly higher ($p < 0.01$) for surface cockles (mean prevalence = $17 \pm 2\%$) than for buried cockles (mean = $8 \pm 3\%$) but with the same trend during the year for both positions of cockles (Fig. 6). Moreover, it appeared that cockles with lower global infection tended to be more infested by *L. minimus* (Table 2). At Banc d'Arguin, the prevalence of *L. minimus* was much lower than at La Canelette, with no difference ($p > 0.05$) between surface (mean = $4 \pm 1\%$) and buried (mean = $2 \pm 1\%$) cockles (Fig. 6).

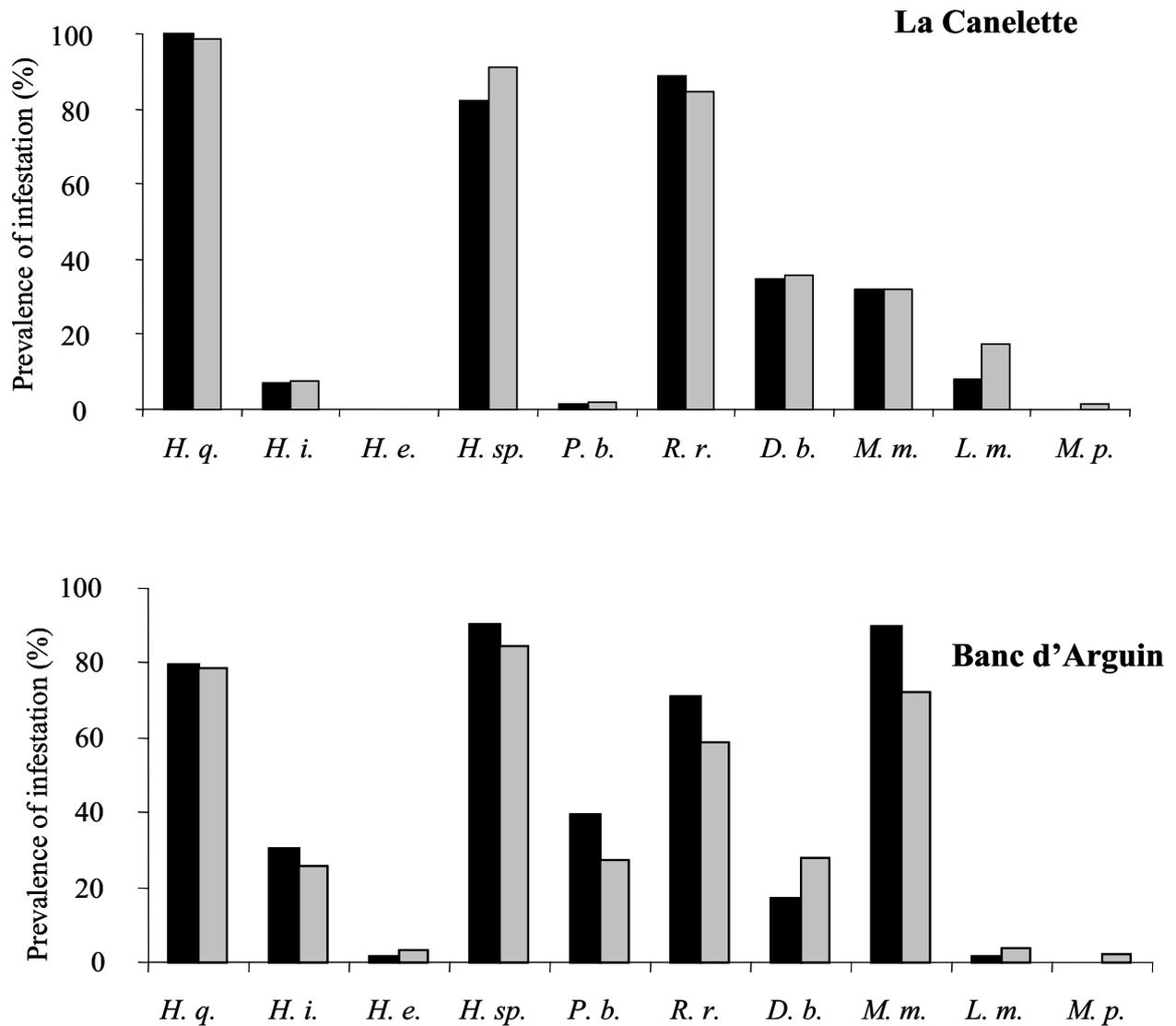


Fig. 5. *Cerastoderma edule*. Prevalence (%) of parasites for surface (■) and buried (■) cockles at La Canelette and Banc d'Arguin. The digenean species are: *H. q.*, *Himasthla quissetensis*; *H. i.*, *H. interrupta*; *H. e.*, *H. elongata*; *H. sp.*, *Himasthla* sp.; *P. b.*, *Psilostomum brevicolle*; *R. r.*, *Renicola roscovita*; *D. b.*, *Diptherostomum brusinae*; *M. m.*, *M. minutus*; *L. m.*, *Labratrema minimus*; *M. p.*, *Monorchis parvus*

Table II. *Cerastoderma edule*. Comparison of mean parasite prevalence (%) and median parasite abundance between cockles infected by *Labratrema minimus* and non-infected cockles, at La Canelette. N: number of dissected cockles

	With <i>L. minimus</i> (N=56)		Without <i>L. minimus</i> (N=288)	
	Prevalence	Abundance	Prevalence	Abundance
Primary hosts				
<i>Monorchis parvus</i>	0	-	3	-
Intermediate hosts				
<i>Himasthla quissetensis</i>	98	40	99	41
<i>Himasthla interrupta</i>	0	0	3	0
<i>Himasthla</i> sp.	88	4	90	4
<i>Meiogymnophallus minutus</i>	21	-	22	-
<i>Psilostomum brevicolle</i>	2	0	2	0
<i>Renicola roscovita</i>	77	5.5	87	7
<i>Diphterostomum brusinae</i>	29	-	38	-
Species richness	6		8	

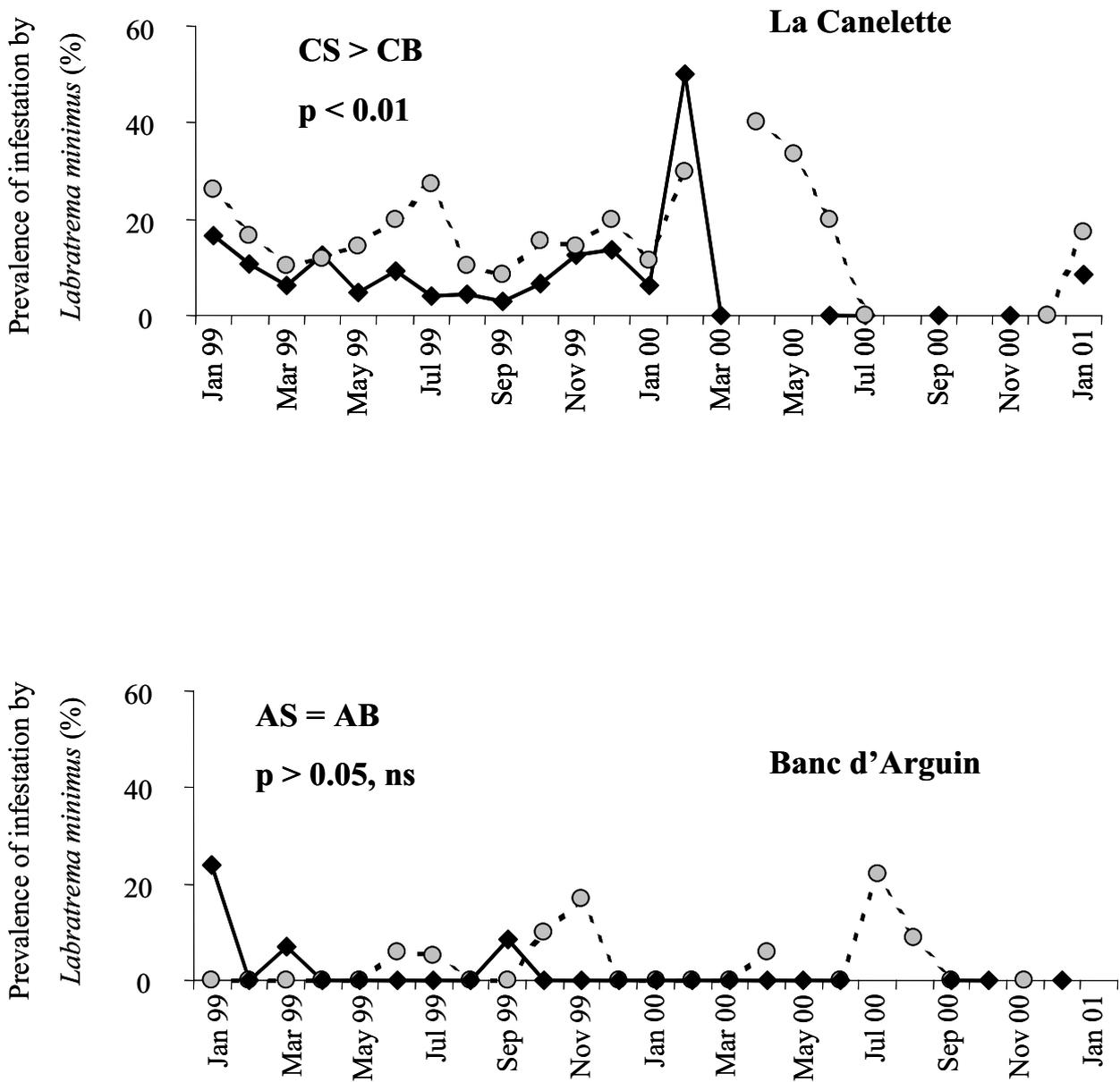


Fig. 6. *Cerastoderma edule*. Prevalence (%) of infestation by *Labratrema minimus* in surface (S, - - -○- - -) and buried cockles (B, —◆—), at La Canelette (C) and Banc d'Arguin (A). Results of non-parametric Kolmogorov-Smirnov test showing the *L. minimus* prevalence differences between cockle positions (CS vs CB and AS vs AB)

Abundance of *Himasthla quissetensis*: *Himasthla quissetensis* uses cockles as an intermediate host where it lives as cyst(s), mainly in the foot. Therefore, parasite abundance (= median number of cysts per cockle) is a better estimate than prevalence for characterizing cockle infection.

At La Canelette, from January to May 1999, the abundance of infection of surface cockles decreased from 63 to 23 metacercariae per cockle and from 49 to 12 metacercariae for buried cockles (Fig. 7). The infection then increased during the summer period, with 89 metacercariae for buried cockles versus 73 for surface cockles. For both positions, median parasite abundance decreased to 40 cysts during the following winter. The next summer (2000), the number of cockles was too low to obtain a clear pattern, but median infection reached about 200 cysts. When pooling all cockles ($n = 782$) and performing a Kolmogorov-Smirnov test, no difference in parasite abundance appeared between surface and buried cockles ($p > 0.05$). However, amongst cockles hosting more than 150 metacercariae (4% of the cockle population), 74% were at the sediment surface (Fig. 8).

At Banc d'Arguin, the parasite abundance was 2 to 3 times lower than at La Canelette, but the seasonal trend was similar. However, for both years, surface cockles ($n = 246$) were significantly more infested in *Himasthla quissetensis* (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.001$) than buried cockles ($n = 250$). Even if the parasite burden was moderate (median abundance: 15 ± 2), with surface cockles being only 1.1 times more infested than buried cockles' ($p < 0.001$), this difference was mainly due to the September 1999 period ($p < 0.001$) when surface cockles were 10 times more infested. Moreover, for cockles hosting less than 10 metacercariae (78% of dissected cockles), the percentage of buried cockles (56%) was similar to surface cockles. However, 69% of cockles harbouring more than 10 metacercariae (i.e. 22% of dissected cockles) were in the surface population (Fig. 8).

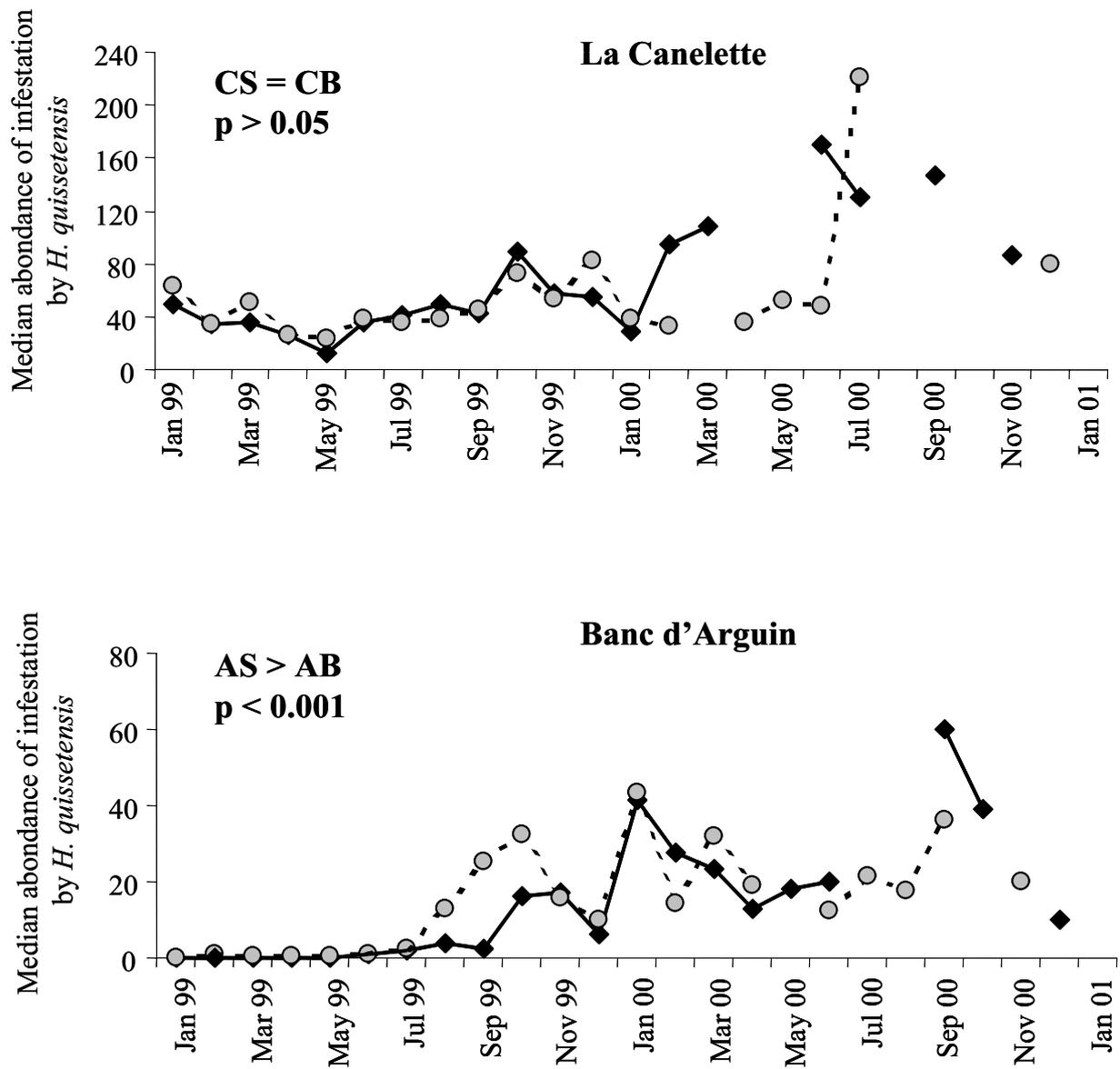


Fig. 7. *Cerastoderma edule*. Abundance of infestation by *Himasthla quissetensis* in surface (S, - - - O - - -) and buried (B, —◆—) cockles, at La Canelette (C) and Banc d'Arguin (A). Results of a non parametric Kolmogorov-Smirnov test determining abundance differences in *H. quissetensis* for surface and buried cockles at La Canelette (CS vs CB) and Banc d'Arguin (AS vs AB)

Comparison of parasite communities by correspondence analysis

The above results showed a dominance of infection by *Himasthla quissetensis* and *Labratrema minimus* for surface cockles at Banc d'Arguin and La Canelette, respectively. Even if *L. minimus* is debilitating for cockles (Bowers 1969, Deltreil & His 1970), it cannot solely explain 84 to 100% mortality when its maximum prevalence is 50%. A correspondence analysis was performed to take into account the whole community of parasites. The prevalence of infection for each parasite species on cockles at both stations (La Canelette and Banc d'Arguin), in both positions (surface and buried) and throughout the year (12 mo in 1999) were compared. The first 2 axes of the correspondence analysis accounted for 65% of the total inertia (Fig. 9). Discrimination was low (points around the origin) but the analysis showed some tendencies. Axis 1 (45%) separated cockles of Banc d'Arguin from cockles of La Canelette, without any seasonal trend. Axis 2 (20%) was more discriminant for parasite species than for stations. La Canelette was represented by characteristic digenean parasites such as *Labratrema minimus*, *Diptherostomum brusinae* and *Himasthla interrupta*. Banc d'Arguin was characterized by 2 parasites: *Psilostomum brevicolle* and *Meiogymnophallus minutus*. Parasites such as *Himasthla quissetensis*, *Himasthla* sp. and *Renicola roscovita* were ubiquitous with a position very close to the origin of both axes: they were present at both stations, all year long. At La Canelette, there was no characteristic parasite community for buried cockles compared to surface cockles. At Banc d'Arguin, there was a moderate discrimination along Axis 1 with surface cockles mostly 'to the left' of buried cockles for each month. This slight trend is consistent with the results shown in Fig. 5, where specific prevalence at Banc d'Arguin was usually higher in buried cockles.

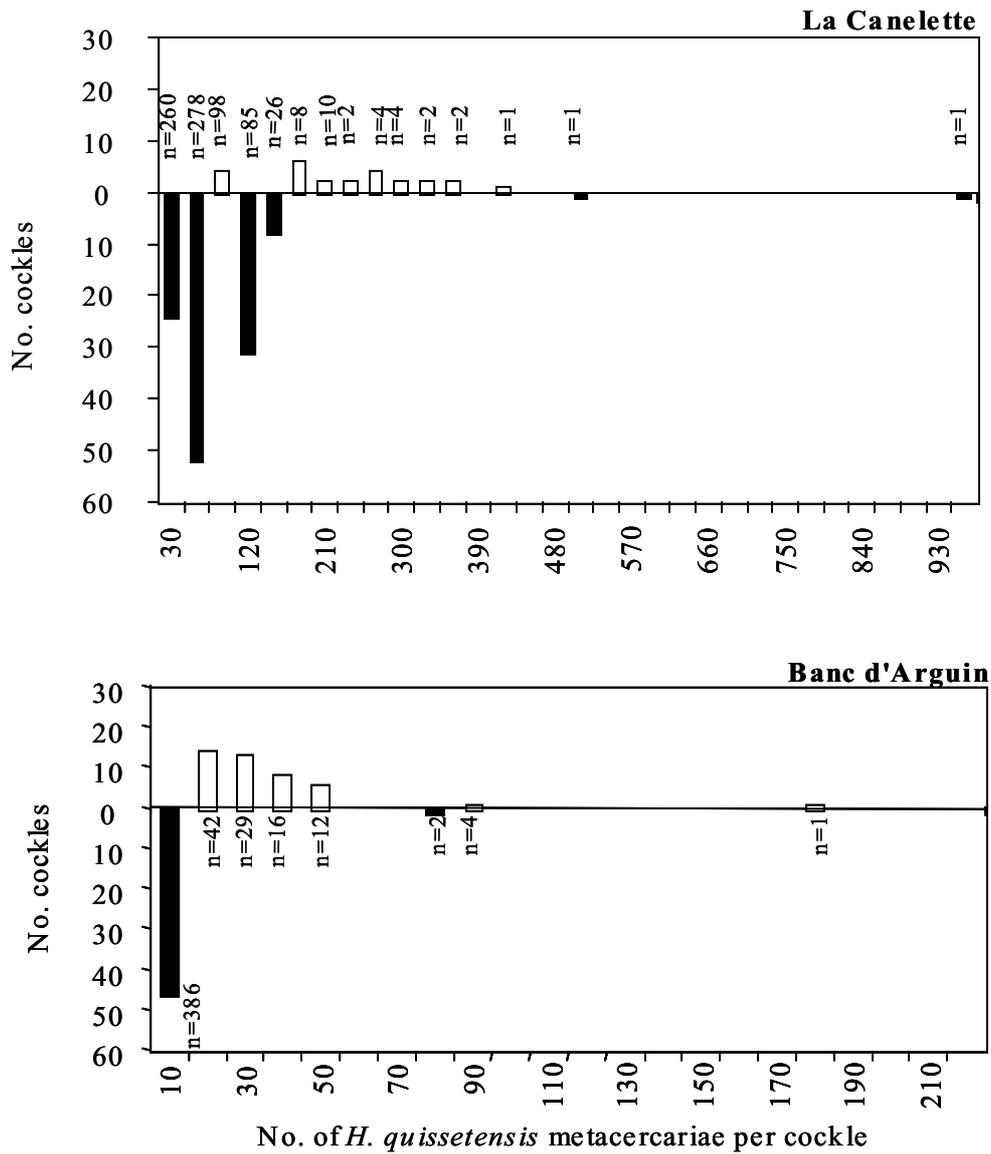


Fig. 8. *Cerastoderma edule*. Frequency distribution of the numbers of *Himasthla quissetensis* metacercariae per cockle, at La Canelette and Banc d'Arguin. n: number of dissected cockles. (■) Dominance of 'buried cockles', (□) dominance of 'surface cockles'

DISCUSSION

Emergence and disappearing of surface cockles

Although the presence of infaunal bivalves at the sediment surface has already been described (Hancock & Urquhart 1965, Deltreil & His 1970, Richardson et al. 1993, Thomas & Poulin 1998), quantitative results on this vertical migration were still missing. The intensive sampling strategy applied during the present study (every 2 d for 13 mo) allowed us to estimate this flow in cockle populations. The migration mainly concerned cockles with a shell length between 9 and 33 mm (Fig. 2). We showed that, for 1 year, 50% of the mean abundance of cockles at La Canelette came to the surface.

Several hypotheses can be formulated to explain the rapid and steady flow of cockles towards the sediment surface:

- (1) Cockles can emerge actively in response to physical factors such as high temperature variations (Lauckner 1987b), tidal and/or daily rhythms (nycthemeral cycle). This latter natural emergence of cockles generally occurs in the dark and in storm events (Richardson et al. 1993). However, in the present study, cockles were found at low tide, during daytime and in calm conditions except after a storm event in December 1999.
- (2) Cockles may emerge at the surface when abundance is high, and when individuals knock against one another (Richardson et al. 1993). Such a competitive interaction for space did not occur at La Canelette, where cockle abundance was about 10 ind. m⁻².
- (3) Cockles could be weakened by some physiological stress induced by anoxia or oxygen deficiency (Brafield 1963, Rosenberg & Loo 1988, Modig & Olafsson 1998), especially under persistent macroalgal mats (Desprez et al. 1992, de Montaudouin 1995). None of these factors could have affected cockles for 13 mo in this area.

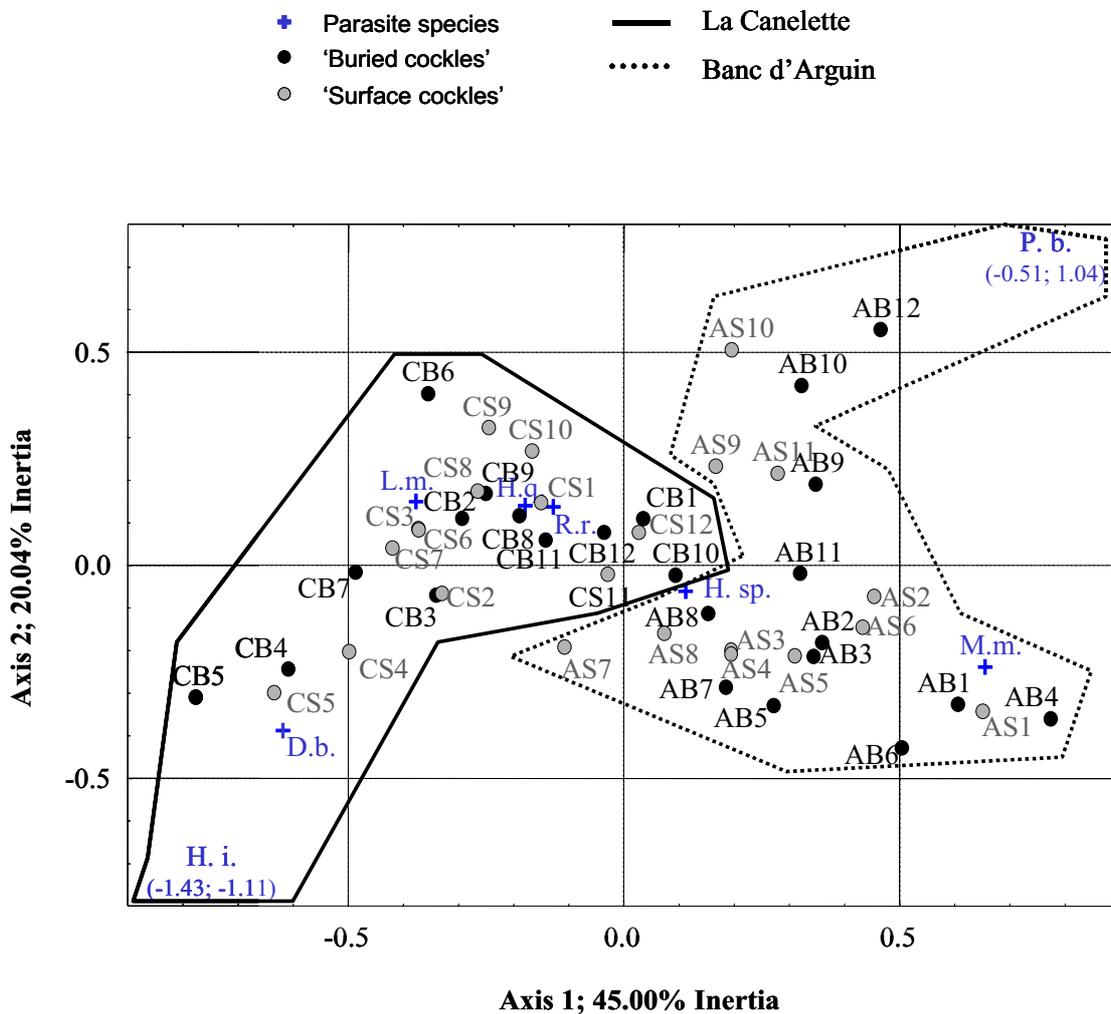


Fig. 9. *Cerastoderma edule*. Site plots (by month) and parasite species plots of the correspondence analysis on Axes 1 and 2, for surface (S) and buried (B) cockles at La Canelette (C) and Banc d'Arguin (A). Crosses represent the digenean species: L. m., *Labratrema minimus*; H. q., *Himasthla quissetensis*; H. sp., *Himasthla* sp.; H. i., *H. interrupta*; R. r., *Renicola roscovita*; P. b., *Psilostomum brevicolle*; M. m., *Meiogymnophallus minutus*; D. b., *Diptherostomum brusinae*. Months when cockles were collected are numbered from 1 = January 1999 to 12 = December 1999

The green alga *Monostroma obscurum* and other macrophytes were observed at La Canelette in high proportion in March and April 1999 only.

- (4) Cockles could suffer from pathogenic agents such as bacteria (Babarro & Zwaan 2001, Zwaan & Babarro 2001) and parasites (Swennen 1969, Swennen & Ching 1974, Bartoli 1976, Lauckner 1983, 1984, Poulin et al. 1998, Jensen et al. 1999), certainly in interaction with environmental stress (Michaelis 1979, Lauckner 1983, Brown & Pascoe 1989, Sousa & Gleason 1989, Wegeberg 1998, Lafferty & Kuris 1999).

While cockles emerged at the surface of the sediment at a mean rate of 1.4 cockle d⁻¹ per 100 m², our results showed that surface cockles also disappeared rapidly (50% within 2 to 3 d). An explanation of this disappearing is the emigration of cockles from the sediment surface. This migration could be horizontal, cockles being passively washed away during high tide; such an advective transport is unlikely at La Canelette because the site is sheltered and surrounded by a seagrass bed, which acts as a physical barrier preventing cockle migration. The migration could also be vertical, with individuals burrowing again (Richardson et al. 1993). However, our laboratory experiments showed that 67% of surface cockles remained on the sediment surface. An alternative hypothesis is that the rapid disappearance of surface cockles was due to mortality by desiccation (Lauckner 1983, 1987b) or predation (Hancock & Urquhart 1965, Seed & Brown 1975, Sanchez-Salazar et al. 1987a,b, Desprez et al. 1992).

In summary, the most relevant factor to explain the emergence of cockles would be some pathology preventing them from burrowing again. This hypothesis is consistent with our mortality experiments, which clearly demonstrated that surface cockles from both stations were not healthy but died rapidly all year long, even in optimal laboratory conditions.

*Does favourization by digeneans apply to cockles?*Effect of *Labratrema minimus* on cockles

Amongst the digeneans using cockle as a primary host, *Labratrema minimus* dominated at both stations (La Canelette and Banc d'Arguin), with a mean prevalence of 12.5 and 2.7%, respectively (Fig. 6). Surface cockles were always more infected (2×) than buried cockles, and more significantly so at La Canelette than at Banc d'Arguin. *L. minimus* infection occurred all year long, especially during the warm season. Prevalence could reach 25 to 50%. These values are higher than those observed by Maillard (1976) in the Prévost lagoon (up to 11%), Cole (1956) in North Wales (~2%), and de Montaudouin et al. (2000) at Banc d'Arguin (6%). They are similar to the prevalence values found at Burry Inlet, South Wales (40%), by Hancock & Urquhart (1965) or at Banc d'Arguin in summer 1969 (40.7%) by Deltreil & His (1970). However, comparisons are biased by the fact that prevalence has been calculated from different data sets (cohorts, whole population, cockles of selected length, etc.). Out of the 92 cockles hosting *L. minimus* at La Canelette, the majority (61%) were found at the surface, i.e. in a 'pre-mortality' situation.

Sporocysts of this trematode first invade all the haemolymph of the gonad, then the digestive gland, and finally destroy all the tissues of their host. The asexual multiplication of such a parasite using mollusc as a primary host leads to the formation of thousands of cercariae contained in up to several hundreds of sporocysts. Consequently, the parasite partially or completely castrates its host and certainly alters its ability to burrow (Bowers 1969, Deltreil & His 1970).

There is no general agreement about the killing action of *Labratrema minimus*. Some authors incriminated *L. mimimus* in cockle mortality (Menzel & Hopkins 1955, Hopkins

1957). According to Thébault (2001), *L. minimus* weakens cockles but does not kill them, increasing their vulnerability to other factors.

Even though *Labratrema minimus* certainly participates in cockle migration towards the surface of sediment (and is thus involved in cockle mortality), it is less evident to be able to interpret this process as a favourization strategy. Indeed, the final host of *L. minimus* is a gobiid fish, and the infection from the cockle towards the fish is performed by free swimming cercariae. For the cockle, being at the surface of the sediment is not a real advantage (nor a disadvantage) for transmission, although Deltreil & His (1970) postulated that when a cockle dies at the surface of sediment, it optimizes the dispersion of cercariae. *L. minimus* could also play an indirect role in favourization. Other digenean species could ‘hitch-hike’ in infected cockles in order to take advantage of the vertical migration and to be preyed upon by their own final hosts (Thomas et al. 1998). This was not confirmed in the present study. In contrast, cockles with lower global infection tended to be more infected by *L. minimus* (Table 2). This result suits the theory that heavy infection stresses bivalves which consequently have a lower pumping rate and therefore less probability to inhale parasite larvae (de Montaudouin et al. 1998, 2000, Javanshir 1999). In the present study, *L. minimus* can account for a maximum of 50% of cockle migration towards the surface of sediment, but more generally less than 25%. When subtracting mean prevalence of *L. minimus* in surface and buried cockles, it can be assumed that 9% of cockles emerge due to this digenean species.

Effect of *Himasthla quissetensis* on cockles

For trematodes using cockle as an intermediate host, *Himasthla quissetensis* dominated in terms of both prevalence and abundance of infection (Figs. 5 & 7).

The final host of *Himasthla quissetensis* is a lariid bird. Consequently, all factors contributing to predation on cockles also enhance the probability of achieving this digenean

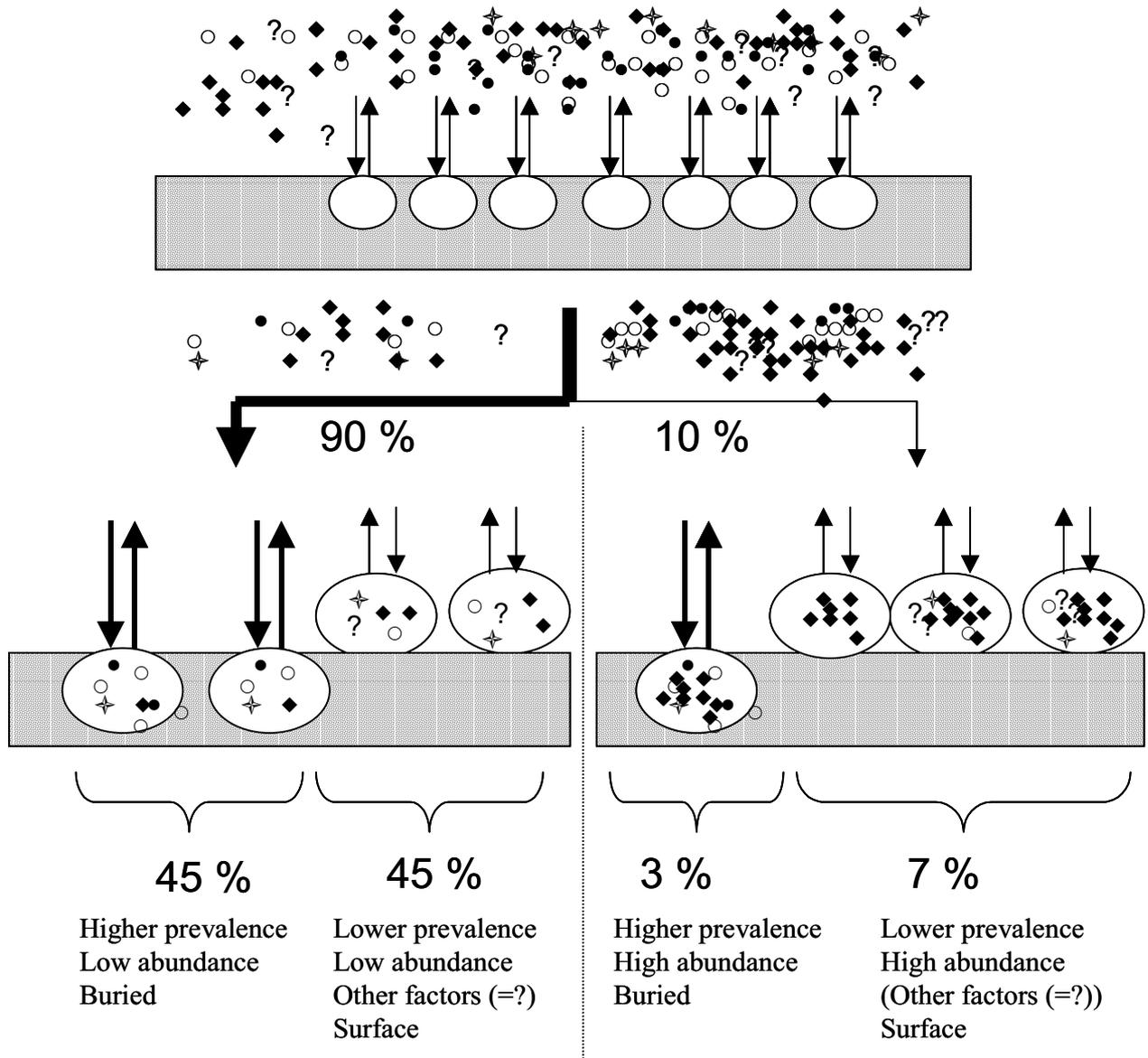


Fig. 10. *Cerastoderma edule*. Possible scenario of cockle infestation by digenean cercariae and its effects on burrowing ability, based on results at station La Canelette. Cockles may be infected by several digenean species (●,○,◆,✦) through their pumping activity (arrows). Like in most settlement processes, infection follows an aggregative law with 90% cockles much less infected than the other 10% (see Fig. 8). At low infection level, the ratio buried: surface cockles is close to 1. Parasites are not responsible for the position of cockles, which can be attributed to other factors ('?'); this is the case of *Labratrema minimus* infection. Among the 10% highly infected cockles, the majority of cockles are at the sediment surface due to metacercariae load (especially by a dominant species '◆' like *Himasthla quissetensis*) and/or other factors ('?'). When cockles are at the surface, their pumping rate is lower (finer arrows) and consequently the probability of being infected by non-dominant digeneans is lower (inducing lower prevalence). This scenario highlights the obvious role of other factors than parasites in explaining this important flow of cockles towards the sediment surface

cycle. Favourization occurs if the parasite itself induces migration of cockles towards the sediment surface. *H. quissetensis*, like other Himasthlinae trematodes, is essentially encysted in the cockle foot (Lauckner 1984). Even if this parasite is considered less debilitating to cockles than *Labratrema minimus*, the larval stages are not simple inert cysts waiting for transmission (Holmes & Bethel 1972, Dobson 1988, Moore & Gotelli 1990, Poulin 1994). According to several authors (Thomas & Poulin 1998, Jensen et al. 1999, Poulin 1999), heavily infested cockles by Himasthlinae are unable to burrow. Such inability is considered by Thomas & Poulin (1998) as an adaptive manipulation of host behaviour by the parasite. Poulin (1999) showed that this indirect effect of the parasite manipulation split the New Zealand cockle *Austrovenus stutchburyi* population into 2 distinct ecological categories, 'buried' and 'surface cockles', the latter existing solely because of the parasites.

At both sampling stations, we obtained contrasting results on *Himasthla quissetensis* dominance in surface cockles which occurred only at Banc d'Arguin. Therefore, at both stations the trend was similar (Fig. 10), with a different threshold beyond which cockles were migrating towards the surface. An approximate calculation leads to the conclusion that at Banc d'Arguin 8% of cockles from the studied cohort emerged due to a favourization process by *H. quissetensis* (vs 2% at La Canelette).

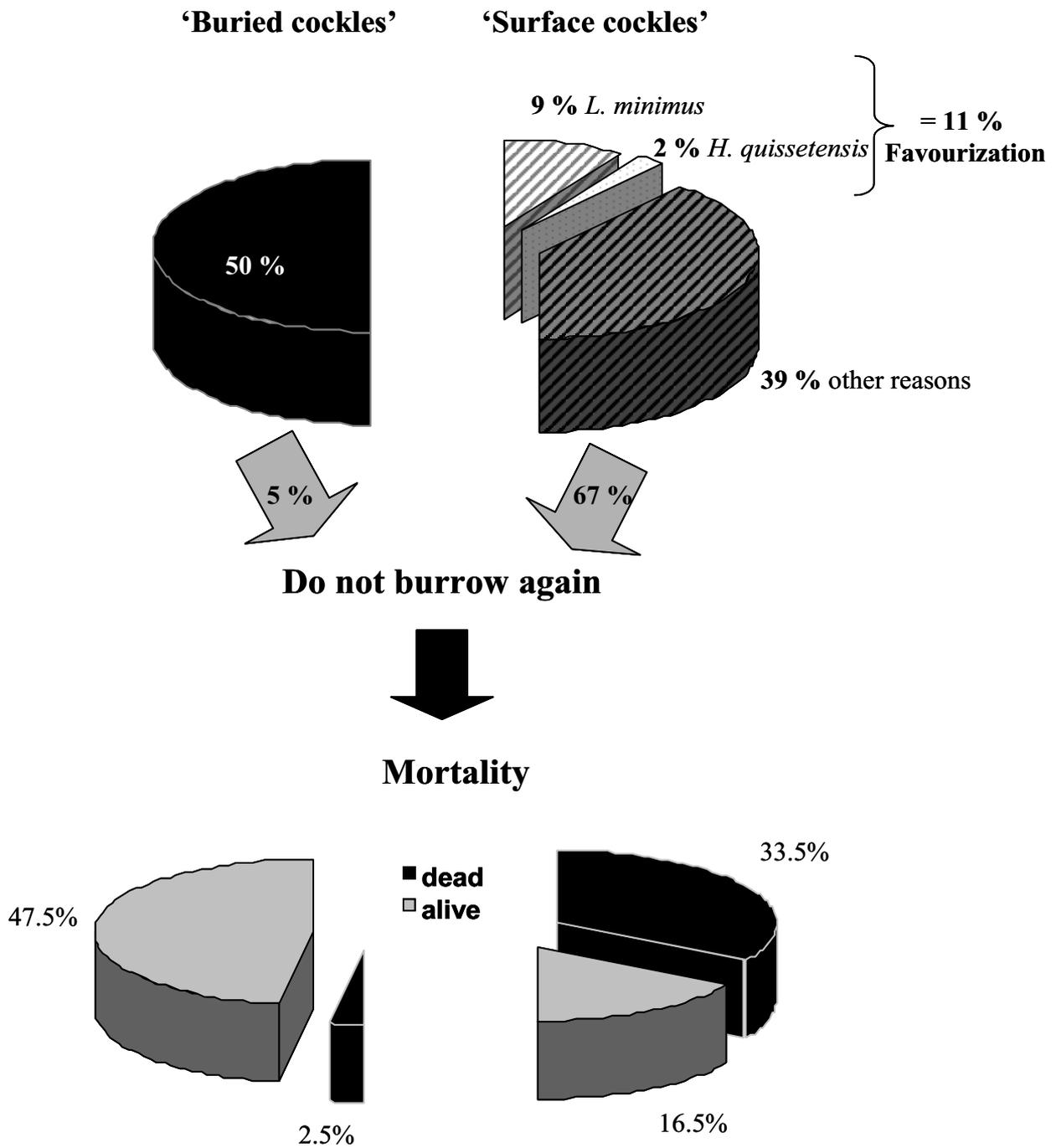


Fig. 11. *Cerastoderma edule*. Percentage of adult cockles at La Canelette remaining in the sediment or emerging, in 1 yr, and mortality related to cockle position

Is there any effect of the digenean community on cockles?

The occurrence of such a diverse parasite community as that found in the cockle populations of Arcachon Bay (Fig. 5) raises the question of its possible effects on host dynamics (Deltreil & His 1970, Lester 1984, Jensen & Mouritsen 1992, Mouritsen & Jensen 1997, de Montaudouin et al. 2000). Both parasite communities (Banc d'Arguin and La Canelette) were discriminated by correspondence analysis. However, the analysis did not discriminate a specific community for surface cockles at La Canelette.

At Banc d'Arguin, for each month, the position of surface cockles compared to buried cockles on Axis 1 suggested a slight discrimination (confirmed in Fig. 5). Specific prevalence was moderately higher in buried cockles, which are fitter and therefore exhibit a higher pumping rate (de Montaudouin et al. 1998, 2000, Javanshir 1999).

The use of prevalence as a dependent variable was motivated by the impossibility to use abundance when considering the parasites that infest cockles as primary hosts. But precision is lost concerning the abundance of infection of parasite species using cockles as intermediate hosts and explains why results concerning *Himasthla quissetensis* are not recovered here.

At La Canelette, where the survey was the most intense, we propose the following scenario in order to understand the possible effect of cockle infection on cockle burrowing ability. Concerning the 1996 cohort (adults \approx 20 mm), 50% of the individuals come out at the surface of sediment in 1 year (Fig. 11). This percentage is consistent with the theory developed in Fig. 10. The 2 dominant species *Labratrema minimus* and *Himasthla quissetensis* induce the emergence of 11% (9 + 2%, respectively) of cockles (Fig. 11). The other 39% emerge for unexplained reasons (tidal rhythm, bacteria, protozoans, etc.). Even if

favourization plays a modest role (~11% at La Canelette and ~10% at Banc d'Arguin) in cockle emergence, the total emergence rate, i.e. 50% of the adult population in 1 year, is high and puts cockles in an abnormal position (67% of surface cockles do not burrow again, causing the death of 33.5% of the emerged cockles; Fig. 11), which is much favourable for parasites.

Acknowledgements. We would like to express our deepest thanks to P. Marraco (our sailor), P. Lebleu and all students for their generous assistance in the field; K. M. Mouritsen for his first reading and critical assessment of the manuscript. Many thanks to J. J. Boubert and the SEPANSO for the access to the study site 'Arguin'. The study is a contribution to the French Programme on Coastal Environments (PNEC, Programme National Environnement Côtier, Contract IFREMER/CNRS, UMR 5805 no. 00/1/14073 to G.B.).

**Cockle (*Cerastoderma edule*) population mortality :
the role of digenean parasites**

C. Desclaux, X. de Montaudouin , G. Bachelet

Laboratoire d'Océanographie Biologique, UMR 5805 CNRS, Université Bordeaux 1,

2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France

E-mail : c.desclaux@epoc.u-bordeaux.fr

RESUME:

Les modalités d'infestation du parasite digène, *Himasthla quissetensis*, dans son hôte intermédiaire la coque, *Cerastoderma edule*, et l'impact de ce parasite sur les populations de coque ont été quantifiés. Une expérience de transplantation de deux ans et un suivi de quatre années ont été menés dans le Bassin d'Arcachon, une lagune macrotidale sur la côte Atlantique dans le sud-ouest de la France. Des coques peu infestées en *H. quissetensis* ont été transplantées à la Canelette, une station avec de fortes infestations. Cette expérience a montré que l'infestation débute en mai lorsque la température de l'eau atteint 17°C et cesse en novembre (12°C). Il n'y a pas d'infestation entre novembre et avril. Les suivis mensuels dans les deux stations, Arguin et La Canelette, ont confirmé que l'infestation des coques par *H. quissetensis* a lieu pendant la période estivale de l'année mais dépend également de la taille des individus (> 8mm). De plus, le taux de croissance est également un facteur clef pouvant expliquer la phénologie d'infestation. En novembre, dans les deux stations, l'abondance parasitaire moyenne des coques en *H. quissetensis* décroît. Le taux de mortalité des parasites dans les coques est très faible avec aucune tendance saisonnière et ne peut pas expliquer une telle décroissance. Par conséquent, la chute en *H. quissetensis* est interprétée comme traduisant la mortalité des coques les plus parasitées. La contribution des parasites dans la mortalité globale des coques a donc pu être estimée. A Arguin, la population de coque est caractérisée par une densité modérée, un fort taux de croissance et une courte durée de vie. La première année, la mortalité des coques est de 93% avec aucune contribution significative des parasites. L'année suivante, la mortalité est de 85%, dont 28% due à l'infestation par *H. quissetensis*. La population de coque de La Canelette est caractérisée par une faible densité, un faible taux de croissance et une longue durée de vie. La mortalité lors de la première année est proche de 100% sans aucune contribution parasitaire puisque les coques commencent seulement à être infestées lors de leur seconde année de vie. Les coques ayant survécu ont une

longévité pouvant atteindre 6 ans et une large part de leur mortalité est liée à l'infestation en *H. quissetensis*.

Cette étude décrit la dynamique du système *H. quissetensis* / *C. edule*. L'importance de la croissance de l'hôte et de la température de l'eau dans l'initiation de l'infestation parasitaire a été démontrée. L'intensité d'infestation et ses effets sur la mortalité sont fortement dépendant de la croissance et de l'environnement.

Mots clefs : *Cerastoderma edule*, mortalité, Digènes, *Himasthla quissetensis*

ABSTRACT:

Infection patterns of the digenean trematode *Himasthla quissetensis* in its intermediate host, the cockle *Cerastoderma edule*, and the impact of this parasite on cockle populations were quantified. A two-year transplant experiment and a four-year survey were conducted at Arcachon Bay, a coastal lagoon in the Atlantic southwestern coast of France. Cockles free of *H. quissetensis* were transplanted at La Canelette, a station with high infection. This experiment showed that infection began in May when the water temperature reached 17°C and stopped in November (12°C). There was no infection between November and April. Monthly surveys at two stations, Arguin and La Canelette, confirmed that cockle infection by *H. quissetensis* occurred during the warmer period of the year but was also dependent on cockle shell length > 8 mm. Therefore, growth rate was also a key factor explaining infection phenology. In November, at both stations, the mean parasite abundance of *H. quissetensis* in cockles decreased. The mortality rate of parasites in cockles was very low with no seasonal pattern and did not explain this decrease. Consequently, the decrease of *H. quissetensis* was interpreted as the mortality of heavily-infected cockles and the contribution of parasites to global cockle mortality could be estimated. At Arguin, the cockle population was characterized by moderate abundance, a high growth rate, and a short lifespan. The first year, cockle mortality was 93 % with no significant contribution by parasites. The following year, mortality was 85 % with 28 % due to *H. quissetensis* infection. The cockle population at La Canelette was characterized by low abundance, low growth rate, and a high lifespan. Mortality in the first year was almost 100 %, with no contribution by parasites, which started to infect cockles in the second year only. The remaining cockles had a long lifespan (up to 5 yr) and a large part of their mortality was linked to *H. quissetensis* infection. This study described the dynamics of the *H. quissetensis*/*C. edule* system. The importance of host growth and water temperature in the initiation of parasite infection was demonstrated. The intensity

of infection and its effect on mortality were also closely dependent on growth and environment.

Key words : *Cerastoderma edule*, mortality, digenean, *Himasthla quissetensis*

INTRODUCTION

Among the biotic factors that govern population dynamics of marine benthic invertebrates, parasitism has received little attention (Mouritsen & Jensen 1997, Desclaux et al. 2002). Digenean trematodes, however, are dominant macroparasites of bivalves and gastropods in marine ecosystems (Lauckner 1984b, Hines et al. 1997, de Montaudouin et al. 2000, Desclaux et al. 2002). They have several detrimental effects on physiology (Jensen et al. 1999) and behaviour of their host (Holmes & Bethel 1972, Moore & Gotelli 1990, Combes 1991, Poulin 1995). The ultimate result can be host death (Deltreil & His 1970, Jonsson & André 1992), but few studies concern this direct impact at population scale.

The cockle, *Cerastoderma edule* (L.), is a highly abundant bivalve in European estuarine and marine sheltered sandflats, and harbours a large variety of digenean species. A single cockle can be infected by more than 7 species (Lauckner 1971, de Montaudouin et al. 2000). In terms of prevalence (=percentage of infected hosts), the Echinostomatidae are the most abundant digeneans. In Arcachon Bay, France, the 31-collar spine *Himasthla quissetensis* Miller & Northup, 1926, which was erroneously determined as *H. continua* Loos-Frank, 1967 by de Montaudouin et al. (2000), is the most prevalent echinostomatid in cockles (Desclaux et al. 2002). *H. quissetensis* has also been observed at Woods Hole (Mass., USA) by Stunkard (1938), Curtis & Hurd (1983) and Curtis (1985) at Port Saint-Louis (a Mediterranean lagoon close to Marseille) by Prévot (1974) and in the Ria de Aveiro (a Portuguese Atlantic estuary) by Russell-Pinto (1993). In these locations, it can use different nassariid gastropods (*Ilyanassa obsoleta*, *Cyclope neritea* and *Nassarius reticulatus*) as primary hosts. Intermediate hosts are less specific, although the bivalves are *Cerastoderma* spp. in Europe (Lauckner 1983, Russell-Pinto 1993, de Montaudouin et al. 2000, Desclaux et

al. 2002) and *Mya arenaria* in North America (Uzmann 1951) are the most frequently parasitized.

H. quissetensis encysts in the bivalve foot as metacercariae. Studies of parasite-induced mortality in molluscan hosts have shown how encysted parasites (passively transmitted) may modify the intermediate host behaviour (Bartoli 1976, Lauckner 1983, Lauckner 1984a, Bowers et al. 1996, Poulin et al. 1998, Jensen et al. 1999), thereby increasing the intermediate host's probability of being eaten by the definitive host (Holmes & Bethel 1972, Moore & Gotelli 1990). Such a phenomenon involving *H. quissetensis* (=indirect mortality by favourization) has been recently studied with *C. edule* in Arcachon Bay by Desclaux et al. (2002), who demonstrated that *H. quissetensis* could be involved in 2 to 8% of adult cockle mortality.

The metacercarial parasitic larval stage is usually considered less debilitating than the rediae stage (Lauckner 1983). Nevertheless, metacercariae are not simply inert cysts waiting for transmission (Moore & Gotelli 1990). But Lively & Esch (1984, in Jokela et al. 1999) emphasized that it is difficult to determine how encysted parasites affect directly host mortality independent of predation mortality.

Digeneans rarely leave any scar on the host shell (Bartoli 1976), thus preventing inference of their role in host mortality events. Therefore, the only solution is to monitor the mean abundance or the mean prevalence in host cohorts (Anderson & Gordon 1982, Lester 1984, de Montaudouin et al. 2003). The decrease of these indices signifies either a metacercarial death or the death of the most infected individuals in the host cohort. A decrease of parasite abundance due to mortality, however, can also be balanced by an infection event and the final result consequently misinterpreted. It is therefore necessary to acquire a good knowledge of infection kinetics.

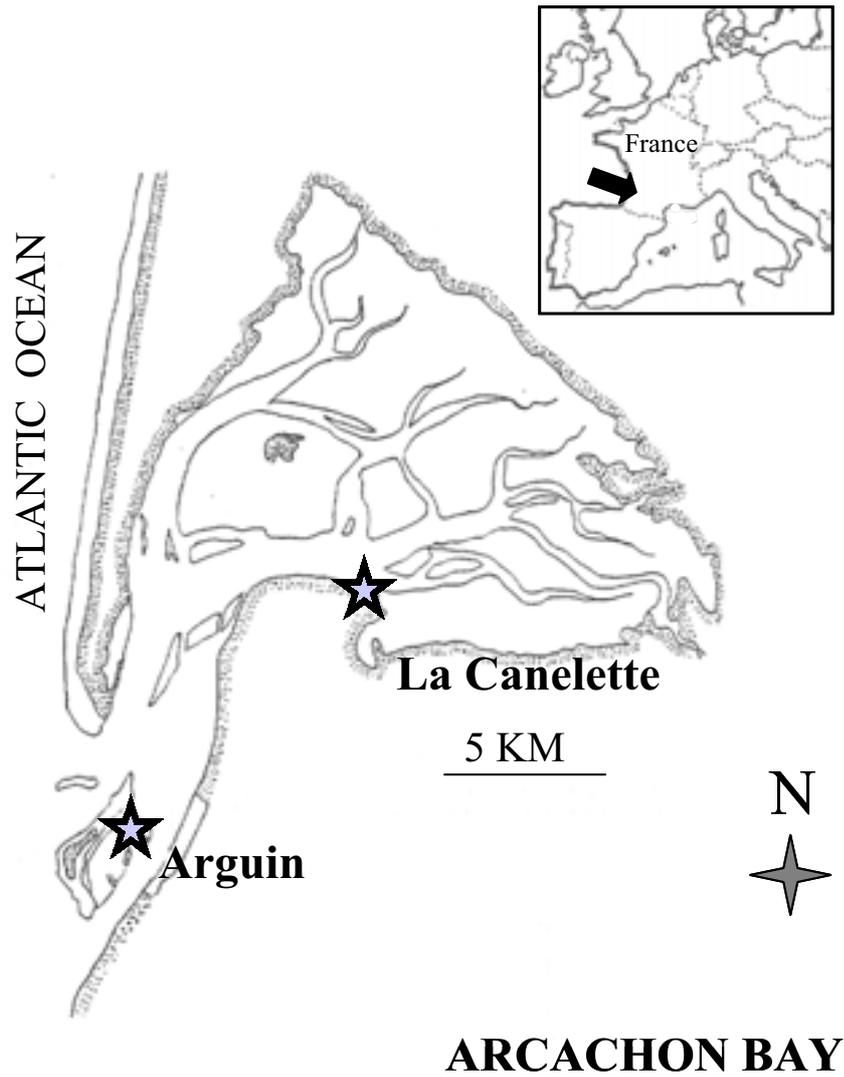


Fig.1. Location of the two sampling stations (La Canelette and Banc d'Arguin) in Arcachon Bay.

The present study consisted of two parts: (i) the period of infection was precisely identified through a transplant experiment of unparasitized cockles to a site where infection naturally occurred; (ii) knowing infection patterns, a 4-yr monitoring of two cockle populations and their *Himasthla quissetensis* burden allowed to demonstrate that these parasites were involved in their host mortality.

MATERIAL AND METHODS

Study area

This study was conducted in Arcachon Bay (44°40'N, 1°10'W), a 156-km² macrotidal lagoon on the southwestern Atlantic coast of France (Fig. 1). This shallow lagoon is characterized by semi-diurnal tides (maximum tidal range 4.35 m). Important water exchanges occur with the ocean through the southwest entrance of the lagoon and are estimated at 370.10⁶ m³ for an average spring tide and 130.10⁶ m³ for a neap tide. Freshwater inputs are essentially due to the Leyre river (south-east of the lagoon) with 660. 10⁶ m³ per year (Bouchet, 1985).

A first study site (Arguin) is a sandy bank situated in the most oceanic part of the lagoon. Salinity remains high year-round (32-35 psu) (Auby et al. 1999). Mean surface water temperature fluctuates between 7°C in winter and 23°C in summer but surface sediment temperatures can reach -1°C and 32°C, respectively (de Montaudouin et al. 2003). Sediment is a medium sand (median grain size: 350 µm; silt-clay content: 1-5 %; organic matter content: 0.4-1.5 %) (de Montaudouin 1996). The cockle population is located at 1.9 m above chart datum (CD).

The second study site (La Canelette) is in the less oceanic, eastern part of the lagoon. This station is characterized by a salinity range of 22-32 psu (Bouchet 1968) and a water

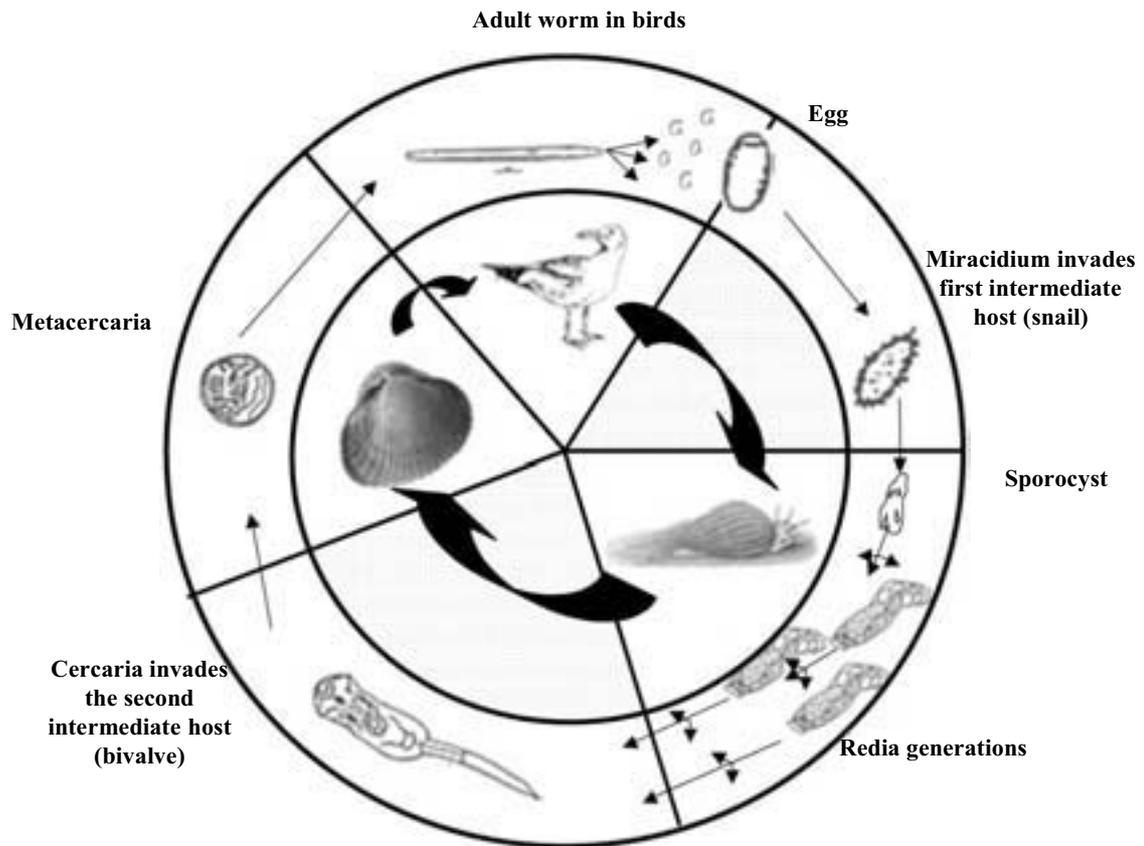


Fig. 2. Life cycle of the digenean *Himasthla quissetensis*

temperature fluctuating seasonally between 1°C and 28°C, and sediment temperature can reach -3°C to 43°C at the surface (de Montaudouin et al. 2003). This sandflat is localized nearby Arcachon harbour. Sediment is a medium sand (median grain size = 225 µm) with 5.5 % of silt-clay and 0.7 % organic matter. The sampling area is situated at 2.7 m above CD.

Biological models

The parasite. Like many digeneans, *Himasthla quissetensis* has several larval stages and requires several hosts to complete its life cycle (Fig. 2). Adult worms, most often located in the alimentary tractus of the final host (Lariidae birds), release eggs in bird faeces. Eggs develop into free-swimming ciliated larvae, called ‘miracidium’. These larvae penetrate the first intermediate host, the gastropod, *Nassarius reticulatus* (L.) in Arcachon Bay (Raigné 2000). Miracidia shed their epithelium after penetrating the gastropod host where they evolve as rediae. Asexual reproduction within the rediae leads to the formation of thousands of new larvae, the cercariae, that emerge from the snail and actively swim for six to twelve hours (Stunkard 1938). Cercariae penetrate the intermediate host, *Cerastoderma edule*, at the inhalant siphon and encyst as metacercariae. After being ingested with the cockle by the final birdhost (predator), metacercariae develop as adult worms.

The host. The edible cockle, *Cerastoderma edule*, is one of the most common intertidal bivalves in sandy shores and estuaries of NE Atlantic. It ranges from Barents Sea to the Morocco coast (Tebble 1966). Located in the upper centimetres of the sediment (Zwarts & Wanink 1989), cockles can emerge from sediment due to sediment erosion (Richardson et al. 1993), oxygen depletion (Wegeberg & Jensen 1999), or pathology (Bowers et al. 1996, Desclaux et al. 2002). Like other suspension-feeders, cockles are parasitized mostly through their ventilatory activity (Wegeberg et al. 1999), with parasites entering by the inhalant siphon.

Field transplant experiments

Transplant experiments were carried out in 1999 and 2000 at La Canelette. Both years, cockles were collected in February at Arguin where infection by *Himasthla quissetensis* is low (Desclaux et al. 2002). The older and most abundant cockle cohort was selected in order to maximize infected cockles at the destination site, larger individuals being more frequently infected. Each year, a total of 1500 cockles were measured and their shells marked with a spot of paint. At the beginning of both experiments, shell length (25.5 ± 0.3 mm (mean \pm ES)) was similar ($p > 0.05$). The day following collection, marked cockles were deployed at La Canelette, on a 1 m x 6 m area, i.e. at a density of 250 ind m⁻². Such a density was consistent with natural densities observed in Arcachon Bay and more particularly at Arguin (de Montaudouin 1996). Every month, 20 marked cockles were collected and dissected, and the mean abundance of infection by *H. quissetensis* metacercariae was calculated. Abundance of infection was defined as the number of individuals of a particular parasite species per host examined (infected + uninfected) (Margolis et al. 1982, Bush et al. 1997).

Water temperature was measured at both origin and transplant sites with a Prosensor Thermic Tidbit probe (period = 15 min., precision = 0.4°C). Data were collected regularly with an infrared optic shuttle and transferred to a PC with BoxCar Pro (Version 3.51 for Windows) software.

Host and parasite dynamics survey

Cockles were sampled monthly at La Canelette and Arguin from October 1997 to October 2001. Six 0.25-m² quadrats penetrating 10 cm deep into the sediment were taken and washed on a 1-mm mesh sieve. When the number of adult cockles was insufficient, more individuals were collected to obtain at least 20 individuals. Cockles were counted and measured with callipers to the nearest 0.1 mm to establish abundance and size structure of the

populations. Due to the generally low abundance of cockles, cohorts were identified by comparing individual sizes to population growth curves previously established for these sites (G. Bachelet unpublished data) or by counting shell rings.

A total of 3984 cockles were dissected (1513 from Arguin and 2471 from La Canelette). Digenean parasites were searched for in collected cockles by squeezing the flesh between two large glass slides and examining it with transmitted light under a stereomicroscope. Only the dominant *Himasthla quissetensis* was taken into account in this study. Metacercariae of *H. quissetensis* were identified by the presence of 31 collar spines around the oral sucker and by the cyst diameter ($\varnothing = 140 - 190 \mu\text{m}$; Stunkard 1938, Prévot 1974). Abundance of infection by this digenean was calculated. Empty cysts were also counted and were assumed to be dead metacercariae of *H. quissetensis* when their diameter was similar. The median number of metacercariae was preferred to the mean number because of the aggregate distribution of parasites in host populations.

Data analysis

For each site, mean monthly data (cockle shell length and abundance, median abundance of *H. quissetensis*) were first calculated for each age class, then pooled over the four years of monitoring in order to integrate inter-annual variability. For example, infection pattern of first year cockles was the mean of the first year infection pattern of cockles recruited in 1998 - 2001.

During the non-infection period (i.e. from November to April according to transplant experiments, see Results), a decrease in parasite abundance was observed. Assuming that this decrease was the result of the most infected cockle mortality, we estimated the number of cockles which should have disappeared. We proceeded by iteration from the data base. This

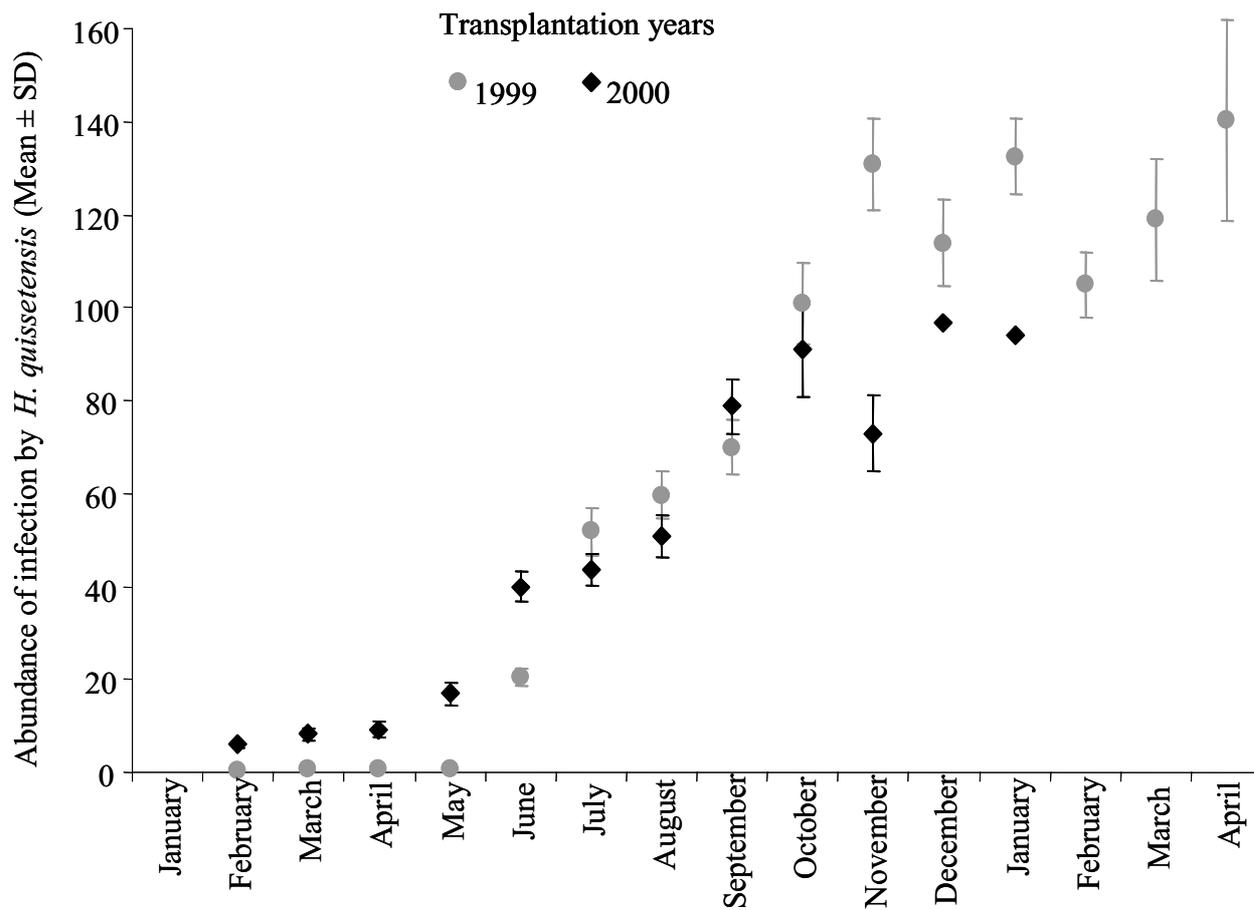


Fig. 3. *Cerastoderma edule*. Mean monthly abundance of infection [number of metacercariae per host] (\pm ES) by *Himasthla quissetensis* in adult cockles transplanted from Arguin (as unparasitized animals) to La Canelette

was reiterated until the infection abundance reached the next April value. Infection abundance in November and April was also statistically compared with a one-way ANOVA. Data were log transformed and homogeneity of variance was previously verified with Cochran test.

The number of dead metacercariae was also compared between November and April of the following year. A non-parametric Kolmogorov-Smirnov test was performed because homogeneity of variance was never satisfied, even after log transformation.

RESULTS

Transplant experiments

During the two years of transplantation, experiments showed that cockles were not infected by *Himasthla quissetensis* during the colder period (Fig. 3). Infection began in May, when temperature reached about 17°C (Fig. 4). Mean parasite abundance increased progressively and reached a threshold (120 and 90 metacercariae cockle⁻¹ in mean, in 1999 and 2000, respectively) of infection by October/November when temperature decreased to about 12°C (Fig. 4). This threshold confirmed the absence of a potential winter infection of cockles by the parasite.

Cockle population dynamics

Cockle populations in the two sites highly differed in abundance (Fig. 5) and individual growth rate (Fig. 6). At Arguin, recruitment began in April-May, and the maximum abundance of juvenile cockles (on 1-mm mesh sieve) occurred in June with > 2000 ind. m⁻². In June of the second year, the mean cockle shell length was 23.6 mm and the mean abundance was about 100 ind.m⁻² (i. e. 95% mortality during the 1st year of life).

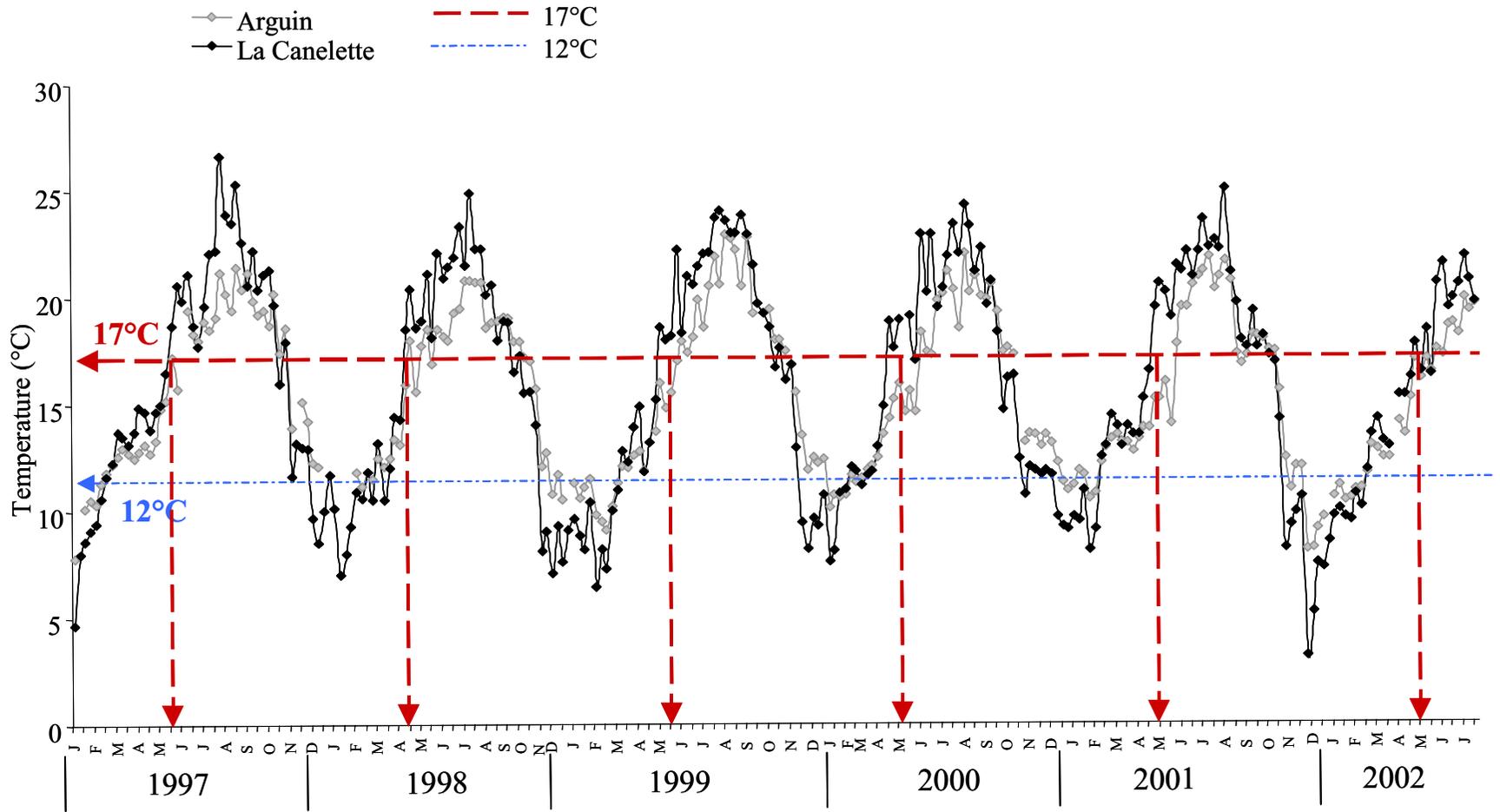


Fig. 4. Sea water temperature variations from 1997 to 2002 in both study sites. Horizontal red and blue arrows show water temperature of 17°C and 12°C, respectively. Red vertical arrows pointed the month for which water temperature was around 17°C,(i.e. water temperature required *in situ* to involve a digenean infection).

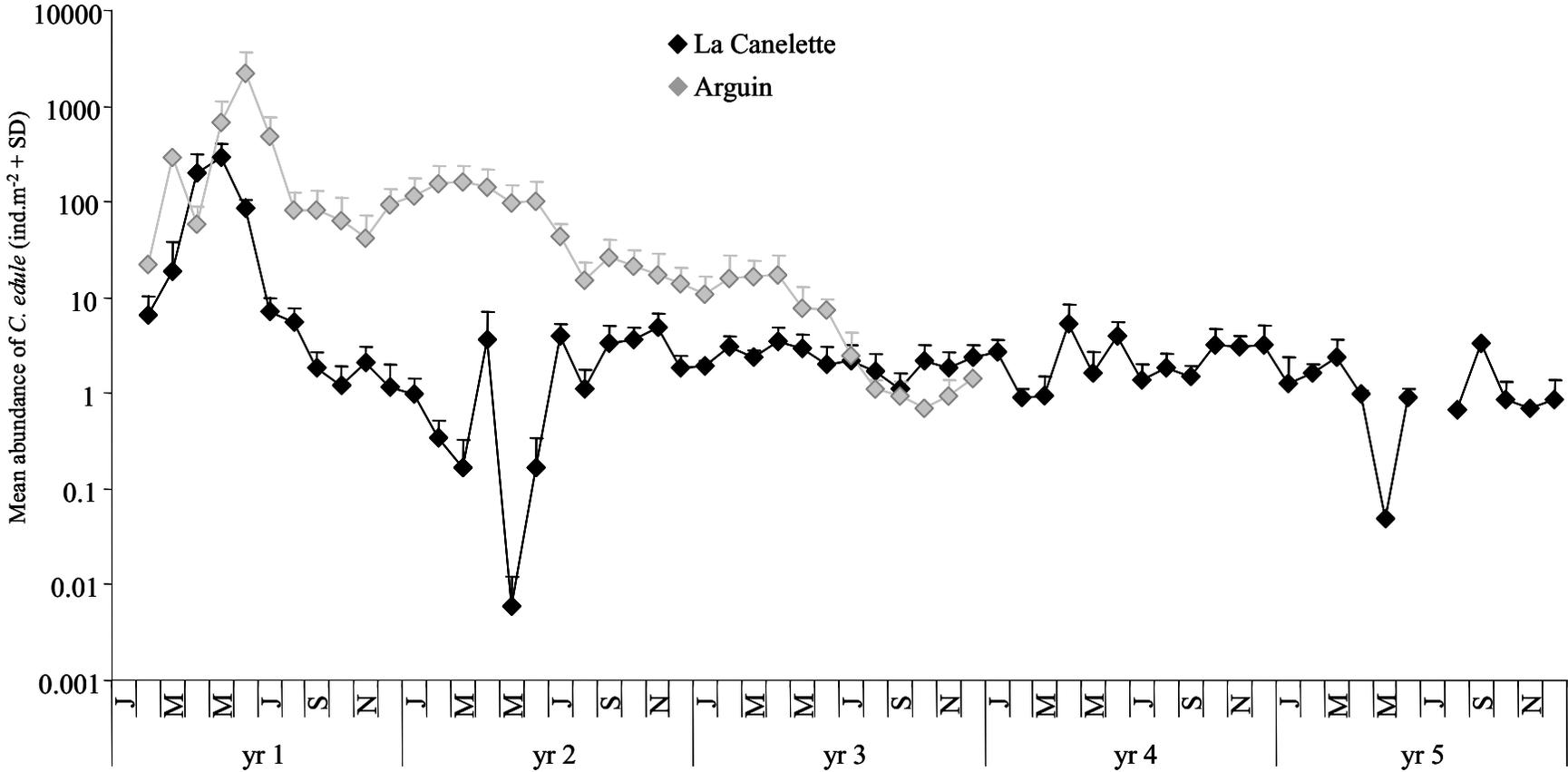


Fig. 5. Mean abundance (ind m⁻² + SD) of cockles, from recruitment to death of a theoretical cohort

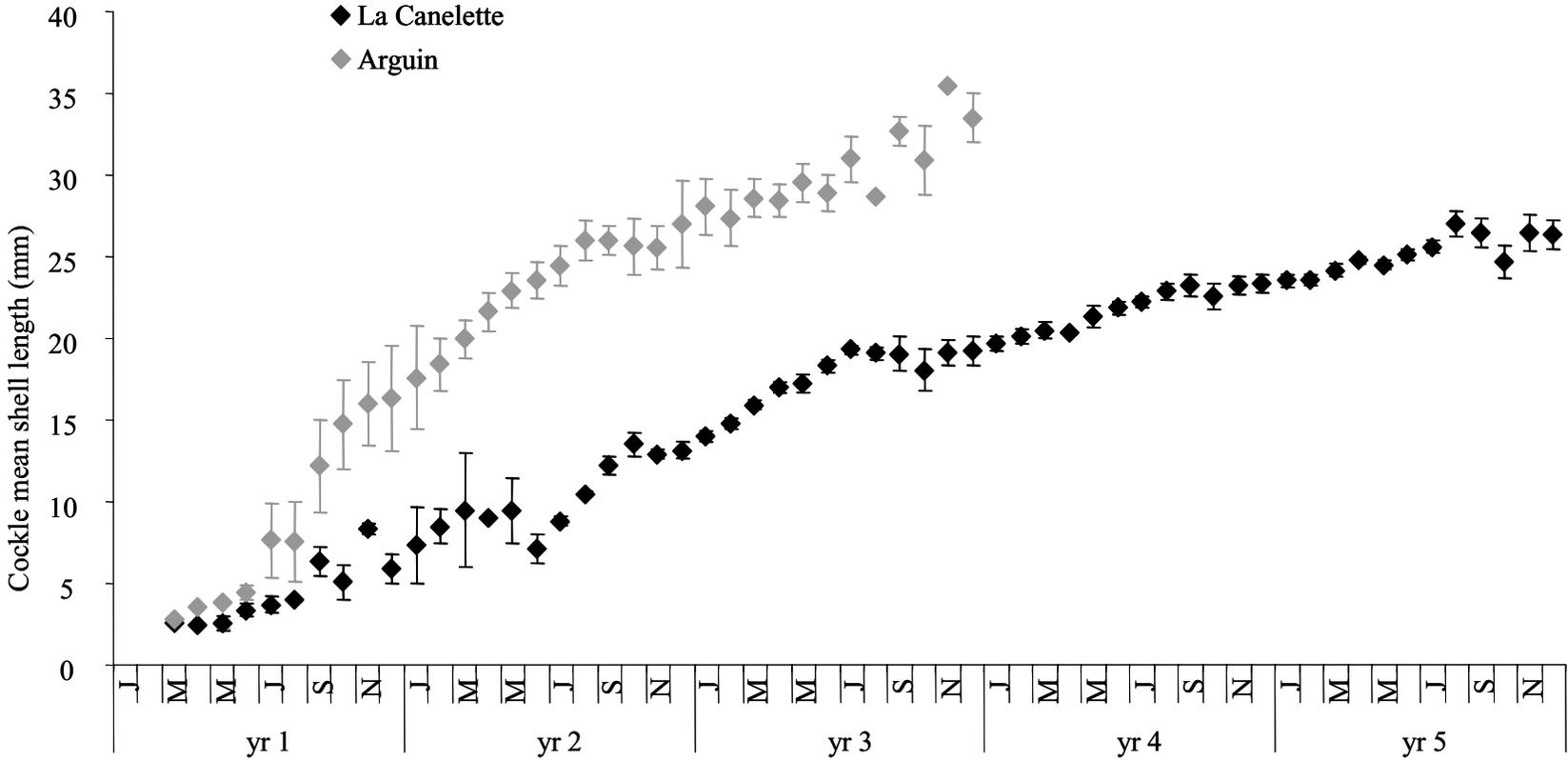


Fig. 6. Mean cockle shell length (mm ± SD) from recruitment to death of a theoretical cohort

In June of their third (and last) year, cockles had a shell length of 28.9 mm and an abundance < 10 ind.m⁻² (i.e. 90% mortality during the 2nd year of life).

At La Canelette, the cockle population was much more scarce. The peak of juveniles occurred in May with only 285 ind.m⁻². Within 3-4 months, the abundance fell to 2-5 ind.m⁻² (~98% mortality), then remained nearly constant. Longevity at La Canelette can be estimated at 4.5 yrs (vs. 2.5 yrs at Arguin). Growth rate was much lower at La Canelette than at Arguin: a size of 20 mm was reached after about 1 and 3 yrs, respectively. The mean maximum shell length also was lower at La Canelette (26 mm) than at Arguin (34 mm).

At both sites, calculation of cockle mortality rates by classical methods (Gulland 1969) was not possible for different reasons. At Arguin, cockle abundance highly fluctuated due to hydrodynamic displacement of sand banks, which mainly occurred in winter (December-March). At La Canelette, abundance was too low to calculate the mortality rate. Therefore, cockle mortality was calculated through the survey of parasite infection.

***H. quissetensis* infection phenology**

In both stations, the general pattern of infection was similar, with an increase of *H. quissetensis* abundance during the warmer period and a decrease during the colder period (Fig. 7. A et B). Parasite infection intensity differed between stations, however.

At Arguin, infection of juveniles began in July (Fig. 7. A), when cockle length (L) = 7.6 mm and sea water temperature T = 19°C. Mean *H. quissetensis* abundance (HA) progressively increased and reached a maximum in November (HA= 15 metacercariae cockle⁻¹, L= 16 mm, T = 13.5°C). During the first winter, HA decreased (though not significantly, ANOVA, p>0.05) down to 8 metacercariae cockle⁻¹ in the following May (L= 23 mm, T= 16.2°C). This decrease corresponded to a cockle mortality rate of 37% between November and May, during which the number of dead metacercariae remained low (mean of 0.26 cockle⁻¹

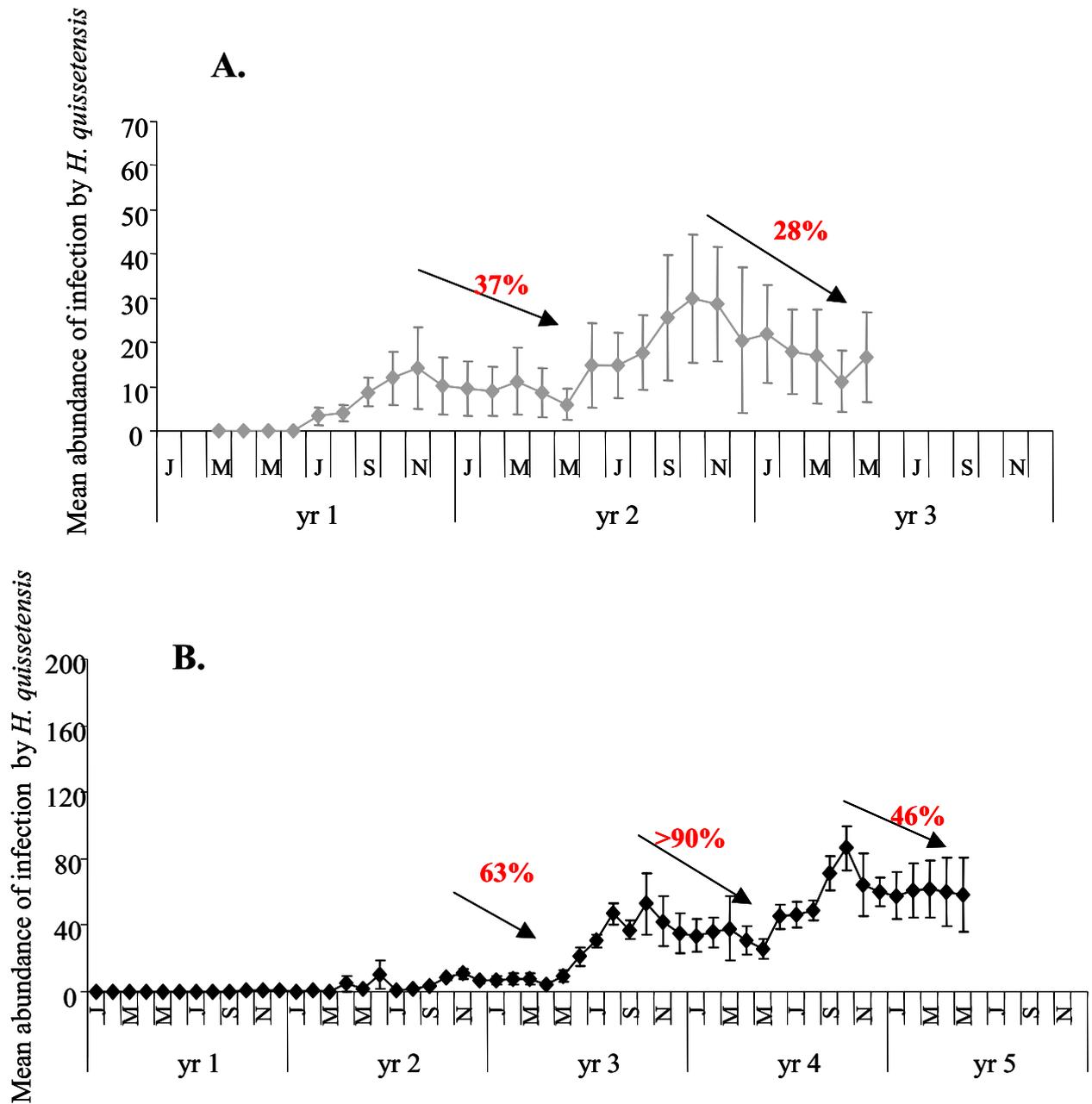


Fig. 7. *Cerastoderma edule*. Mean abundance of infection (\pm SD) by *Himasthla quissetensis* in cockles at Arguin (A) and at La Canelette (B) from recruitment to death of a theoretical cohort. Arrows show the percentage of cockle mortality.

¹ dead cysts) and constant ($p>0.05$) (Fig. 8). Infection began again in May of the second year and reached 32 metacercariae cockle⁻¹ in October (L= 25.6 mm, T=17.3°C). The abundance of infection decreased significantly ($p<0.05$) until April of the 3rd year (HA= 15 metacercariae cockle⁻¹, L= 28.5 mm, T = 12.4°C). The corresponding mortality was 28% (no increase in dead metacercariae (Fig. 8)). After May of the 3rd year, the number of cockles was insufficient to calculate mortality.

At La Canelette, infection began only the second year (Fig 7.B), in April (L=9.5 mm, T= 14.2°C), and increased slowly until November (HA=10, L= 13.5 mm, T = 11.6°C). Then, the abundance of infection decreased significantly ($p<0.001$) down to 4 metacercariae cockle⁻¹ by April (L= 15.9 mm, T= 12.6°C), while there was no significant increase ($p>0.05$) in dead metacercariae (Fig. 8). This decrease corresponded to 63% cockle mortality between November and April. The mean *H. quissetensis* abundance increased between May (T= 17.5°C) and October (HA=53, L=19mm, T= 16.4°C) of the 3rd year, then decreased again ($p<0.01$) until May (HA=31, L= 20.5 mm, T= 13.6°C). Infection of cockles increased until October to reach more than 50 metacercariae cockle⁻¹. During the 4th year, mortalities were the most important because 90% of the cockle population disappeared. Dead metacercariae abundance was more important for older cockles but not sufficient to explain these 90% of mortality. Older cockles (in their 5th year of life) are the most infected with more than 80 metacercariae cockle⁻¹ in October. After during the winter period, abundance of *H. quissetensis* decrease again. Then during this last period, the increase in dead metacercariae was not significant and the estimate of cockle mortality was 46%.

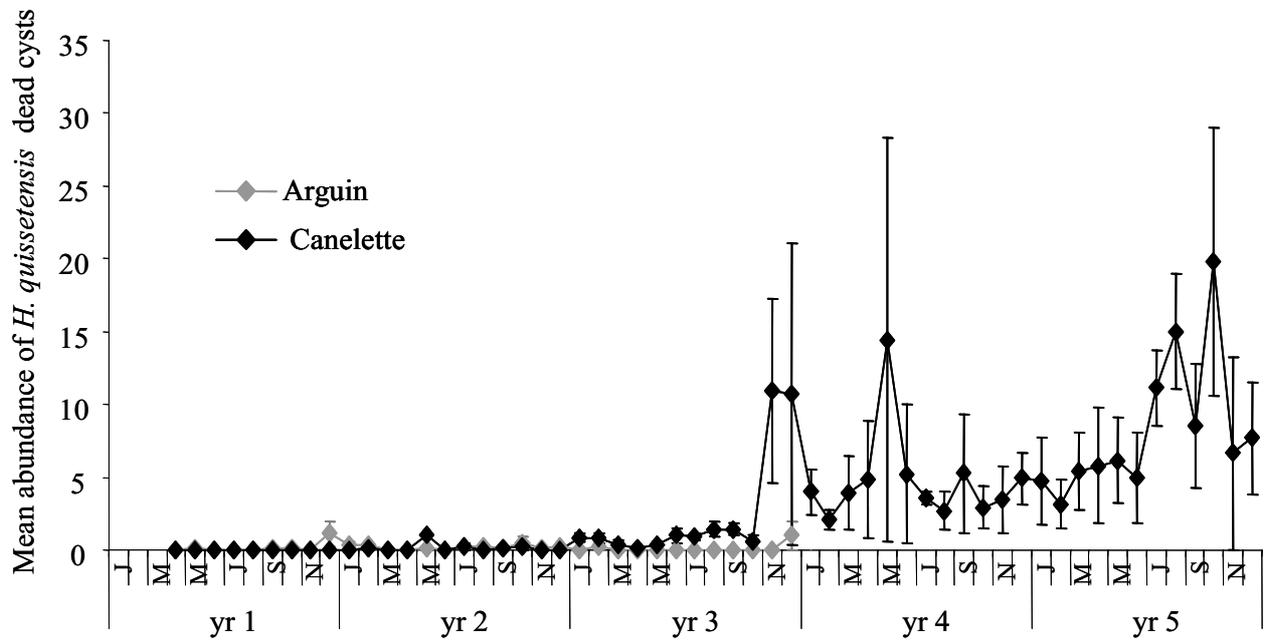


Fig. 8. *Cerastoderma edule*. Mean abundance of dead cysts (\pm SD) of *Himasthla quissetensis* in cockles, from recruitment to death of a theoretical cohort

DISCUSSION

Infection of the intermediate host by digenean cercariae occurs in the warmest period of the year (Meißner 2001, Coleman & Travis 1998). The temperature of maximal cercariae emission varies, however, between families, within the same family, and even between populations of the same species (Prévot 1974, Lauckner 1983). Our transplant experiments confirmed that *Himasthla quissetensis* cercariae infected cockles during the warmest months (from May to October), and that no infection occurred during the coldest season (from November to April). Craig (1975) experimentally induced the emission of *H. quissetensis* cercariae at 25°C but did not indicate any temperature threshold for cockle infection by this dominant parasite species. In our experiments, during both investigated years, infection started when water temperature reached 17°C (May) and definitively stopped in November (T = 12°C). The duration of cercariae infection in our transplantation site was slightly longer (6 months) than the duration observed by Prévot (1974) in the Mediterranean Sea (4-5 months). According to this author, cercariae shedding is irregular and depends on primary host activity. The primary host in the Mediterranean and Atlantic are different (*Cyclope neritea* and *Nassarius reticulatus*, respectively), which could partly explain differences in cercariae shedding between both locations.

Besides temperature and parasite presence, cockle size is another major factor in cockle infection patterns. At Arguin, infection occurred when shell length reached 8 mm, i.e. during the first summer. In contrast, at La Canelette, growth rate was much lower, mainly due to the high tidal level of the population (de Montaudouin 1996): an 8-mm shell length was reached during the first winter and, consequently, infection could only start the second summer. Cockle growth is therefore a determinant factor in infection kinetics, as it is also an important factor to assess the effect of predation on cockle dynamics (Seed & Brown 1978, Sanchez-Salazar et al. 1987b). The size/infection relationship is species-dependent. The 8-mm

cockle shell length threshold of infection by *H. quissetensis*, observed *in situ*, is similar to what was experimentally obtained by de Montaudouin et al. (In prep.) with this parasite species, but different from the threshold obtained with other *Himasthla* species (Jensen et al. 1999, Wegeberg et al. 1999). De Montaudouin et al. (In prep.) demonstrated that infection of cockles by *H. quissetensis* failed for cockles with shell length < 6 mm, at 20°C. Therefore, the absence of metacercariae found in the smallest cockles would result from a real lack of cockle infectivity (as already shown by Jensen et al. (1999), five days after infection) and not from the immediate mortality of newly infected juveniles, as suggested by Lauckner (1987).

Infection pattern in both study sites was consistent with transplant experiments. Cockle infection occurred always during the warmest season, from May to October/November. The intensity of infection increased with shell length, the largest cockles being the most infected. For example, at La Canelette, an average of 10 metacercariae was found in 14-mm shell length cockles at the end of the second summer, and 49 more were found at the end of the third summer (L=19 mm). The largest cockles ventilate more (André et al. 1993) and consequently inhale more cercariae (de Montaudouin et al. 1998). In contrast, the intensity of infection, at the same cockle shell length, was different in both sites, higher at La Canelette. This is due to environmental differences. At La Canelette, cockle abundance was much lower (so hosts did not 'compete' for cercariae), water temperature was higher, hydrodynamics was less dispersive, and final hosts (Lariidae) were more abundant than at Arguin. In contrast, other presumably unfavourable factors do not seem to affect cockle infection: at La Canelette, tidal level of the cockle population was higher than at Arguin and therefore time spent to filter was lower ($\approx 46\%$ vs. 59%), and there was no infected primary hosts (*Nassarius reticulatus*) near the cockles at La Canelette while there were many amongst Arguin cockles (Raigné 2000).

The transplant experiment demonstrated that no cockle infection occurred from November to April. The *in situ* survey, at both stations, did not show any winter maintenance of the mean number of *H. quissetensis* metacercariae (= live cysts) in cockles but a significant decrease. The decrease of the mean parasite abundance in a cohort can be interpreted either by the death of metacercariae in cockles (= increase of empty cysts), by the death of the most infected cockles, or both. At Arguin, the number of empty cysts was always very low, with a mean of 0.3 cyst cockle⁻¹, i.e. 1.7 % of the total number of metacercariae (live + dead). At La Canelette, the mean number of empty cysts was higher (5 cysts cockle⁻¹, 9.2 % of the total number of metacercariae) but showed no seasonal trend, and in particular no increase during the cold season. Consequently, the hypothesis of a decrease of the mean parasite abundance in cockles due to the death of metacercariae can be rejected. This decrease is due to parasite-dependent mortality. Such a dome-shaped curve of the parasite abundance (or prevalence) in its host in relation with cohort age has already been utilized as a parasite-dependent mortality index in other host-parasite systems, mainly with primary hosts (Bowers 1969, Schmidt & Fried 1997, Rantanen et al. 1998, Watters 1998, de Montaudouin et al. 2003).

The contribution of *H. quissetensis* to cockle mortality is thus demonstrated, but the assessment of a number of metacercariae beyond which cockle mortality becomes significant was not clarified. At La Canelette, mortality was significant when the abundance of metacercariae per cockle reached 10 (L = 13.5 mm), while at Arguin the threshold was 32, but for L = 25.6 mm. Therefore, this critical number of metacercariae per cockle inducing mortality (at the population scale) is likely to depend on an interaction between cockle length and environment characteristics.

The contribution of parasites to cockle population mortality depends on the site. At Arguin, the total cockle mortality during the first year (April to April) was 93 %, with no significant involvement of parasites. At this age and size, cockle mortality is mainly due to

predation by birds, crabs, shrimps and fishes (Hancock & Urquhart 1965, Sanchez-Salazar et al. 1987a, Sanchez-Salazar et al. 1987b, Griffith 1990, de Montaudouin 1995). During the second year, the mortality of survivors from the first year was 85 %, with 28 % due to *H. quissetensis*. Desclaux et al. (2002) showed that less than 2 % out of 28 % could be related to a favourization process, i.e. the parasite inducing the emergence of cockles and facilitating predation by a final host.

At La Canelette, the scenario was different. Recruitment was much lower than at Arguin and total cockle mortality reached almost 100 % in the first year, with no parasite contribution because cockles were too small. Cockle growth was low, and individuals remained a long time in the shell range where they were particularly vulnerable to crab predation (Sanchez-Salazar et al. 1987b). The few remaining survivors were characterized by a relatively low growth rate and a high longevity. The total cockle mortality per year was very low but was mostly due to parasites. At La Canelette, favourization was even smaller than at Arguin (Desclaux et al. 2002).

This study gives, for the first time, a precise phenology of cockle infection by an echinostomatid digenean and points out the interaction between temperature and host growth rate. This is also the first time that the responsibility of digenean parasites in their second intermediate host mortality was quantified. It has been shown that the role of parasites in cockle mortality was very different among sites. However, parasite-dependent mortality assessed here was certainly under-estimated because it is not yet possible to detect this mortality during infection period, *i.e.* during half of the year.

Acknowledgements :

A particular big thank to I. Kisielewski for having initiated these transplant experiments and to H. Blanchet for his help during *in situ* collection of molluscs whatever the weather was and for his happy laboratory company.

The authors are grateful to ARCHYD (Ifremer, Arcachon) for a part of the temperature data bases given to our disposition. Many thanks to J.J. Boubert and the SEPANSO for the access to the study site “Banc d’Arguin”. This study is a contribution to the French Programme on Coastal Environments (PNEC – Programme National Environnement Côtier (Contract IFREMER / CNRS – UMR 5805 no. 00/1/14073 to G. B.).

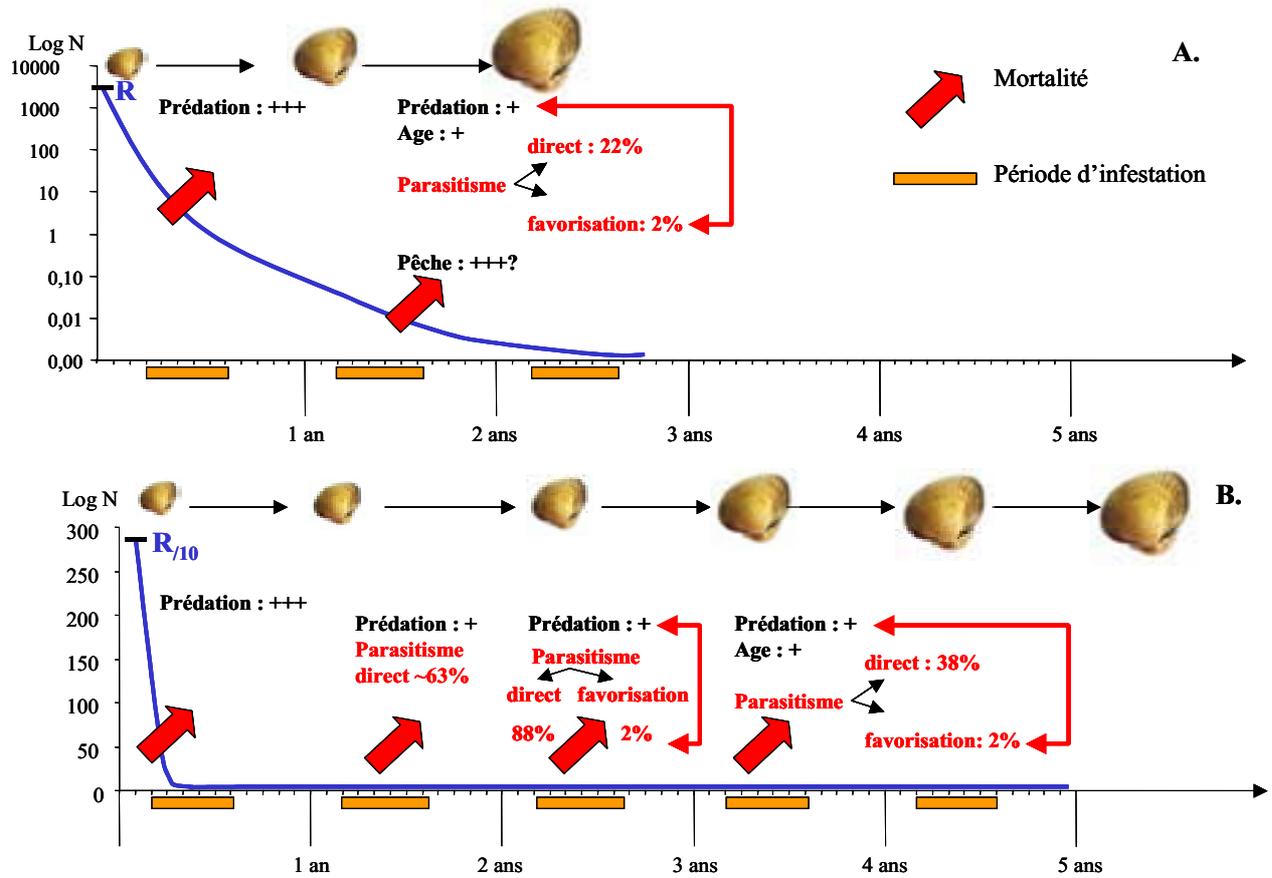


Figure VI.1. Schéma de synthèse des résultats obtenus dans le **Chapitre 6**. L'explication des différents scénarios de l'infestation parasitaire à Arguin (A) et à La Canelette (B) sont expliqués dans la conclusion de ce chapitre.

IV. CONCLUSION

La **Figure VI.1** schématise les résultats obtenus dans le chapitre 6. Elle illustre deux scénarios différents d'infestation parasitaire et de conséquences sur la mortalité des coques, dans deux environnements différents. Dans un environnement de type Arguin (A), caractérisé par un fort recrutement (R), une forte croissance individuelle, une mortalité de type II-III, et une longévité faible des coques, l'infestation parasitaire intervient rapidement (car la taille de vulnérabilité des hôtes est atteinte dès le premier été). L'essentiel de la mortalité est sans doute liée à la prédation. L'impact du parasitisme sur la mortalité ne se fait ressentir que la seconde année, sans doute avec une contribution équilibrée de la prédation (avienne) et de l'épuisement physiologique (âge). Bien sûr, épisodiquement, la pêche peut devenir le facteur de mortalité prépondérant. Dans un environnement de type La Canelette (B), les paramètres de la population de coque sont radicalement opposés : recrutement faible (R/10), croissance faible, mortalité de type III et longévité élevée. L'infestation est tardive (faible croissance et attente du second été) et va affecter une cohorte dont les effectifs sont très faibles, sans doute parce que les coques sont restées longtemps dans une gamme de taille de grande vulnérabilité aux prédateurs. Cependant, plus de la moitié des coques survivant chaque année va disparaître sous la pression parasitaire. A Arguin, comme à La Canelette, la mortalité liée à une favorisation sous l'effet des digènes reste très faible.

Le bilan semble finalement être que : 1) les coques remontent continuellement à la surface ; 2) les parasites digènes ne sont que modérément impliqués dans cette remontée ; 3) La présence de digènes 'auto-stoppeurs' (Thomas et al. 1998) est néanmoins difficile à déterminer sur le terrain en raison de leur discrétion mais aussi des traits de vie des différents

digènes; 4) les digènes induisent une mortalité directe de ses hôtes pouvant atteindre plus de 90% de la population à La Canelette pour des coques fortement infestées. Une étude récente vient de suggérer que les bactéries pourraient stimuler cette remontée des coques (Blanchet et al. 2003).

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

DISCUSSION GENERALE & PERSPECTIVES

Les effectifs et les biomasses des populations de mollusques bivalves fluctuent dans l'espace et dans le temps (Ducrotoy et al. 1991) en réponse à de nombreux facteurs biotiques et abiotiques. Parmi les facteurs abiotiques étudiés, notamment par de Montaudouin (1995) sur les populations de coques dans le Bassin d'Arcachon, la durée d'émersion, l'hydrodynamisme, la température, l'ensablement et le phénomène de ruissellement ont été identifiés. Les facteurs biotiques les plus étudiés ont été les compétitions intra- et interspécifique, la bioturbation, la prédation, les proliférations algales et la pêche. Mais le parasitisme, comme dans de nombreuses études, a juste été énoncé. Pourtant les parasites font partie intégrante des écosystèmes terrestres, marins et lagunaires, ne serait-ce que par leur omniprésence. Aussi, les objectifs de cette thèse étaient d'étudier le facteur parasitisme en tant que facteur biotique dans la régulation des populations de coque, *Cerastoderma edule*. L'écologie parasitaire, comme l'écologie générale, fait principalement usage de deux types de modèles : les uns, dits de génétique des populations, analysent les variations de fréquences alléliques dans les populations ; les autres dits de dynamique des populations (ou démographiques), analysent les variations d'effectif des populations (Combes 1995). C'est sous le volet dynamique de population que cette thèse a été menée.

Avant de débiter toute étude sur l'action des parasites sur les coques, il était nécessaire de dresser l'inventaire des Trématodes Digènes présents au sein des communautés de mollusques du Bassin d'Arcachon. Les gastéropodes ont particulièrement été pris en compte en raison de leur position de premier hôte intermédiaire. Aussi, onze espèces de mollusques ont été plus étudiées. Cette étude a mis à jour l'inventaire des espèces parasites de cette lagune grâce à l'identification de 21 familles et de 35 espèces (**Chapitre 3, Tableau III.5**). Parmi les découvertes étonnantes, deux Himasthlineae très présents en terme de prévalence et d'abondance ont été identifiés pour la première fois dans cette lagune, à savoir *Himasthla quissetensis* ainsi qu'une espèce jamais recensée en Europe et appartenant au genre *Curtuteria*. Les coques peuvent être infestées par 12 espèces différentes, avec de fortes

abondances pour certaines de ces espèces comme *H. quissetensis* ou, bien sûr, lorsque la coque sert de premier hôte par exemple pour *Labratrema minimus* qui envahit tous les tissus de cette dernière. Il apparaît donc clairement que les coques sont de vrais « réservoirs » à Digènes, confirmant les observations faites par Lauckner (1983) et de Montaudouin et al. (2000) quant à la grande capacité des coques à être infestées par de nombreux Digènes. De plus, bien que présents dans de nombreux écosystèmes à toutes latitudes et longitudes, les parasites sont cependant plus concentrés dans les zones de type lagunaire. En effet, Bartoli (1976) avait déjà observé le même phénomène dans les milieux méditerranéens où il observait un parasitisme très intense dans les milieux lagunaires confinés. Thomas et al. (1997) considéraient également l'importance biologique du parasitisme dans les lagunes et les marais, par comparaison avec les écosystèmes adjacents. Selon ces auteurs, les cycles et la transmission des parasites sont favorisés dans ces milieux peu profonds avec des densités élevées d'organismes et une forte prédation (Thomas et al. 1997). Or tous ces critères nécessaires à une profusion parasitaire sont réunis dans le Bassin d'Arcachon, qui est une lagune peu profonde (< 30 m) et qui abrite de nombreux hôtes potentiels nécessaires aux cycles de vie des Digènes, en raison de sa richesse en mollusques mais aussi en poissons et oiseaux côtiers. De plus, le Banc d'Arguin abrite une réserve naturelle pour des espèces hivernantes. Le Bassin est également caractérisé par le plus grand herbier de zostères d'Europe qui lui-même attire de nombreux oiseaux. Il est évident qu'avec 11 gastéropodes et les coques comme bivalve, notre étude est incomplète. Il serait intéressant d'effectuer des recherches de Digènes au sein d'autres populations de mollusques dans d'autres stations du Bassin, notamment parmi des espèces dominantes comme *Mytilus edulis*, *Ruditapes philippinarum* ou *Abra ovata*.

Un nouvel Himasthline *Curtuteria* sp. a pu être décrit en collaboration avec Fernanda Russell-Pinto, de l'Université de Porto, à l'aide de techniques de digestions biochimiques des kystes des métacercaires associées aux analyses en microscopie optique et en microscopie électronique à balayage. Ces techniques ont également permis d'effectuer une comparaison des différents Himasthline du Bassin d'Arcachon (**Chapitre 4**). Malgré la recherche

poussée du premier hôte de *Curtuteria* sp., aucun gastéropode parmi les 11 étudiés plus précisément n'a délivré la cercaire de ce Digène. Aussi dans les perspectives à mener, il serait intéressant d'agrandir le champ d'investigation concernant la recherche de ce premier hôte intermédiaire, en élargissant la zone de recherche à l'ensemble du Banc d'Arguin et en ré-essayant d'effectuer des dragages dans l'herbier de zostères en bordure duquel se trouvent les populations de coques infestées par *Curtuteria* sp.

Lors de la première partie de cette thèse, nous avons mis en évidence la dominance en terme de prévalence et d'abondance des deux Digènes *Labratrema minimus*, utilisant la coque comme premier hôte intermédiaire, et *Himasthla quissetensis*, utilisant la coque comme second hôte intermédiaire, ceci dans les deux stations d'étude des populations de coques, le Banc d'Arguin et La Canelette. En outre, seulement les nasses *Nassarius reticulatus* du Banc d'Arguin ont été observées comme étant parasitées par *H. quissetensis*. Aussi, il nous est apparu essentiel de comprendre les modalités d'infestation des coques par ce parasite en terme de mécanismes de dispersion et d'infestation, sous l'influence de deux facteurs abiotiques essentiels : la température et la luminosité.

Notre étude a mis en évidence le caractère saisonnier de l'infestation des coques par *H. quissetensis*, lié à l'évolution annuelle de la température de la masse d'eau. En effet les cercaires sont disséminées dans le milieu pour infester les coques dès le mois de juin lorsque la température de l'eau dépasse 17°C. L'accumulation de métacercaires s'opère durant toute la période estivale, pour cesser à partir de la fin octobre lorsque les températures sont à nouveau trop basses pour susciter une émission cercarienne. Cette étude a donc prouvé *in situ* à l'aide de mesures de température et d'expériences de transplantation, l'infestation estivale de ce digène et l'absence de toute infestation hivernale. Ce phénomène a été confirmé à l'aide d'expériences de chronobiologie en laboratoire pour diverses températures distinguant des températures induisant l'émission dès 15-17°C, des températures optimales de 20°C et des températures inhibitrices de l'infestation lorsqu'elles étaient supérieures à 23°C. Enfin, ces mêmes expériences en laboratoire, couplées à des échantillonnages de cercaires *in situ* dans la masse d'eau, ont permis de confirmer les données de Craig (1975) sur la libération de ces

cercaires en phase nocturne. Tous ces critères de température et de luminosité optimales analysés *in situ* et en laboratoire correspondent totalement aux périodes d'activité biologique maximum du premier hôte, *Nassarius reticulatus*. Cependant, de nombreux points restent sans réponse. Tout d'abord ce gastéropode, bien que présent sur le site de La Canelette à proximité du chenal, n'est pas parasité par *H. quissetensis*, alors que les coques de l'estran sableux à 50 m. de distance sont parasitées à 100%. Une des hypothèses serait que l'émission des cercaires provienne de populations de nasses situées à quelques centaines de mètres en amont. A la vue de ces résultats, il serait intéressant d'accentuer les prochaines recherches sur la compréhension de la dispersion des cercaires. Des études courantologiques pourraient apporter un éclaircissement sur les discontinuités observées entre l'infestation du premier hôte et celle du second hôte intermédiaire. De plus, il serait judicieux de corrélérer les études de terrain à la réalisation d'expériences en canal hydrodynamique, similaires aux travaux de de Montaudouin et al. (1998) réalisés sur *H. elongata* mais élargies à d'autres espèces (comme *H. quissetensis*) et pour des vitesses de courant proches de celles mesurées préalablement *in situ*. Il faudrait également ajouter le facteur 'hétérogénéité du milieu' en simulant par exemple la présence d'herbiers. Des mesures de la vitesse de nage des cercaires permettraient de compléter ces études sur la potentialité de dispersion des parasites. Enfin il paraît indispensable d'estimer la durée de vie et d'infectivité des cercaires de *H. quissetensis* dans la gamme de températures précédemment étudiée.

Une autre perspective consisterait à étudier la migration des premiers hôtes eux-mêmes (les nasses parasitées par *H. quissetensis* dans notre cas) en relation avec le cycle nyctéméral. En effet, Curtis (1987, 1990) reporte un tel phénomène pour le gastéropode *Ilyanassa obsoleta* infesté par *Gynaecotyla adunca*. Or ce gastéropode est connu pour être le premier hôte de *H. quissetensis* sur les côtes américaines (Stunkard 1938). Curtis (1987) observe la migration à travers les plages et barres sableuses de ce gastéropode, qui est le 1^{er} hôte intermédiaire. Le second hôte intermédiaire de *G. adunca* est un amphipode, qui est ingéré par les oiseaux de rivage. Ce changement d'habitat par manipulation parasitaire augmente la probabilité de transmission de cercaires de ce gastéropode vers l'amphipode (Curtis 1987, Combes 1991).

Le dernier objectif de cette thèse était de quantifier l'impact parasitaire des espèces dominantes *L. minimus* et plus spécialement *H. quissetensis* sur deux populations de coques dans le Bassin d'Arcachon, en terme de mortalité de coques par action directe du parasite et/ou par favorisation *via* la dynamique des parasites dominants. Il a pu être établi que les deux digènes dominants, pour chacune des phases du cycle, *L. minimus* (1^{er} hôte) et *H. quissetensis* (2^{ème} hôte) contribuaient à la mortalité par favorisation de respectivement 9% et 2% de la population de coques de La Canelette. En revanche à Arguin, l'impact de ces digènes est plutôt de l'ordre de 8% pour *H. quissetensis*. Cette étude a également permis de considérer la chute de l'abondance d'infestation (notamment en période hivernale) comme un indice sérieux de mortalité sélective, ici mortalité directe induite par le parasite sur les individus les plus parasités. Néanmoins, cette mortalité ne s'exprime pas de la même manière d'une station à l'autre : elle n'est significative que lors de la seconde année de vie des coques du Banc d'Arguin en induisant 22% de mortalité au sein de cette population. En revanche, à La Canelette l'impact direct du parasite n'est visible que lors des 3^{ème} et 4^{ème} années de vie des coques, tuant respectivement 88% et 38% des individus. Cette étude a donc permis pour la première fois, au sein d'un écosystème lagunaire caractérisé par un fort taux de parasitisme, d'estimer quantitativement l'impact du digène dominant (*H. quissetensis* dans notre cas) en terme de mortalité directe et de mortalité indirecte par favorisation.

Cette étude s'est focalisée sur un « couple » de partenaires comportant une espèce de parasite et une espèce hôte, cependant il est évident qu'un parasite n'est pratiquement jamais seul, surtout dans le second hôte intermédiaire. Il serait donc intéressant d'étudier toute la communauté parasitaire au sein de chaque population de coque en terme d'abondance cette fois-ci et non plus en terme de prévalence comme abordé dans la première partie du **Chapitre 6**. Ainsi, bien que la définition première du parasite ne le prédestine pas à tuer son hôte car son objectif est de boucler son cycle, il arrive néanmoins que pour des abondances importantes ce dernier tue son hôte, par voies directe et/ou indirecte.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

Allen JF (1954) The influence of bottom sediments on the distribution of five species of bivalves in the Little Annemessex River, Chesapeake Bay. *Nautilus* 68:56-65

Allison FR (1979) Life cycle of *Curtuteria australis* n.sp. (Digenea: Echinostomatidae: Himasthlinae), intestinal parasite of the south Island pied oystercatcher. *N Z J Zool* 6:13-20

Anderson AH (1971) Intertidal activity, breeding and the floating habit of *Hydrobia ulvae* in the Ythan estuary. *J Mar Biol Ass UK* 51:423-437

Anderson RM (1978) The regulation of host population growth by parasitic species. *Parasitology* 76:119-157

Anderson RM, May RM (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions. *J Anim Ecol* 47:219-247

Anderson RM, Gordon DM (1982) Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology* 85:373-398

Anderson RM, Crombie J (1984) Experimental studies of age-prevalence curves for *Schistosoma mansoni* infections in populations of *Biomphalaria glabrata*. *Parasitology* 89:79-104

André C, Rosenberg R (1991) Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Mar Ecol Prog Ser* 71:227-234

André C, Jonsson PR, Lindegarth M (1993) Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour. *Mar Ecol Prog Ser* 97:183-192

Asch HL (1972) Rhythmic emergence of *Schistosoma mansoni* cercariae from *Biomphalaria glabrata*: control by illumination. *Exp Parasitol* 31:350-355

Atkins D (1934) Two parasites of the common cockle *Cardium edule* ; a Rhabdocoele *Paravortex cardii* Hallez and a Copepod *Paranthessius rostratus* (Canu). *J Mar Biol Ass UK* 19:669-676

Auby I (1991) Contribution à l'étude écologique des herbiers de *Zostera noltii* dans le Bassin d'Arcachon: dynamique, production et dégradation, macrofaune associée. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I

Auby I, Trut G, d'Amico F, Beliaeff B (1999) Réseau hydrologique du Bassin d'Arcachon — Synthèse des résultats 1988-1997. Ifremer

Babarro JMF, de Zwaan A (2001) Factors involved in the (near) anoxic survival time of *Cerastoderma edule*: associated bacteria vs. endogenous fuel. *Comp Biochem Physiol* 128:325-337

- Bachelet G** (1990) Recruitment of soft-sediment infaunal invertebrates: the importance of juvenile benthic stages. *La mer* 28:199-210
- Bachelet G, Guillou J, Labourg P-J** (1992a) Adult-larval and juvenile interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule*: field observations and experiments. In: (eds) Marine Eutrophication and Population Dynamics. Olsen & Olsen, Fredensborg, p 175-182
- Bachelet G, Desprez M, Ducrotoy J-P, Guillou J, Labourg P-J, Rybarczyk H, Sauriau P-G, Elkaïm B, Glémarec M** (1992b) Rôle de la compétition intraspécifique dans la régulation du recrutement chez la coque, *Cerastoderma edule* (L.). *Ann Inst océanogr* 68:75-87
- Barbault R** (1992) Ecologie des peuplements : structure, dynamique et évolution. Masson, Paris : 273 pp
- Barker SC, Blair D, Cribb TH, Tonion K** (1993) Phylogenetic position of *heronomus mollis* (Digenea): evidence from 18S ribosomal RNA. *Int J Parasitol* 23: 527-532
- Bartoli P** (1973) La pénétration et l'installation des cercaires de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965 (Digenea, Gymnophallidae) chez *Cardium glaucum* Bruguière. *Bull Musée Hist Nat* 117:319-333
- Bartoli P** (1974) Recherche sur les Gymnophallidae F.N. Morozov, 1955 (Digenea), parasites d'oiseaux des côtes de Camargue: systématique, biologie et écologie. Thèse de Doctorat ès-Sciences, Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille
- Bartoli P** (1976) Modification de la croissance et du comportement de *Venerupis aurea* parasité par *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965 (Trematoda, Digenea). *Haliotis* 7:23-28
- Bartoli P** (1984) Distomatoses des lamellibranches marins sur le littoral méditerranéen français. *Haliotis* 14:98-107
- Bartoli P, Combes C** (1986) Stratégies de dissémination des cercaires de trématodes dans un écosystème marin littoral. *Acta Œcologia/Œcol Gener* 7:101-114
- Bartoli P, Jousson O, Russell-Pinto F** (2000) The life cycle of *Monorchis parvus* (Digenea: Monorchidae) demonstrated by developmental and molecular data. *J Parasit* 86:479-489
- Baudrimont M, de Montaudouin X, Palvadeau A** (soumis) Bivalve vulnerability is enhanced by parasites through the deficit of metallothionein synthesis: Field monitoring. *J Physique*
- Bell AS, Sommerville C, Gibson DI** (1999) Cercarial emergence of *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809), *I. variegates* (Creplin, 1825) and *Apatemon gracili* (Rudolphi, 1819) (Digenea: Strigeidae: contrasting responses to light: dark cycling. *Parasitol Res* 85:387-392

- Beukema JJ, Vlas Jd** (1989) Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 52:193-200
- Beukema JJ, Essink K, Michaelis H, Zwarts L** (1993) Year to-year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden Sea: how predictable is the food source for birds? *Neth J Sea Res* 31 (4): 319-330
- Blair D, Bray RA, Barker SC** (1998) Molecules and morphology in phylogenetic studies of the Hemiuroidea (Digenea: Trematoda: Platyhelminthes). *Mol Phylogenet Evol* 9:15-25
- Blanchet H, Raymond N, de Montaudouin X, Capdepuuy M, Bachelet G** (2003) Effects of digenean trematodes and heterotrophic bacteria on mortality and burying capability of the common cockle *Cerastoderma edule* (L.). *J Exp Mar Biol Ecol*
- Bouchet JM** (1968) Etude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. Thèse d'Etat, Université de Bordeaux 1
- Bowers EA** (1969) *Cercaria bucephalopsis haimeana* (Lacaze-Duthiers, 1854) (Digenea: Bucephalidae) in the cockle, *Cardium edule* L. in South Wales. *J nat Hist* 3:409-422
- Bowers EA, James BL** (1967) Studies on the morphology, ecology and life-cycle of *Meiogymnophallus minutus* (Cobbold, 1859) comb. nov. (Trematoda: Gymnophallidae). *Parasitology* 57:281-300
- Bowers EA, Bartoli P, James BL** (1990) A demonstration of allopatric sibling species within the Gymnophallidae (Digenea). *Syst Parasitol* 17:143-152
- Bowers EA, Bartoli P, Russell-Pinto F, James BL** (1996) The metacercariae of sibling species of *Meiogymnophallus*, including *M. rebecqui* comb. nov. (Digenea: Gymnophallidae), and their effects on closely related *Cerastoderma* host species (Mollusca: Bivalvia). *Parasitol Res* 82:505-510
- Brafield AE** (1963) The effects of oxygen deficiency on the behaviour of *Macoma balthica* (L.). *Anim Behav* 11:345-346
- Brooks DR, Hoberg EP** (2000) Triage for the biosphere: the need and rationale for taxonomic inventories and phylogenetic studies of parasites. *Comp Parasitol* 67:1-25
- Brown AF, Pascoe D** (1989) Parasitism and host sensitivity to cadmium: an acanthocephalan infection of the freshwater amphipod *Gammarus pulex*. *J Appl Ecol* 26:473-487
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW** (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *J Parasit* 83:575-583
- Cable RM** (1956) Scientific survey of Porto Rico and the Virgin Islands. In: (eds) *Marine Cercariae of Puerto Rico*. XVI, part 4, New York Academy of Sciences, NY, p 491-577
- Caira JN, Littlewood DTJ** (2001) Worms, Platyhelminthes. In: (eds) *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, London, p 863-899

- Calvo-Ugarteburu G, McQuaid CD** (1998a) Parasitism and introduced species: epidemiology of trematodes in the intertidal mussels *Perna perna* and *Mytilus galloprovincialis*. *J Exp Mar Biol Ecol* 220:47-65
- Calvo-Ugarteburu G, McQuaid CD** (1998b) Parasitism and invasive species: effects of digenetic trematodes on mussels. *Mar Ecol Prog Ser* 169:149-163
- Campbell D** (1985) The life cycle of *Gymnophallus rebecqui* (Digenea : Gymnophallidae) and the response of the bivalve *Abra tenuis* to its metacercariae. *J Mar Biol Ass UK* 65:589-601
- Campbell RA** (1997) Host-finding behaviour of *Cotylurus flabelliformis* (Trematoda: Strigeidae) cercariae for snail hosts. *Folia Parasitol* 44:199-204
- Campredon P** (1976) Observations ornithologiques sur le Banc d'Arguin (Gironde). *Alauda* 44:441-455
- Canestri-Trotti G, Baccarani EM, Giannetto S, Giuffrida A, Paesanti F** (1998) Prevalence of *Mytilicola intestinalis* (Copepoda: Mytilicolidae) and *Urastoma cyprinae* (Turbellaria: Hypotrichinae) in marketable mussels *Mytilus galloprovincialis* in Italy. *Dis Aquat Org* 32:145-149
- Carballal MJ, Iglesias D, Santamarina J, Ferro-Soto B, Villalba A** (2001) Parasites and pathologic conditions of the cockle *Cerastoderma edule* populations of the coast of Galicia (NW Spain). *J Invertebrate Pathol* 78:87-97
- Cardell RR** (1962) Observations on the ultrastructure of the body of the cercaria of *Himasthla quissetensis* (Miller and Northup, 1926). *Trans Amer Microsc Soc* 81:124-131
- Cardell RR, Philpott DE** (1960) The ultrastructure of the tail of the cercaria of *Himasthla quissetensis* (Miller and Northup, 1926). *Trans Amer Microsc Soc* 79:442-450
- Carruesco C, Lapaquellerie Y, Labourg PJ, Prunier D** (1986) Impact des métaux lourds sur un environnement lagunaire : le Bassin d'Arcachon. *Bull Inst Géol Bassin d'Aquitaine, Bordeaux* 39:85-93
- Cassier P, Brugerolle G, Combes C, Grain J, Raibaut A** (1998) Le parasitisme - Un équilibre dynamique. Masson, Paris
- Chapman HD, Wilson RA** (1973) The propulsion of the cercariae of *Himasthla secunda* (Nicoll) and *Cryptocotyle lingua*. *Parasitology* 67:1-15
- Chardy P, Glémarec M, Laurec A** (1976) Application of inertia methods to benthic marine ecology. Practical implications of the basic options. *Estuar Coast Mar Sci* 4:179-205
- Cheng TC, Jr CNS, Anderson AH** (1966) A comparative study of the susceptibility and response of eight species of marine pelecypods to the trematode *Himasthla quissetensis*. *Trans Amer Microsc Soc* 85:284-295

- Cole HA** (1956) A preliminary study of growth-rate in cockles (*Cardium edule* L.) in relation to commercial exploitation. *J Cons Perm Int Explor Mer* 22:77-90
- Combes C** (1980) Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu* 30:55-63
- Combes C** (1991) Ethological aspects of parasite transmission. *Am Nat* 138:866-880
- Combes C** (1995) Interactions durables - Ecologie et évolution du parasitisme. Masson, Paris
- Combes C** (2001) Les associations du vivant – l'art d'être parasite. Nouvelle Bibliothèque Scientifique, Flammarion, Paris
- Combes C, Théron A** (1977) Rythmes d'émergence des cercaires de trématodes et leur intérêt dans l'infestation de l'homme et des animaux. *Exc Parasitol mem D'E. Caballero y Caballero. Publ espec 4* : 141-150
- Combes C, Fournier A, Moné H, Théron A** (1994) Behaviours in trematode cercariae that enhances parasite transmission: patterns and processes. *Parasitology* 109:3-13
- Craig LH** (1975) *Himasthla quissetensis* and *Lepocreadium setiferoides*: emergence patterns from their molluscan host, *Nassarius obsoletus*. *Exp Parasitol* 38:56-63
- Creek GA** (1960) The development of the Lamellibranch *Cardium edule* L. *Proc Zool Soc Lond* 135:243-260
- Cross MA, Irwin SWB, Fitzpatrick SM** (2001) Effects of heavy metal pollution on swimming and longevity in cercariae of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Heterophyidae). *Parasitology* 123:499-507
- Curtis LA** (1985) The influence of sex and trematode parasites on carrion response of the estuarine snail *Ilyanassa obsoleta*. *Biol Bull* 169:377-390
- Curtis LA** (1987) Vertical distribution of an estuarine snail altered by a parasite. *Science* 235:1509-1511
- Curtis LA** (1990) Parasitism and the movements of intertidal gastropod individuals. *Biol Bull* 179:105-112
- Curtis LA** (1993) Parasite transmission in the intertidal zone: vertical migrations, infective stages, and snail trails. *J Exp Mar Biol Ecol* 173:197-209
- Curtis LA** (1995) Growth, trematode parasitism, and longevity of a long-lived marine gastropod (*Ilyanassa obsoleta*). *J Mar Biol Ass UK* 75:913-925
- Curtis LA** (1997) *Ilyanassa obsoleta* (Gastropoda) as a host for trematodes in Delaware estuaries. *J Parasit* 83:793-803

- Curtis LA** (2002) Ecology of larval trematodes in three marine gastropods. *Parasitology* 124:43-56
- Curtis LA, Hurd LE** (1983) Age, sex, and parasites: spatial heterogeneity in a sandflat population of *Ilyanassa obsoleta*. *Ecology* 64:818-828
- Curtis LA, Hubbard KM** (1990) Trematode infections in a gastropod host misrepresented by observing shed cercariae. *J Exp Mar Biol Ecol* 143:131-137
- Curtis LA, Kinley JL, Tanner NL** (2000) Longevity of oversized individuals: growth, parasitism, and history in an estuarine snail population. *J Mar Biol Ass UK* 80:811-820
- da Silva PM, Magalhães ARM, Barracco MA** (2002) Effects of *Bucephalus* sp. (Trematoda: Bucephalidae) on *Perna perna* mussels from a culture station in Ratonas Grande Island, Brazil. *J Invertebrate Pathol* 79:154-162
- de Montaudouin X** (1995) Etude expérimentale de l'impact de facteurs biotiques et abiotiques sur le recrutement, la croissance et la survie des coques *Cerastoderma edule* (Mollusque-Bivalve). Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux 1
- de Montaudouin X** (1996) Factors involved in growth plasticity of cockles *Cerastoderma edule* (L.) identified by field survey and transplant experiments. *J Sea Res* 36:251-265
- de Montaudouin X** (1997) Potential of bivalves' secondary settlement differs with species: a comparison between cockle (*Cerastoderma edule*) and clam (*Ruditapes philippinarum*) juvenile resuspension. *Mar Biol* 128:639-648
- de Montaudouin X, Bachelet G** (1996) Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanol Acta* 19:449-463
- de Montaudouin X, Wegeberg AM, Jensen KT, Sauriau PG** (1998) Infection characteristics of *Himasthla elongata* cercaria in cockles as a function of water current. *Dis Aquat Org* 34:63-70
- de Montaudouin X, Kisielowski I, Bachelet G, Desclaux C** (2000) A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanol Acta* 23:453-468
- de Montaudouin X, Blanchet H, Kisielowski I, Desclaux C, Bachelet G** (2003) Digenean trematodes moderately alter *Hydrobia ulvae* population structure. *J Mar Biol Ass UK*
- de Montaudouin X, Jensen KT, Desclaux C, Wegeberg AM, Sajus MC** (En prép.) Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of *Himasthla quissetensis* (Echinostomatidae, Trematoda). *J Exp Mar Biol Ecol*
- Deblock S** (1979) Les larves de trématodes parasites des *Hydrobia* (Mollusques Prosobranches) des côtes de France: nomenclature des espèces. *Haliotis* 8:85-95

- Deblock S** (1980) Inventaire des trématodes larvaires parasites des mollusques *Hydrobia* (Prosobranches) des côtes de France. *Parassitologia* 22:1-105
- Deltreil JP, His E** (1972) Evolution d'un gisement de *Cardium edule* LMK dans le Bassin d'Arcachon. *Rev Trav Inst Pêches Marit* 36:301-308
- Deltreil J-P, His E** (1970) Sur la présence d'une cercaire de trématode chez *Cardium edule* L. dans le Bassin d'Arcachon. *Rev Trav Inst Pêches Marit* 34:1225-232
- Desclaux C, de Montaudouin X, Bachelet G** (2002) Cockle emergence at the sediment surface: 'favourization' mechanism by digenean parasites? *Dis Aquat Org* 52:137-149
- Desprez M, Ducrotoy JP, Elkaim B, Lafite R, Lemoine M, Sueur F** (1987) Crise de la production de coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme : Analyse de la reproduction et relations avec l'environnement. *Haliotis* 16:327-351
- Desprez M, Rybarczyk H, Wilson JG, Ducrotoy JP, Sueur F, Olivesi R, Elkaim B** (1992) Biological impact of eutrophication in the bay of Somme and the induction and impact of anoxia. *Neth J Sea Res* 30:149-159
- Dewarumez JM** (1983) Evolution de populations de mollusques intertidaux en relation avec des modifications sédimentologiques sur le littoral de la Mer du Nord. *Haliotis* 13:3-12
- Dietz E** (1909) Die Echinostomiden der Vögel. *Zool Anz* 34:180-192
- Dietz E** (1910) Die Echinostomiden der Vögel. *Jb Abt 12 (Suppl.):*265-512
- Dobson AP** (1988) The population biology of parasite-induced changes in host behavior. *Q Rev Biol* 63:139-165
- Dobson AP, Hudson PJ** (1986) Parasites, disease and the structure of ecological communities. *Trends Ecol Evol* 1:11-15
- Dollfus RP** (1951) Le copépode *Mytilicola intestinalis* A. Steuer peut-il être la cause d'une maladie épidémique des moules. *Rev Trav Off Pêches marit* 17:81-84
- Dollfus R-P, Euzet L** (1964) Sur *Cercaria cotylura* (Alex. Pagenstecher 1862, cercaire cotylicerque du groupe de *Cercaria pachycera* Diesing 1858. *Ann Parasitol* 39:775-782
- Ducrotoy J-P, Rybarczyk H, Souprayen J, Bachelet G, Beukema JJ, Desprez M, Dörjes J, Essink K, Guillou J, Michaelis H, Sylvand B, Wilson JG, Elkaïm B, Ibanez F** (1991) A comparison of the population dynamics of the cockle (*Cerastoderma edule*, L.) in North-Western Europe. In: *Estuaries and Coasts: spatial and temporal intercomparisons*, 1991, p 173-184
- Ehlers U** (1984) Phylogenetisches System der Plathelminthes. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg* 27: 291-294
- Elbée J d', Castel J** (1995) Evolution spatio-temporelle du zooplancton dans le Bassin d'Arcachon : le rôle des variables du milieu. *Cah Biol Mar* 36 : 33-45

- Eriksson S, Tallmark B** (1974) The influence of environmental factors on the diurnal rhythm of the prosobranch gastropod *Nassarius reticulatus*. *Zoon* 2:135-142
- Essink K, Boss AH** (1985) Growth of three bivalve molluscs transplanted along the axis of the Ems Estuary. *Neth J Sea Res* 19:45-51
- Evans DW, Irwin SWB, Fitzpatrick SM** (2001) The effect of digenean (Platyhelminthes) infections on heavy metal concentrations in *Littorina littorea*. *J Mar Biol Ass UK* 81:349-350
- Evans NA** (1985) The influence of environmental temperature upon transmission of the cercariae of *Echinostoma liei* (Digenea: Echinostomatidae). *Parasitology* 90:269-275
- Evans NA, Gordon DM** (1983) Experimental studies on the transmission dynamics of the cercariae of *Echinoparyphium recurvatum* (Digenea: Echinostomatidae). *Parasitology* 87:167-174
- Fenies H** (1984) Faciès, séquences et géométrie des dépôts de chenaux de marée du Bassin d'Arcachon : une lagune mésotidale. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1
- Feral C, Breton JL, Streiff W** (1972) Données nouvelles sur l'action de la castration parasitaire chez quelques mollusques gastéropodes. *Ann Inst Michel Pacha* 5:28-40
- Field LC, Irwin SWB** (1999) Digenean larvae in *Hydrobia ulvae* from Belfast Lough (Northern Ireland) and the Ythan Estuary (north-east Scotland). *J Mar Biol Ass UK* 79:431-435
- Fried B** (1997) An overview of the biology of trematodes. In: B Fried and TK Graczyk (eds) *Advances in trematode biology*. CRC Press LLC, New York, p 1-30
- Fried B** (2000) Maintenance, cultivation, and excystation of echinostomes. In: B Fried and TK Graczyk (eds) *Echinostomes as Experimental Models for Biological Research*. Kluwer Academic Publishers, Netherland, p 99-118
- Fried B** (2001) Biology of echinostomes except *Echinostoma*. *Adv Parasitol* 49:163-215
- Fried B, Roth RM** (1974) In vitro excystment of the metacercariae of *Parorchis acanthus*. *J Parasit* 60:465
- Fried B, Butler MS** (1978) Infectivity, excystation, and development on the chick Chorioallantois of the metacercariae of *Echinostomum revolutum* (Trematoda). *J Parasit* 64:175-177
- Fried B, Grieco KL** (1975) Infectivity and excystation of the metacercaria of *Echinoparyphium flexum* (Trematoda). *Proceedings of the Pennsylvania Academy of Science* 49: 79-81
- Fried B, Bennett MC** (1979) Studies on encystment of *Echinostoma revolutum* cercariae. *J Parasit* 65:38-40

- Fried B, King BW** (1989) Attraction of *Echinostoma revolutum* cercariae to *Biomphalaria glabrata* dialysate. *J Parasit* 75:55-57
- Fried B, Bradford JD** (1997) *In vitro* excystation of metacercarial cysts of *Echinostoma trivolvis* from *Rana* species tadpoles. *Korean J Parasitol* 35:75-77
- Fried B, Reddy A** (1997) Comparative studies on excystation and morphological features of the metacercariae of *Echinostoma paraensei* and *E. caproni*. *Int J Parasitol* 27:899-901
- Fried B, Idris N, Ohsawa T** (1995) Experimental infection of juvenile *Biomphalaria glabrata* with cercariae of *Echinostoma trivolvis*. *J Parasit* 81:308-310
- Fried B, Schmidt KA, Sorensen RE** (1997a) In vivo and ectopic encystment of *Echinostoma revolutum* and chemical excystation of the metacercariae. *J Parasit* 83:251-254
- Fried B, Pane PL, Reddy A** (1997b) Experimental infection of *Rana pipiens* tadpoles with *Echinostoma trivolvis* cercariae. *Parasitol Res* 83:666-669
- Galaktionov KV, Bustnes JO** (1995) Species composition and prevalence of seabird trematode larvae in periwinkles at two littoral sites in North-Norway. *Sarsia* 80:187-191
- Gassiat L** (1989) Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune-flèche littorale. Le Bassin d'Arcachon et la flèche du Cap Ferret. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1
- Gimazane JP, Lubet P** (1972) Etude expérimentale de l'action de la nutrition, de la température et de la lumière sur le cycle sexuel de *Cardium edule* L. (Mollusque Bivalve). *Bull Soc linn Normandie* 103:137-146
- Goater CP** (1993) Population biology of *Meiogymnophallus minutus* (Trematoda: Gymnophallidae) in cockles from the Exe Estuary. *J Mar Biol Ass UK* 73:163-177
- Gorbushin AM** (1996) The enigma of mud snail shell growth: asymmetrical competition or character displacement? *Oikos* 77:85-92
- Gorbushin AM** (1997) Field evidence of trematode-induced gigantism in *Hydrobia* spp. (Gastropoda: Prosobranchia). *J Mar Biol Ass UK* 77:785-800
- Gorbushin AM, Levakin IA** (1999) The effect of trematode parthenitae on the growth of *Onoba aculeus*, *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* (Gastropoda: Prosobranchia). *J Mar Biol Ass UK* 79:273-279
- Graczyk TK, Fried B** (2001) Helminth biology, adaptation, transmission, and survival. *Rec Res Devel Microbiology* 5:171-185
- Granovitch A, Johannesson K** (2000) Digenetic trematodes in four species of *Littorina* from the West coast of Sweden. *Ophelia* 53:55-65

- Greve T** (1997) Interaktioner mellem den marine parasit *Himasthla elongata* og dennes anden mellemvert den almindelige hjertemusling (*Cerastoderma edule*). Master Thesis, University of Aarhus
- Griffith CL** (1990) Spatial gradients in predation pressure and their influence on the dynamics of two littoral bivalve populations. In: (eds) Proceedings of a Memorial Symposium in Honour of Sir Charles Maurice Yonge, Edinburgh, 1986. Hong Kong University Press, Hong Kong, p 321-332
- Guevara JM, Niell FX** (1989) Growth rates in a continuously immersed population of *Cerastoderma edule* L. *Sci Mar* 53:483-489
- Guillou J, Bachelet G, Desprez M, Ducrotoy J-P, Madani I, Rybarczyk H, Sauriau P-G, Sylvand B, Elkaim B, Glémarec M** (1990) Les modalités de la reproduction de la coque (*Cerastoderma edule*) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique. *Aquat Living Resour* 3:29-41
- Guillou J, Bachelet G, Glémarec M** (1992) Influence des fluctuations de température sur la reproduction et le recrutement de la coque *Cerastoderma edule* (L.). *Ann Inst océanogr* 68:65-74
- Gulland JA** (1969) Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie – Analyse des populations. Manuels FAO de science halieutique N° 4. Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (Eds), Rome, p 160
- Haas W** (1994) Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success. *Parasitology* 109:15-29
- Haas W** (2000) The behavioral biology of echinostomes. In: (eds) Echinostomes as experimental models for biological research. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p 175-197
- Haas W, Haberl B** (1997) Host recognition by Trematode Miracidia and Cercariae. In: B Fried and TK Graczyk (eds) *Advances in Trematode Biology*. CRC Press LLC, New York, p 197-227
- Hancock DA, Urquhart AE** (1965) The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (*Cardium edule* L.). *Fish Invest* 24:1-40
- Haseeb MA, Fried B** (1997) Modes of transmission of trematode infections and their control. In: (eds) *Advances in trematode biology*. CRC Press, Boca Raton, p 31-56
- Havinga B** (1951) *Mytilicola intestinalis* in relation to other invasions of aquatic animals. *Rev Trav Off Pêches marit* 17:77-80
- Hayward PJ, Ryland JS** (1990) *The Marine Fauna of the British Isles and North-West Europe*. Clarendon Press, Oxford

Helluy S (1982) Relations hôtes-parasite du trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940). I. Pénétration des cercaires et rapport des métacercaires avec le tissu nerveux des *Gammarus*, hôtes intermédiaires. *Ann Parasitol Hum Comp* 57:263-270

Helluy S (1983) Un mode de favorisation de la transmission parasitaire: la manipulation du comportement de l'hôte intermédiaire. *Rev Ecol (Terre Vie)* 38:211-223

Herman SM, Bacha WJ (1978) Growth, development, and site location of the trematode *Himasthla quissetensis* in the chick following cloacal drop infections with cercariae. *J Parasit* 64:827-830

Hines AH, Alvarez F, Reed SA (1997) Introduced and native populations of a marine parasitic castrator: variation in prevalence of the rhizocephalan *Loxothylacus panopaei* in xanthid crabs. *Bull Mar Sci* 61:197-214

Holliman RB (1961) Larval trematodes from the Apalache Bay area, Florida, with a checklist of known marine cercariae arranged in a key to their superfamilies. *Tulane Stud Zool* 9:1-74

Holmes JC, Bethel WH (1972) Modification of intermediate host behaviour by parasites. *Zool J Lin Soc* 51:123-149

Honkoop PJC, Beukema JJ (1997) Loss of body mass in winter in three intertidal bivalve species: an experimental and observational study of the interacting effects between water temperature, feeding time and feeding behaviour. *J Exp Mar Biol Ecol* 212: 277-297

Hopkins SH (1957) Our present knowledge of the oyster parasite 'Bucephalus' (*Bucephalopsis*). *Proc Natl Shellfish Assoc* 47: 38-61

Hoskin GP, Cheng TC (1974) *Himasthla quissetensis*: uptake and utilization of glucose by rediae as determined by autoradiography and respirometry. *Exp Parasitol* 35:61-67

Hoskin GP, Cheng TC, Shapiro IL (1974) Fatty acid compositions of three lipid classes of *Himasthla quissetensis* rediae before and after starvation. *Comp Biochem Physiol* 47B:821-829

Hulscher JB (1973) Burying-depth and trematode infection in *Macoma balthica*. *Neth J Sea Res* 6:141-156

Hulscher JB (1982) The oystercatcher as a predator of *Macoma* in the dutch Wadden Sea. *Ardea* 70:89-152

Hurd H (1990) Physiological and behavioural interactions between parasites and invertebrate hosts. *Adv Parasitol* 29:271-318

Hurd H (2001) Host fecundity reduction: a strategy for damage limitation? *Trends Parasitol* 17:263-264

Huxham M, Raffaelli D, Pike A (1993) The influence of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Platyhelminthes) infections on the survival and fecundity of *Littorina littorea* (Gastropoda: Prosobranchia); an ecological approach. *J Exp Mar Biol Ecol* 168:223-238

- Huxham M, Raffaelli D, Pike AW** (1995) The effect of larval trematodes on the growth and burrowing behaviour of *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchiata) in the Ythan estuary, north-east Scotland. *J Exp Mar Biol Ecol* 185:1-17
- Huxham M, Maitland D, Mocogni M** (2001) Respiration rates in *Littorina littorea* infected with three species of digenean parasite. *J Mar Biol Ass UK* 81:351-352
- I.F.R.E.MER** (1997) Etude intégrée du Bassin d'Arcachon. IFREMER
- Irwin SWB** (1997) Excystation and Cultivation of Trematodes. In: B Fried and TK Graczyk (eds) *Advances in Trematode Biology*. CRC Press LLC, New York, p 57-86
- Irwin SWB, McKerr G, Judge BC, Moran I** (1984) Studies on metacercarial excystment in *Himasthla leptosoma* (Trematoda: Echinostomatidae) and newly emerged metacercariae. *Int J Parasitol* 14:415-421
- Jaenike J, Benway H, Stevens G** (1995) Parasite-induced mortality in mycophagous *Drosophila*. *Ecology* 76:383-391
- James BL** (1965) The effects of parasitism by larval Digenea on the digestive gland of the intertidal prosobranch, *Littorina saxatilis* (Olivi) subsp. *tenebrosa* (Montagu). *Parasitology* 55:93-115
- James BL** (1968) The occurrence of larval Digenea in ten species of intertidal molluscs in Cardigan Bay. *J nat Hist* 2:329-343
- James BL, Bowers EA** (1967) Reproduction in the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimeana* (Lacaze-Duthiers, 1854) (Bucephalidae) and *Cercaria dichotoma* Lebour, 1911 (non Müller) (Gymnophallidae). *Parasitology* 57:607-625
- James BL, Sannia A, Bowers EA** (1976) Parasites of birds and shellfish. In: *Burry Inlet Symposium — Problems of Osmoll Estuary Quadrant, Swansea, 1976*, University College of Swansea, p 1-16
- Javanshir A** (1999) Effets de quelques parasites (Digenea) sur la dynamique des populations et la physiologie respiratoire de la coque *Cerastoderma edule* (Mollusque Bivalve) dans le Bassin d'Arcachon. Thèse de Doctorat, Université Paris VI
- Jensen KT** (1985) The presence of the bivalve *Cerastoderma edule* affects migration, survival and reproduction of the amphipod *Corophium volutator*. *Mar Ecol Prog Ser* 25:269-277
- Jensen KT** (1992) Dynamics and growth of the cockle, *Cerastoderma edule*, on an intertidal mud-flat in the Danish Wadden Sea: effects of submersion time and density. *Neth J Sea Res* 28:335-345
- Jensen KT** (1993) Density-dependent growth in cockles (*Cerastoderma edule*): evidence from interannual comparisons. *J Mar Biol Ass UK* 73:333-342

- Jensen KT, Mouritsen KN** (1992) Mass mortality in two common soft-bottom invertebrates, *Hydrobia ulvae* and *Corophium volutator* - the possible role of trematodes. *Helgol Meeresunters* 46:329-339
- Jensen KT, Latama G, Mouritsen KN** (1996) The effect of larval trematodes on the survival rates of two species of mud snails (Hydrobiidae) experimentally exposed to desiccation, freezing and anoxia. *Helgol Meeresunters* 50:327-335
- Jensen KT, Fernández Castro N, Bachelet G** (1999) Infectivity of *Himasthla* spp. (Trematoda) in cockle (*Cerastoderma edule*) spat. *J Mar Biol Ass UK* 79:265-271
- Jensen T, Jensen KT, Mouritsen KN** (1998) The influence of the trematode *Microphallus claviformis* on two congeneric intermediate host species (*Corophium*): infection characteristics and host survival. *J Exp Mar Biol Ecol* 227:35-48
- Jokela J, Lively CM, Taskinen J, Peters AD** (1999) Effect of starvation on parasite-induced mortality in a freshwater snail (*Potamopyrgus antipodarum*). *Oecologia* 119: 320-325
- Jonsson PR, André C** (1992) Mass mortality of the bivalve *Cerastoderma edule* on the Swedish west coast caused by infestation with the digenean trematode *Cercaria cerastodermae* I. *Ophelia* 36:151-157
- Justine JL** (1998) Systématique des grands groupes de Plathelminthes parasites : quoi de neuf? *Bulletin de la Société Française de Parasitologie* 16 : 34-52
- Kamermans P** (1993) Food limitation in cockles (*Cerastoderma edule* (L.)): influences of location on tidal flat and of nearby presence of mussel beds. *Neth J Sea Res* 31:71-81
- Kanev I, Sterner M, Radev V, Fried B** (2000) An overview of the biology of echinostomes. In: (eds) *Echinostomes as experimental models for biological research*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p 1-29
- Kasschau MR** (1975) Changes in concentrations of free amino acids in larval stages of the trematode, *Himasthla quissetensis* and its intermediate host, *Nassarius obsoletus*. *Comp Biochem Physiol* 1975:273-280
- Kaufers SW, Chejlava M, Fried B, Sherma J** (2002) Effects of *Euhaplorchis californiensis* (Trematoda) infection on metallic ions in the host snail *Cerithida californica* (Gastropoda). *Parasitol Res* 88:1080-1082
- Kendall SB, McCullough FS** (1951) The emergence of the cercariae of *Fasciola hepatica* from the snail *Limnaea truncatula*. *J Helminth* 25:77-92
- Kesting V, Gollasch S, Zander CD** (1996) Parasite communities of the Schlei Fjord (Baltic coast of northern Germany). *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 40 :477-496
- Kingston PF** (1974) Studies on the reproductive cycles of *Cardium edule* and *C. glaucum*. *Mar Biol* 28:317-323

- Kirschner K, Bacha WJ** (1980) Excystment of *Himasthla quissetensis* (Trematoda: Echinostomatidae) metacercariae *in vitro*. J Parasit 66:263-267
- Køie M** (1975) On the morphology and life-history of *Opechona bacillaris* (Molin, 1859) Looss, 1907 (Trematoda, Lepocreadiidae. Ophelia 13:63-86
- Kostadinova A** (2000) Cercarial chaetotaxy of *Echinostoma miyagawai* Ishii, 1932 (Digenea: Echinostomatidae) with a review of the sensory patterns in the "revolutum" group. Syst Parasitol 44:201-209
- Kostadinova A** (sous presse) Keys to the Trematoda, Volume 2. In: Gibson DI, Jones A, Bray RA (Eds). The Natural History Museum, London, UK
- Kostadinova A, Gibson DI** (2000) The Systematics of the Echinostomes. In: B Fried and TK Graczyk (eds) Echinostomes as Experimental Models for Biological Research. Kluwer Academic Publishers, Netherland, p 31-57
- Krist AC** (2001) Variation in fecundity among populations of snails is predicted by prevalence of castrating parasites. Evol Ecol Res 3:191-197
- Kube J, Kube S, Dierschke V** (2002a) Spatial and temporal variations in the trematode component community of the mudsnail *Hydrobia ventrosa* in relation to the occurrence of waterfowl as definitive hosts. J Parasit 88:1075-1086
- Kube S, Kube J, Bick A** (2002b) Component community of larval trematodes in the mudsnail *Hydrobia ventrosa*: temporal variations in prevalence in relation to host life history. J Parasit 88:730-737
- Kuris AM** (1997) Host behavior modification: an evolutionary perspective. In: (eds) Parasites and pathogens — Effects on host hormones and behavior. Chapman & Hall, New York, p 239-315
- Kuris AM, Lafferty KD** (1992) Modelling crustacean fisheries: effects of parasites on management strategies. Can J Fish Aquat Sci 49:327-336
- Labourg P-J, Lasserre G** (1980) Dynamique des populations de *Cerastoderma glaucum* dans une lagune aménagée de la région d'Arcachon. Mar Biol 60:147-157
- Lafferty KD, Kuris AM** (1996) Biological control of marine pests. Ecology 77:1989-2000
- Lafferty KD, Kuris AM** (1999) How environmental stress affects the impacts of parasites. Limnol Oceanogr 44:925-931
- Lauckner G** (1971) Zur Trematodenfauna der Herzmuscheln *Cardium edule* und *Cardium lamarcki*. Helgol Wiss Meeresunters 22:377-400
- Lauckner G** (1980) Diseases of Mollusca: Gastropoda. In: (eds) Diseases of Marine Animals. Wiley, Chichester, p 311-424

- Lauckner G** (1983) Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: (eds) Diseases of Marine Animals. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, p 477-961
- Lauckner G** (1984a) Impact of trematode parasitism on the fauna of a North Sea tidal flat. Helgol Meeresunters 37:185-199
- Lauckner G** (1984b) Brackish-water submergence of the common periwinkle, *Littorina littorea*, and its digenean parasites in the Baltic Sea and in the Kattegat. Helgol Meeresunters 37:177-184
- Lauckner G** (1987a) Effects of parasites on juvenile Wadden Sea invertebrates. In: 5th Int Wadden Sea Symp, 1987a, p 103-121
- Lauckner G** (1987b) Ecological effects of larval trematode infestation on littoral marine invertebrate populations. Int J Parasitol 17:391-398
- Laurie JS** (1974) *Himasthla quissetensis* : induced *in vitro* encystment of cercaria and ultrastructure of the cyst. Exp Parasitol 35:350-362
- Lebour MV** (1911) A review of the british marine cercariae. Parasitology 4:416-456
- Lespès MC** (1857) Quelques cercaires parasites de mollusques marins. Annls Sci Nat 7:113-117
- Lester RJG** (1984) A review of methods for estimating mortality due to parasites in wild fish populations. Helgol Meeresunters 37:53-64
- Lewis MC, Wesford IG, Uglem GL** (1989) Cercarial emergence of *Proterometra macrostoma* and *P. edneyi* (Digenea : Azygiidae) : contrasting responses to light : dark cycling. Parasitology 99:215-223
- Littlewood DTJ, Rohde K, Clough KA** (1999a) The interrelationships of all major groups of Platyhelminthes: phylogenetic evidence from morphology and moecules. Biol J Linn Soc 66:75-114
- Littlewood DTJ, Rohde K, Bray RA, Herniou EA** (1999b) Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism. Biol J Linn Soc 68:257-287
- Lo CT, Lee KM** (1996) Pattern of emergence and the effects of temperature and light on the emergence and survival of Heterophyid cercariae (*Centrocestus formosanus* and *Haplorchis pumilio*). J Parasit 82:347-350
- Loos-Frank B** (1967) Experimentelle Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Systematik der Himasthlinae (Trematoda, Echinostomatidae) des Nordseeraumes. Z Parasitenkd 28:299-351
- Loy C, Motzel W, Haas W** (2001) Photo- and geo-orientation by echinostome cercariae results in habitat selection. J Parasit 87:505-509

- Lysaght AM** (1941) The biology and trematode parasites of the gastropod *Littorina neritoides* (L.) on the Plymouth breakwater. J Mar Biol Ass UK 25:41-67
- MacKenzie K** (1999) Parasites as pollution indicators in marine ecosystems: a proposed early warning system. Mar Poll Bull 38:955-959
- Madani I** (1989) Dynamique des populations et processus de recrutement chez quatre espèces de bivalves appartenant aux genres *Abra* et *Cerastoderma*, dans le Bassin d'Arcachon. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1
- Maillard C** (1976) Distomatoses de poissons en milieu lagunaire. Thèse de Doctotrat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc
- Mairesse G** (2002) Compétition entre deux mollusques : *Cyclope neritea* (espèce invasive) et *Nassarius reticulatus* (espèce autochtone): interactions spatiales et vulnérabilité aux parasites. Rapport de DEA, Université Bordeaux 1
- Margolis L, Esch GW, Holmes JC, Kuris AM, Schad GA** (1982) The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). J Parasit 68:131-133
- Martin WE** (1938) Studies on trematodes of Woods Hole: the life cycle of *Lepocreadium setiferoides* (Miller and Northup), Allocreadiidae, and the description of *Cercaria cumingiae* n. sp. Biol Bull Mar Lab, Woods Hole 75:463-474
- McArthur VE** (1998a) Predation and survival of juvenile *Cerastoderma glaucum* Bruguière (Mollusca: Bivalvia) in a coastal lagoon. J Exp Mar Biol Ecol 225:79-97
- McArthur VE** (1998b) Post-settlement mortality of juvenile lagoonal cockles (*Cerastoderma glaucum*: Mollusca: Bivalvia). Mar Biol 132:117-122
- McCarthy AM** (1990) The influence of second intermediate host dispersion pattern upon the transmission of cercariae of *Echinoparyphium recurvatum* (Digenea: Echinostomatidae). Parasitology 101:43-47
- Meißner K** (2001) Infestation pattern of microphallid trematodes in *Corophium volutator* (Amphipoda). J Sea Res 45:141-151
- Meißner K, Bick A** (1997) Population dynamics and ecoparasitological surveys of *Corophium volutator* in coastal waters in the Bay of Mecklenburg (southern Baltic Sea). Dis Aquat Org 29:169-179
- Meißner K, Bick A** (1999) Mortality of *Corophium volutator* (Amphipoda) caused by infestation with *Maritrema subdolum* (Digenea, Microphallidae) - laboratory studies. Dis Aquat Org 35:47-52
- Menzel RW, Hopkins SH** (1955) The growth of oysters parasitised by the fungus *Dermocystidium marinum* and by the trematode *Bucephalus cuculus*. J Parasitol 41: 333-342

- Meyrowitsch D, Christensen NØ, Hindsbo O** (1991) Effect of temperature and host density on the snail-finding capacity of cercariae of *Echinostoma caproni* (Digenea: Echinostomatidae). *Parasitology* 102:391-395
- Michaelis H** (1979) Recent changes in the communities of the Wadden Sea-Natural phenomena or effects of pollution? In: *Environmental problems of the Waddensea-Region, 1979*, Ribe, Denmark, p 87-95
- Miller HM, Northup FE** (1926) The seasonal infestation of *Nassa obsoleta* (Say) with larval trematodes. *Biol Bull* 50:490-508
- Modig H, Olafsson E** (1998) Responses of Baltic benthic invertebrates to hypoxic events. *J Exp Mar Biol Ecol* 229:133-148
- Moore J, Gotelli NJ** (1990) A phylogenetic perspective on the evolution of altered host behaviours: a critical look at the manipulation hypothesis. In: (eds) *Parasitism and host behaviours*. Taylor & Francis, London, p 193-233
- Morand S, Gonzalez EA** (1997) Is parasitism a missing ingredient in model ecosystems. *Ecological Modelling* 95:61-74
- Morand S, Pointier J-P, Théron A** (1999) Population biology of *Schistosoma mansoni* in the black rat: host regulation and basic transmission rate. *Int J Parasitol* 29:673-684
- Morgan JAT, Blair D** (1995) Nuclear rDNA ITS sequence variation in the trematode genus *Echinostoma*: an aid to establishing relationships within the 37-collar-spine group. *Parasitology* 111:609-615
- Morley NJ, Crane M, Lewis JW** (2002) Toxicity of cadmium and zinc mixtures to *Diplostomum spathaceum* (Trematoda: Diplostomatidae) cercarial survival. *Arch Environ Contam Toxicol* 43:28-33
- Mouritsen KN** (1997) Crawling behaviour in the bivalve *Macoma balthica*: the parasite-manipulation hypothesis revisited. *Oikos* 79:513-520
- Mouritsen KN** (2002) The parasite-induced surfacing behaviour in the cockle *Austrovenus stutchburyi* : a test of an alternative hypothesis and identification of potential mechanisms. *Parasitology* 124:521-528
- Mouritsen KN, Jensen KT** (1994) The enigma of gigantism: effect of larval trematodes on growth, fecundity, egestion and locomotion in *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda: Prosobranchia). *J Exp Mar Biol Ecol* 181:53-66
- Mouritsen KN, Jensen KT** (1997) Parasite transmission between soft-bottom invertebrates: temperature mediated infection rates and mortality in *Corophium volutator*. *Mar Ecol Prog Ser* 151:123-134
- Mouritsen KN, Poulin R** (2002) Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystem. *Parasitology* 124:101-117

- Mouritsen KN, Mouritsen LT, Jensen KT** (1998) Change of topography and sediment characteristics on an intertidal mud-flat following mass-mortality of the amphipod *Corophium volutator*. *J Mar Biol Ass UK* 78:1167-1180
- Morley NJ, Crane M, Lewis JW** (2003) Cadmium toxicity and snail-digenean interactions in a population of *Lymnaea* spp. *J Helminth* 77:49-55
- Mullineaux LS, Garland ED** (1993) Larval recruitment in response to manipulated field flow. *Mar Biol* 116:667-683
- Murphy RC** (1985) Factors affecting the distribution of the introduced bivalve *Mercenaria mercenaria*, in a California lagoon - The importance of bioturbation. *J Sea Res* 43:673-692
- Odening K** (1963) Echinostomatidae, Notocotylata und Cyclocoelida (Digenea Redieinei) aus Vögeln des Berliner Tierparks. *Bijdragen tot de Dierkunde* 33: 37-60
- Olafsson EB** (1989) Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 55:171-179
- Österling M, Pihl L** (2001) Effects of filamentous green algal mats on benthic macrofaunal functional feeding groups. *J Exp Mar Biol Ecol* 263: 159-183
- Palombi A** (1930) Il ciclo biologico di *Diphterostomum brusinae* Stossich (Trematode digeneticico : fam. Zoogonidae Odhner). *Pubbl Stz Zool Napoli* 10:111-149
- Pearson JC** (1992) On the position of the digenean family Heronimidae: an inquiry into a cladistic classification of the Digenea. *Systematic Parasitology* 21: 81-166
- Pechenik JA, Fried B** (1995) Effect of temperature on survival and infectivity of *Echinostoma trivolvis* cercariae: a test of the energy limitation hypothesis. *Parasitology* 111:373-378
- Pekkarinen M** (1984) Trematode metacercariae in the extrapallial space of *Macoma balthica* (Bivalvia) in brackish water (southern Finland, Baltic Sea). *Ann Zool Fennici* 21:473-480
- Pelseneer P** (1906) Parasites de mollusques marins. *Bull Scientif France et Belgique* 40:161-186
- Pietroock M, Marcogliese DJ, McLaughlin JD** (2002) Effects of cadmium upon longevity of *Diplostomum* sp. (Trematoda: Diplostomatidae) cercariae. *Chemosphere* 47:29-33
- Pietroock M, Meinelt T, Marcogliese DJ, Steinberg CEW** (2001) Influence of aqueous sediment extracts from Oder river (Germany/Poland) on survival of *Diplostomum* sp. (Trematoda: Diplostomidae) cercariae. *Arch Environ Contam Toxicol* 40:327-332
- Poulin E, Cribb TH** (2002) Trematode life cycles: short is sweet? *Trends Parasitol* 18:176-183
- Poulin R** (1994a) Meta-analysis of parasite-induced behavioural changes. *Anim Behav* 48:137-146

- Poulin R** (1994b) The evolution of parasite manipulation of host behaviour: a theoretical analysis. *Parasitology* 109:109-118
- Poulin R** (1995) "Adaptative" changes in the behaviour of parasitized animals: a critical review. *Int J Parasitol* 25:1371-1383
- Poulin R** (1998) Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *J Parasit* 84:485-490
- Poulin R** (1999) The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *Int J Parasitol* 29:903-914
- Poulin R, Morand S** (2000) The diversity of parasites. *Q Rev Biol* 75:277-293
- Poulin R, Hecker K, Thomas F** (1998) Hosts manipulated by one parasite incur additional costs from infection by another parasite. *J Parasit* 84:1050-1052
- Prévot G** (1966) Sur deux trématodes larvaires d'*Antedon mediterranea* Lmk. (Echinoderme): *Metacercaria* sp. (Monorchiiidae Odhner, 1911), et métacercaire de *Diphtherostomum brusinae* Stoss., 1904 (Zoogonidae Odhner, 1911). *Ann Parasitol* 41:233-242
- Prévot G** (1974) Recherches sur le cycle biologique et l'écologie de quelques trématodes nouveaux parasites de *Larus argentatus michaellis* Naumann dans le midi de la France. Thèse d'Etat, Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille
- Probst S, Kube J** (1999) Histopathological effects of larval trematode infections in mudsnails and their impact on host growth: what causes gigantism in *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia)? *J Exp Mar Biol Ecol* 238:49-68
- Raigné H** (2000) Recherche des premiers hôtes des parasites du genre *Himasthla* (Trématode - Digène). Mémoire de Maîtrise, Université Bordeaux 1
- Rankin JS** (1939) Studies on the trematode family Microphallidae Travassos, 1921 — IV. The life cycle and ecology of *Gynaecotyla nassicola* (Cable and Hunninen, 1938) Yamaguti, 1939. *Biol Bull Mar Lab, Woods Hole* 79:439-451
- Rantanen JT, Valtonen ET, Holopainen IJ** (1998) Digenean parasites of the bivalve mollusc *Pisidium amnicum* in a small river in eastern Finland. *Dis Aquat Org* 33:201-208
- Rebecq J** (1964) Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques trématodes de Camargue. Thèse d'Etat, Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille
- Reddy A, Frazer BA, Fried B, Sherma J** (1997) Chemoattraction of *Echinostoma trivolvis* (Trematoda) rediae to lipophilic excretory products and thin layer-chromatographic analysis of rediae lipids. *Parasite* 4:37-40
- Reimer LW** (1963) *Curtuteria numenii* nov. Gen. Aus *Numenius phaeopus* (L.) (Trematoda, Echinostomatidae, Himasthlinae). *Z. f. Parasitenkunde* 23, 249-252

- Reimer LW** (1971) Neue Cercarien der Ostsee mit einer Diskussion ihrer möglichen Zuordnung und einem Bestimmungsschlüssel. *Parasit SchrReihe* 21:125-149
- Richardson CA, Crisp FRS, Runham NW** (1980) Factors influencing shell growth in *Cerastoderma edule*. *Proc R Soc London* 210:513-531
- Richardson CA, Ibarrola I, Ingham RJ** (1993) Emergence pattern and spatial distribution of the common cockle *Cerastoderma edule*. *Mar Ecol Prog Ser* 99:71-81
- Robson EM, Williams IC** (1970) Relationships of some species of Digenea with the marine prosobranch *Littorina littorea* (L.) I. The occurrence of larval digenea in *Littorina littorea* on the North Yorkshire coast. *J Helminth* 44:153-168
- Rodríguez SR, Ojeda FP, Inestrosa NC** (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 97:193-207
- Rohde K** (1994) The origins of parasitism in the Platyhelminthes. *Int J Parasitol* 24 (8): 1099-1115
- Rohde K** (1998) Is there a fixed number of niches for endoparasites of fish? *Int J Parasitol* 28:1861-1865
- Rohde K** (2002) Ecology and biogeography of marine parasites. *Adv Mar Biol* 43:1-86
- Rosenberg R, Loo LO** (1988) Marine eutrophication induced oxygen deficiency: effects on soft bottom fauna, western Sweden. *Ophelia* 29:213-225
- Rothschild M** (1936) Gigantism and variation in *Peringia ulvae* Pennant 1777, caused by infection with larval trematodes. *J Mar Biol Ass UK* 20:537-546
- Rothschild M** (1938a) *Cercaria sinitzini* n. sp., a cystophorous cercaria from *Peringia ulvae* (Pennant 1777). *Nov Zool* 41:42-57
- Rothschild M** (1938b) Further observations on the effect of trematode parasites on *Peringia ulvae* (Pennant) 1777. *Nov Zool* 41:84-102
- Rothschild M** (1941) Observations on the growth and trematode infections of *Peringia ulvae* (Pennant) 1777 in a pool in the Tamar saltings, Plymouth. *Parasitology* 33:406-415
- Russell-Pinto F** (1990) Differences in infestation intensity and prevalence of hinge and mantle margin *Meiogymnophallus minutus* metacercariae (Gymnophallidae) in *Cerastoderma edule* (Bivalvia): possible species coexistence in Ria de Aveiro. *J Parasit* 76:653-659
- Russell-Pinto F** (1993) Espécies de digenea que infectam *Cerastoderma edule* (n.v. berbigão) em Portugal. Caracterização da resposta do hospedeiro à infestação. Thèse de Doctorat, Université de Porto, Portugal

- Russell-Pinto F, Bartoli P** (1992) Sympatric distribution of *Meiogymnophallus minutus* and *M. fossarum* (Digenea: Gymnophallidae) in *Cerastoderma edule* in the Ria de Aveiro estuary in Portugal. *Parasitol Res* 78:617-618
- Russell-Pinto F, Bartoli P** (2002) *Cercaria sevellana* n. sp., a new cercaria (Digenea: Microphallidae) from *Nassarius reticulatus* (L.) (Mollusca: Prosobranchia) in Portugal. *Syst Parasitol* 53:175-182
- Rygg B** (1970) Studies on *Cerastoderma edule* (L.) and *Cerastoderma glaucum* (Poiret). *Sarsia* 43:65-80
- Sanchez-Salazar ME, Griffith CL, Seed R** (1987a) The interactive roles of predation and tidal elevation in structuring populations of the edible cockle, *Cerastoderma edule*. *Estuar Coast Shelf Sci* 25:245-260
- Sanchez-Salazar ME, Griffith CL, Seed R** (1987b) The effect of size and temperature on the predation of cockles *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J Exp Mar Biol Ecol* 111:181-193
- Sannia A, James BL** (1977) The Digenea in marine molluscs from Eyjafjörður, North Iceland. *Ophelia* 16:97-109
- Sannia A, James BL** (1978) The occurrence of *Cercaria cerastodermæ* I Sannia, James, and Bowers, 1978 (Digenea: Monorchiiidae) in populations of *Cerastoderma edule* (L.) from the commercial beds of the Lower Thames Estuary. *Z Parasitenkd* 56:1-11
- Sannia A, James BL, Bowers EA** (1978) The morphology of *Cercaria cerastodermæ* I nom. nov. (Monorchiiidae) (= *Cercaria lepidapedon rachion* (Cobbold, 1858) *sensu* Lebour, 1908) a rare digenean parasite of the cockle in Britain. *J nat Hist* 12:487-500
- Sasal P, Durand P, Faliex E, Morand S** (2000) Experimental approach to the importance of parasitism in biological conservation. *Mar Ecol Prog Ser* 198:293-302
- Schmidt KA, Fried B** (1996) Emergence of cercariae of *Echinostoma trivolvis* from *Heliosoma trivolvis* under different conditions. *J Parasit* 82: 674-676
- Schmidt KA, Fried B** (1997) Prevalence of larval trematodes in *Heliosoma trivolvis* (Gastropoda) from a farm pond in Northampton County, Pennsylvania with special emphasis on *Echinostoma trivolvis* (Trematoda) cercariae. *J Helminthol Soc Wash* 64:157-159
- Schulenburg JHG, Englisch U, Wägele J-W** (1999) Evolution of ITS1 rDNA in the digenea (Platyhelminthes: Trematoda): 3' end sequence conservation and its phylogenetic utility. *J Mol Evol* 48:2-12
- Schulte-Oehlmann U, Oehlmann J, Fioroni P, Bauer B** (1997) Imposex and reproductive failure in *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia). *Mar Biol* 128:257-266
- Seed R, Brown RA** (1975) The influence of reproductive cycle, growth, and mortality on population structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* (L.), (Mollusca: Bivalvia). In: 9th European Marine Biology Symposium, 1975, p 257-274

Seed R, Brown RA (1978) Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Modiolus modiolus*. *J Anim Ecol* 47:283-292

Sergievsy SO, Granovitch AI, Sokolova IM (1997) Long-term studies of *Littorina obtusata* and *Littorina saxatilis* populations in the White Sea. *Oceanol Acta* 20:259-264

Shostak AW, Esch GW (1990) Photocycle-dependent emergence by cercariae of *Halopegus occidualis* from *Helisoma anceps*, with special reference to cercarial emergence patterns as adaptations for transmission. *J Parasit* 76:790-795

Skirnisson K, Galiaktionov K (2002) Life cycle and transmission patterns of seabirds digeneans in SW Iceland. *Sarsia* 87:144-151

Smogorjevskaya LA, Iskova NI (1966) *Curtuteria haematopodis* sp. nov. (Trematoidea, Echinostomatidae, Himasthlineae) – new species from the oystercatcher. *Problemy Parazitologii* 5: 108-111

Snelgrove PVR, Butman CA, Grassle JP (1993) Hydrodynamic enhancement of larval settlement in the bivalve *Mulinia lateralis* (Say) and the polychaete *Capitella* sp I in microdepositional environments. *J Exp Mar Biol Ecol* 168:71-109

Sokal R, Rohlf F (1981) *Biometry*. WH Freeman, New York

Sousa WP (1983) Host life history and effect of parasitic castration on growth: a field study of *Cerithidea californica* Haldeman (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites. *J Exp Mar Biol Ecol* 73:273-296

Sousa WP (1990) Spatial scale and the processes structuring a guild of larval trematode parasites. In: (eds) *Parasite communities: pattern and processes*. Chapman & Hall, London, p 41-67

Sousa WP (1991) Can models of soft-sediment community structure be complete without parasites? *Amer Zool* 31:821-830

Sousa WP, Gleason M (1989) Does parasitic infection compromise host survival under extreme environmental conditions? The case for *Cerithidea californica* (Gastropoda: Prosobranchia). *Oecologia* 80:456-464

Strasser M, Hertlein A, Reise K (2001a) Differential recruitment of bivalve species in the northern Wadden Sea after the severe winter of 1995/96 and of subsequent milder winters. *Helgol Mar Res* 55: 182-189

Strasser M, Reinwald T, Reise K (2001b) Differential effects of the severe winter of 1995/96 on the intertidal bivalves *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* in the Northern Wadden Sea. *Helgol Mar Res* 55: 190-197

Stunkard HW (1932) Some larval trematodes from the coast in the region of Roscoff, Finistère. *Parasitology* 24:321-343

- Stunkard HW** (1938) The morphology and life cycle of the trematode *Himasthla quissetensis* (Miller and Northup, 1926). Biol Bull Mar Lab, Woods Hole 75:145-164
- Stunkard HW** (1939) Determination of species in the trematode genus *Himasthla*. Z Parasitenkd 10:719-721
- Stunkard HW** (1941) Specificity and host-relations in the trematode genus *Zoögonus*. Biol Bull Mar Lab, Woods Hole 81:205-214
- Stunkard HW** (1960) Further studies on the trematode genus *Himasthla* with descriptions of *H. mcintoshi* n. sp., *H. piscicola* n. sp., and stages in the life-history of *H. compacta* n. sp. Biol Bull Mar Lab, Woods Hole 119:529-549
- Stunkard HW** (1970) The marine cercariae of the Woods Hole Massachusetts region. Biol Bull 138:66-76
- Stunkard HW** (1983) The marine cercariae of the Woods Hole, Massachusetts region, a review and a revision. Biol Bull 164:143-162
- Sutherland WJ** (1982a) Do oystercatchers select the most profitable cockles? Anim Behav 30:857-861
- Sutherland WJ** (1982b) Spatial variation in the predation of cockles by oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. I. The cockle population. J Anim Ecol 51:481-489
- Swennen C** (1969) Crawling-tracks of trematode infected *Macoma balthica* (L.). Neth J Sea Res 4:376-379
- Swennen C, Ching HL** (1974) Observations on the trematode *Parvatrema affinis*, causative agent of crawling tracks of *Macoma balthica*. Neth J Sea Res 8:108-115
- Tallmark B, Norrgren G** (1976) The influence of parasitic trematodes on the ecology of *Nassarius reticulatus* (L.) in Gullmar Fjord (Sweden). Zoon 4:149-154
- Taskinen J** (1998) Influence of trematode parasitism on the growth of a bivalve host in the field. Int J Parasitol 28:599-602
- Tebble N** (1966) British bivalve seashells. Alden Press Osney Mead, London
- Thébault A** (2001) Epidémiologie dans le cas de mortalités anormales de coquillages: exemple de coques du Croisic. Thèse de Vétérinaire, Université de Médecine de Créteil
- Tétreault F, Himmelman JH, Measures L** (2000) Impact of castrating trematode, *Neophasis* sp., on the common whelk, *Buccinum undatum*, in the northern Gulf of St. Lawrence. Biol Bull 198:261-271
- Théron A** (1975) Chronobiologie des cercaires de *Ribeiroia marini* (Faust et Hoffmann, 1934) parasite de *Biomphalaria glabrata*: action de la photopériode sur le rythme d'émission. Acta Tropica 32:309-316

- Théron A** (1984) Early and late shedding patterns of *Schistosoma mansoni* cercariae: ecological significance in transmission to human and murine hosts. *J Parasit* 70:652-655
- Thomas F** (1996) Conséquences écologiques et évolutives des interactions hôtes-parasites au sein de l'association amphipode (*Gammarus*)- trématodes (*Microphallus* et *Maritrema*). Thèse de Doctorat, Université Montpellier II
- Thomas F, Poulin R** (1998) Manipulation of a mollusc by a trophically transmitted parasite: convergent evolution or phylogenetic inheritance? *Parasitology* 116:431-436
- Thomas F, Poulin R, Renaud F** (1998) Nonmanipulative parasites in manipulated hosts: 'hitch-hikers' or simply 'lucky passengers'. *J Parasit* 84:1059-1061
- Thomas F, Guldner E, Renaud F** (2000a) Differential parasite (Trematoda) encapsulation in *Gammarus aequicauda* (Amphipoda). *J Parasit* 86:650-654
- Thomas F, Guégan J-F, Michalakis Y, Renaud F** (2000b) Parasites and host life-history traits: implications for community ecology and species co-existence. *Int J Parasitol* 30:669-674
- Thomas F, Cezilly F, Meeüs Td, Crivelli A, Renaud F** (1997) Parasitism and ecology of wetlands: a review. *Estuaries* 20:646-654
- Thomas F, Poulin R, Meeüs Td, Guégan J-F, Renaud F** (1999) Parasites and ecosystem engineering: what roles could they play? *Oikos* 84:167-171
- Timmermans BMH, Hummel H, Bogaards RH** (1996) The effect of polluted sediment on the gonadal development and embryogenesis of bivalves. *The Science of the Total Environment* 187: 231-236
- Tkach V, Grabda-Kazubska B, Swiderski Z** (2001) Systematic position and phylogenetic relationships of the family Omphaometridae (Digenea, Plagiorchiida) inferred from partial 18S rDNA sequences. *Int J Parasitol* 31:81-85
- Toledo R, Muñoz-Antoli C, Esteban JG** (1999) Production and chronobiology of emergence of the cercariae of *Euparyphium albuferensis* (Trematoda: Echinostomatidae). *J Parasit* 85:263-267
- Ursone RL, Fried B** (1995) Light microscopic observations of *Echinostoma caproni* metacercariae during *in vitro* excystation. *J Helminth* 69:253-257
- Uzmann JR** (1951) Record of the larval trematode *Himasthla quissetensis* (Miller and Northup, 1926) Stunkard, 1934 in the clam, *Mya arenaria*. *J Parasit* 37:327-328
- Vernberg WB, Vernberg FJ, Beckerdite FW** (1969) Larval trematode: double infections in common mud-flat snail. *Science* 164:1287-1288
- Villalba A, Mourelle SG, Carballal MJ, López C** (1997) Symbionts and diseases of farmed mussels *Mytilus galloprovincialis* throughout the culture process in the Rias of Galicia (NW Spain). *Dis Aquat Org* 31:127-139

- Villot A** (1879) Organisation et développement de quelques espèces de trématodes endoparasites marins. *Annls Sci Nat* 8:1-40
- Watters G** (1998) Prevalences of parasitized and hyperparasitized crabs near South Georgia. *Mar Ecol Prog Ser* 170:215-229
- Wegeberg AM** (1998) Digene trematodens (Echinostomatidae) infektionsøkologi og effekt på *Cerastoderma edule*. Master Thesis report, University of Aarhus,
- Wegeberg AM, Jensen KT** (1999) Reduced survivorship of *Himasthla* (Trematoda, Digenea)-infected cockles (*Cerastoderma edule*) exposed to oxygen depletion. *J Sea Res* 42:325-331
- Wegeberg AM, de Montaudouin X, Jensen KT** (1999) Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of three *Himasthla* species (Echinostomatidae, Trematoda). *J Exp Mar Biol Ecol* 238:259-269
- Wenne R, Klusek Z** (1985) Longevity growth and parasites of *Macoma balthica* L. in the Gdansk Bay (South Baltic). *Pol Arch Hydrobiol* 32:31-45
- Werding B** (1969) Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. *Mar Biol* 3:306-333
- Williams JG** (1980) The influence of adults on the settlement of spat of the clam, *Tapes japonica*. *J Mar Res* 38:729-741
- Wilson WH** (1991) Competition and predation in marine soft-sediment communities. *Ann Rev Ecol Syst* 21:221-241
- Winer BJ** (1971) Statistical principles in experimental design. McGraw-Hill, New York
- Woods CMC, Hayden BJ** (1998) An observation of the turbellarian *Paravortex* sp. in the New Zealand scallop *Pecten novaezelandiae* (Bivalvia: Pectinidae). *NZ J Mar Freshwat Res* 32:551-553
- Yankson K** (1986) Reproductive cycles of *Cerastoderma glaucum* (Bruguière) and *C. edule* (L.) with special reference to the effects of the 1981-82 severe winter. *J Moll Stud* 52:6-14
- Zakikhani M, Rau ME** (1998) Effects of *Plagiorchis elegans* (Digenea: Plagiorchiidae) infection on the reproduction of *Biomphalaria glabrata* (Pulmonata: Planorbidae). *J Parasit* 84:927-930
- Zander CD, Kollra H-G, Antholz B, Meyer W, Westphal D** (1984) Small-sized euryhaline fish as intermediate hosts of the digenetic trematode *Cryptocotyle concavum*. *Helgol Meeresunters* 37:433-443
- Zelmer DA** (1998) An evolutionary definition of parasitism. *Int J Parasitol* 28:531-533
- Zwaan Ad, Babarro JMF, Monari M, Cattani O** (2002) Anoxic survival potential of bivalves: (arte)facts. *Comp Biochem Physiol* 131:615-624

Zwarts L, Wanink J (1989) Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Mar Biol* 100:227-240

ANNEXE

Participation à la publication (en préparation)

de Montaudouin X, Jensen KT, **Desclaux C**, Wegeberg AM, Sajus MC (en prép.) Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of *Himasthla quissetensis* (Echinostomatidae, Trematoda). J Exp Mar Biol Ecol

Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of *Himasthla quissetensis* (Echinostomatidae, Trematoda)

Xavier de Montaudouin^{a,*}, K. Thomas Jensen^b, Céline Desclaux^a, A. Margrethe Wegeberg^b,
Marie C. Sajus^a

^a*Laboratoire d'Océanographie Biologique, UMR5805 Université Bordeaux 1-CNRS, 2 rue du Pr Jolyet, F-33120 Arcachon, France*

^b*Department of Marine Ecology, Institute of Biological Sciences, University of Aarhus, Finlandsgade, 14, DK-8200 Aarhus N, Denmark*

*Corresponding author. Tel.: +33-5-56223904; Fax: +33-5-56835104;

e-mail: x.de-montaudouin@epoc.u-bordeaux.fr

1. Introduction

Marine bivalves are common intermediate hosts for numerous digeneans parasites (Lauckner, 1983), especially belonging to Echinostomatidae family (de Montaudouin, Kisielewski, Bachelet, Desclaux, 2000; Desclaux, de Montaudouin, Bachelet, 2002; Kesting, Gollasch, Zander, 1996; Lauckner, 1971; 1984a; 1987; Mouritsen, 2002; Poulin, Steeper, Miller, 2000; Stunkard, 1983). In 1999, Wegeberg et al. experimentally compared the infection efficiencies of three common marine parasites belonging to *Himasthla* genus (*H. interrupta* (Loos-Frank), *H. continua* (Loos-Frank) and *H. elongata* (Mehlis)) with respect to different size groups of the cockle, *Cerastoderma edule* (L.). All three species utilise prosobranch snails and bivalves as their primary and intermediate hosts, respectively, and waterbirds as final hosts. The authors demonstrated that each parasite species exhibits a specific infection pattern (*i.e.* occupy a specific niche) with respect of shell-size and tissues. They also suggested that ‘the sympatric occurrence (of *Himasthla* species) in cockles in their study area is a result of a spin-off from their main cycle mediated through migratory birds’. The present note gives a further insight in this previous work of Wegeberg et al. (Wegeberg, de Montaudouin, Jensen, 1999) by investigating with a similar protocol a fourth *Himasthla* species, *H. quissetensis* (Miller & Northrup) which can be dominant in cockle populations (Desclaux, de Montaudouin, Bachelet, 2002). The infection efficiency of *H. quissetensis* was measured experimentally as in Wegeberg et al. (1999) and compared with the previous results concerning the three other *Himasthla* species.

2. Materials and methods

2.1. Infection experiment

Juveniles of *C. edule* were collected in the intertidal zone of Banc d'Arguin (Southwestern part of French Atlantic coast) in August 2002. The animals were immediately sorted according to their shell length, with respect of classes selected in the previous study (Wegeberg, de Montaudouin, Jensen, 1999): 2(\pm 0.25), 4(\pm 0.5), 6(\pm 0.5), 8(\pm 0.5), 10(\pm 0.5), 12(\pm 0.5) and 14(\pm 0.5) mm.

H. quissetensis cercariae were collected from infected *Nassarius reticulatus* (L.) also sampled at Banc d'Arguin. Infected snails were kept at 20°C, and fed with crushed cockles. To induce cercariae emission, each snail was isolated in a dish with sea water and exposed to light at about 24°C. *H. quissetensis* was identified according to (Stunkard, 1938).

The infection experiment was designed as a one-factor experiment in which cockle size was the fixed factor. For each size, ten replicates were used. The experimental units were small Petri-dishes filled with either 10 mL sea water (diameter: 3.5 cm; 2 to 6-mm length classes) or 30 mL sea water (side: 5 cm; 8 to 14-mm length classes). One juvenile cockle was incubated in each dish with 25 cercariae for 24 h at 24°C. Cercariae were collected within less than 1 h after emission from a group of 40 cercariae-shedding snails. The soft part of the cockle was squeezed between two microscope slides and observed under a stereo microscope. The number of the metacercariae and their location in the cockle was recorded.

Prior to experiment, ten cockles per length class were also sorted and dissected to check parasites load (control).

Therefore, the overall experimental methodology was similar to the one followed by Wegeberg et al. (Wegeberg, de Montaudouin, Jensen, 1999). The only differences were: (1) the absence of the 1.5-mm length class; (2) the reduction of the number of replicates (10

instead of 15); (3) the fact that all experiments were conducted in one series (August), instead of two (August and September) in the former study.

2.2. Statistical procedure

The parasite abundance in each cockle after experiment was defined as the ‘number of *H. quissetensis* metacercariae in experimentally infected cockle’ – ‘mean number of *H. quissetensis* metacercariae in control cockles’. Wegeberg et al. (1999) compared the effect of cockle size and three *Himasthla* species (*H. interrupta*, *H. continua* and *H. elongata*) on infection efficiency of the trematodes and demonstrated significant differences for both factors and for interaction. In the present study, *H. quissetensis* infection success was compared to each of the three previous *Himasthla* species with respect to shell length using a two-way analysis of variance (Sokal, Rohlf, 1981). Previously, data were arcsin transformed, normality was assumed and homogeneity of variance verified with Cochran test (Winer, 1971). Infection according to cockle length was also compared with a one-way ANOVA, using Wegeberg et al. (1999) data for *H. interrupta*, *H. continua* and *H. elongata* and the present results for *H. quissetensis*. The treatments were separated with *a posteriori* test of Tukey (Day, Quinn, 1989).

3. Results

Himasthla quissetensis differed with respect to its infection efficiency as a function of cockle length (Figure 1). Cercariae were the most successful from 6 to 14 mm, where about 74% of cercariae were recovered as metacercariae. For host size below 6 mm, infection success was less than 13%. The large majority of metacercariae, namely 97%, were positioned in the foot. Two-way ANOVA indicated a significant interaction between the two factors parasite species and cockle size (Table 1). However, the pattern of infection of *H.*

quissetensis remains quite similar to the pattern of infection of *H. elongata* (Figure 1) for which the interaction term was the lowest of all (although significant), with a 5 to 16-magnitude difference compared with the two other *Himasthla* species (Table 1).

4. Discussion

This insight of infection pattern of *Himasthla quissetensis* in the cockle *Cerastoderma edule* according to their shell length provides an advance on a recent paper. Wegeberg et al. (1999) showed that three *Himasthla* species, namely *H. interrupta*, *H. continua* and *H. elongata*, segregate by using different sizes and tissues when exploiting *C. edule*. They suggested that location of trematode species in intermediate hosts could differ with respect to definitive hosts. But their main hypothesis was that the co-occurrence of *Himasthla* species in cockles could be due to a spin-off from source populations in other geographical regions mediated by migratory birds. The present study showed that the infection pattern of *H. quissetensis* according to cockle size and tissues was close to what was observed with *H. elongata* (Figure 1): infection success is high for cockle length >4 mm and metacercariae are observed in the foot (metacercariae occurrence in siphons was interpreted as a laboratory artefact (Wegeberg, de Montaudouin, Jensen, 1999)). The interaction term between *H. quissetensis* and *H. elongata* (Table 1) is significant but also comparatively low. Consequently, a niche overlap is possible between these two *Himasthla* species. However, to our knowledge, both species rarely co-occur in cockles. In Europe, there is species segregation in relation to latitudinal gradient and/or intermediate host. *Himasthla elongata* is mainly reported in the Northern part, *i.e.* in British waters (Huxham, Maitland, Mocogni, 2001; James, 1968; Lebour, 1911), German coasts (Lauckner, 1971; 1984b; 1987), Limfjord in Denmark (de Montaudouin, Wegeberg, Jensen, Sauriau, 1998; Wegeberg, de Montaudouin, Jensen, 1999). *Himasthla quissetensis* rather occur in South Europe: South France with

Arcachon Bay (Desclaux, de Montaudouin, Bachelet, 2002) and Mediterranean lagoon (Prévot, 1974), and Portugal (Russell-Pinto, 1993). This segregation cannot be for the moment explained by the apparently wide geographical range of final hosts (gulls, oystercatchers) or intermediate hosts (mostly mussels and cockles). For the primary host, the situation is not so clear mainly due to uncertainties in cercariae identification. The primary host of *H. elongata* is *Littorina littorea* (Werding, 1969) which is a widespread species in Europe. However, *H. elongata* has been reported once in the Northern species *L. saxatilis* (Granovitch, Johannesson, 2000) and could also be '*Himasthla* sp.' mentioned in many *L. saxatilis* (Galaktionov, Bustnes, 1999; Sergievsky, Granovitch, Sokolova, 1997). The case of *H. quissetensis* is even more complex. In Atlantic Ocean, the primary host is *Nassarius reticulatus* (Russell-Pinto, 1993) which is also a widespread species in Europe. However, in Mediterranean sea, the primary host is *Cyclope neritea* (Prévot, 1974), a South-European snail (Sauriau, 1991).

Wegeberg et al. (1999) suggested that *Cerastoderma edule* may not be the optimal intermediate host for *Himasthla interrupta*, but rather *Abra tenuis*. In the present case, we suggest that *Mytilus edulis* would be a better intermediate host for *Himasthla elongata* than *Cerastoderma edule*. There are very few studies where prevalence of *H. elongata* in sympatric populations of cockles and mussels are compared. Lebour (Lebour, 1911) wrote that 'almost every mussels at Budle contains these cysts (*H. elongata*) and about 10 per cent of the cockles'. In a French sandflat (Banc d'Arguin), de Montaudouin et al. (de Montaudouin, Kisielewski, Bachelet, Desclaux, 2000) showed that *L. littorea* specimen are scarce but *H. elongata* prevalence is higher in mussels (2.5%) than in cockles (0.0%). In the field, the normal target tissue of *H. elongata* and *H. quissetensis* is the foot. In experimental infection (Wegeberg, de Montaudouin, Jensen, 1999), the mean success of *Himasthla elongata* encystment in the foot of cockles with shell length comprised between 6 and 14 mm

reached 29% against 72% for *H. quissetensis* (the present study) which appears more ‘adapted’ to cockles. At last, the knowledge of these molluscs ecology and habitat preference gives more strength to the existence of a ‘*Littorina littorea* – *Mytilus edulis* – *Himasthla elongata*’ system on hard substratum and a ‘*Nassarius reticulatus* – *Cerastoderma edule* – *Himasthla quissetensis*’ system on soft substratum.

Acknowledgements: The authors are very grateful to SEPANSO for its help at Arguin National Reserve. They thank our August sailors, P. LEBLEU. This research was partly supported by CNRS and IFREMER through the French National Programme on Coastal Environment (PNEC).

REFERENCES

- Day, R.W., Quinn, G.P., 1989. Comparison of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological Monographs* 59, 443-463.
- de Montaudouin, X., Wegeberg, A.M., Jensen, K.T., Sauriau, P.G., 1998. Infection characteristics of *Himasthla elongata* cercaria in cockles as a function of water current. *Diseases of Aquatic Organisms* 34, 63-70.
- de Montaudouin, X., Kisielewski, I., Bachelet, G., Desclaux, C., 2000. A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanologica Acta* 23, 453-468.
- Desclaux, C., de Montaudouin, X., Bachelet, G., 2002. Cockle emergence at the sediment surface: 'favourization' mechanism by digenean parasites? *Diseases of Aquatic Organisms* 52, 137-149.
- Galaktionov, K.V., Bustnes, J.O., 1999. Distribution patterns of marine bird digenean larvae in periwinkles along the southern coast of the Barents sea. *Diseases of Aquatic Organisms* 37, 221-230.
- Granovitch, A., Johannesson, K., 2000. Digenetic trematodes in four species of *Littorina* from the West coast of Sweden. *Ophelia* 53, 55-65.
- Huxham, M., Maitland, D., Mocogni, M., 2001. Respiration rates in *Littorina littorea* infected with three species of digenean parasite. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81, 351-352.
- James, B.L., 1968. The occurrence of larval Digenea in ten species of intertidal molluscs in Cardigan Bay. *Journal of natural History* 2, 329-343.
- Kesting, V., Gollasch, S., Zander, C.D., 1996. Parasite communities of the Schlei Fjord (Baltic coast of northern Germany), *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, pp. 477-496.
- Lauckner, G., 1971. Zur Trematodenfauna der Herzmuscheln *Cardium edule* und *Cardium lamarcki*. *Helgoländer wissenschaft Meeresuntersuchungen* 22, 377-400.
- Lauckner, G., 1983. Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: Kinne, O. (Ed.), *Diseases of Marine Animals*. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, pp. 477-961.
- Lauckner, G., 1984a. Impact of trematode parasitism on the fauna of a North Sea tidal flat. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 37, 185-199.
- Lauckner, G., 1984b. Brackish-water submergence of the common periwinkle, *Littorina littorea*, and its digenean parasites in the Baltic Sea and in the Kattegat. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 37, 177-184.
- Lauckner, G., 1987. Effects of parasites on juvenile Wadden Sea invertebrates. In: Asbirk, S. (Ed.), 5th Int. Wadden Sea Symp. The national Forest and Nature Agency and the Museum of Fisheries and Shipping, Esbjerg, pp. 103-121.
- Lebour, M.V., 1911. A review of the british marine cercariae. *Parasitology* 4, 416-456.
- Mouritsen, K.N., 2002. The parasite-induced surfacing behaviour in the cockle *Austrovenus stutchburyi*: a test of an alternative hypothesis and identification of potential mechanisms. *Parasitology* 124, 521-528.
- Poulin, R., Steeper, M.J., Miller, A.A., 2000. Non-random patterns of host use by the different parasite species exploiting a cockle population. *Parasitology* 121, 289-295.
- Prévot, G., 1974. Recherches sur le cycle biologique et l'écologie de quelques trématodes nouveaux parasites de *Larus argentatus michaellis* Naumann dans le midi de la France. Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille, pp. 319.
- Russell-Pinto, F., 1993. Espécies de digenea que infectam *Cerastoderma edule* (n.v. berbigão) em Portugal. Caracterização da resposta do hospedeiro à infestação. University of Porto.

-
- Sauriau, P.-G., 1991. Spread of *Cyclope neritea* (Mollusca: Gastropoda) along the north-eastern Atlantic coasts in relation to oyster culture and to climatic fluctuations. *Marine Biology* 109, 299-309.
- Sergievsy, S.O., Granovitch, A.I., Sokolova, I.M., 1997. Long-term studies of *Littorina obtusata* and *Littorina saxatilis* populations in the White Sea. *Oceanologica Acta* 20, 259-264.
- Sokal, R., Rohlf, F., 1981. *Biometry*. WH Freeman, New York, 859 pp.
- Stunkard, H.W., 1938. The morphology and life cycle of the trematode *Himasthla quissetensis* (Miller and Northup, 1926). *Biological Bulletin of the Marine Laboratory, Woods Hole* 75, 145-164.
- Stunkard, H.W., 1983. The marine cercariae of the Woods Hole, Massachusetts region, a review and a revision. *Biological Bulletin* 164, 143-162.
- Wegeberg, A.M., de Montaudouin, X., Jensen, K.T., 1999. Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of three *Himasthla* species (Echinostomatidae, Trematoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238, 259-269.
- Werding, B., 1969. Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. *Marine Biology* 3, 306-333.
- Winer, B.J., 1971. *Statistical principles in experimental design*. McGraw-Hill, New York.

Table 1

Effect of cockle size and *Himasthla* species (compared to *H. quissetensis*) on infection efficiency of the trematode (two-way analysis of variance)

	Source	df	MS	F	P
<i>H. interrupta</i>	Size	6	0.932	20.194	0.000
	Species	1	6.402	138.744	0.000
	Interactions	6	1.713	37.125	0.000
	Error	161	0.046		
<i>H. continua</i>	Size	6	2.362	60.193	0.000
	Species	1	11.164	284.462	0.000
	Interactions	6	0.447	11.395	0.000
	Error	161	6.319		
<i>H. elongata</i>	Size	6	3.626	96.127	0.000
	Species	1	0.512	13.567	0.000
	Interactions	6	0.089	2.363	0.003
	Error	161	0.038		

Himasthla quissetensis infection success is compared with Wegeberg et al. (1999) data

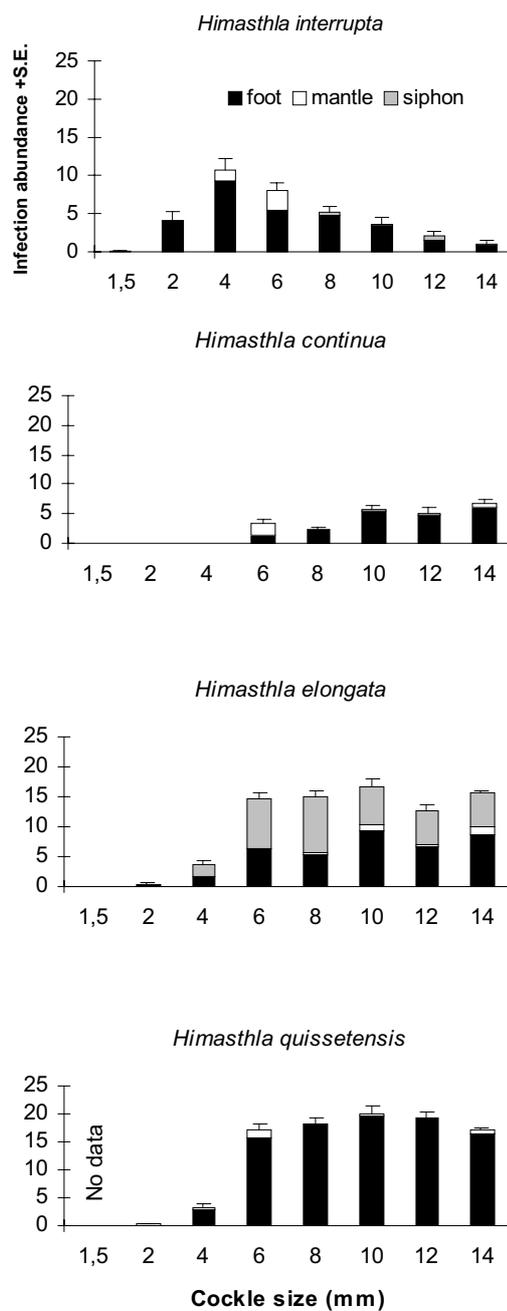


Figure 1. Infection intensity (mean number of metacercariae per cockle) of *Himasthla interrupta*, *H. continua*, *H. elongata*, *H. quissetensis* in relation to cockle size classes. The error bars (SE) refer to standard error for the total number of metacercariae for each species found in each size class.

RESUME

Les parasites font partie intégrante des écosystèmes terrestres, marins et lagunaires, ne serait-ce que par leur omniprésence. L'inventaire des macroparasites présents au sein des communautés de mollusques du Bassin d'Arcachon (lagune macrotidale atlantique) a permis d'identifier, à partir de onze espèces de mollusques, 21 familles et 35 espèces de Trématodes Digènes, avec notamment la découverte de deux Himasthlineae très présents en terme de prévalence et d'abondance, *Himasthla quissetensis* et *Curtuteria* sp. Les coques, *Cerastoderma edule* (Mollusque Bivalve), peuvent être infestées par 12 espèces différentes, devenant alors un vrai 'réservoir' à Digènes. Le nouvel Himasthlineae *Curtuteria* sp., jamais recensé en Europe, a été décrit en microscopie optique et en microscopie électronique à balayage et comparé aux différents Himasthlineae du Bassin d'Arcachon. L'étude de son cycle a été abordée ; son premier hôte reste encore inconnu.-Cette étude a aussi mis en évidence la dominance, en terme de prévalence et d'abondance, des deux Digènes *Labratrema minimus* (coque = 1^{er} hôte intermédiaire) et *H. quissetensis* (coque = 2nd hôte intermédiaire) au sein de deux populations de coques, localisées au Banc d'Arguin et à La Canelette. L'étude des modalités d'infestation par *H. quissetensis* a identifié, à l'aide de mesures de température et d'expériences de transplantation de coque, une infestation estivale (juin-octobre) des coques, liée à la température de la masse d'eau ($\geq 17^{\circ}\text{C}$). Des expériences de chronobiologie en laboratoire pour diverses températures (15 à 23°C) et phases lumineuses (J/N et N/J), ainsi que des échantillonnages de cercaires *in situ* dans la masse d'eau, ont permis de déterminer les critères optimums d'émission et d'infestation de ce Digène, en relation avec l'activité biologique maximale du premier hôte, le gastéropode *Nassarius reticulatus*. Ce travail a également quantifié l'impact parasitaire des espèces dominantes *L. minimus* et plus spécialement *H. quissetensis* sur deux populations de coques du Bassin d'Arcachon, en terme de mortalité. Ainsi, *L. minimus* et *H. quissetensis* contribuent respectivement à la mortalité par favorisation de 9% et 2% des coques de La Canelette vs. 8% pour *H. quissetensis* à Arguin. Enfin, la chute de l'abondance d'infestation de *H. quissetensis* (notamment en période hivernale) est un indice sérieux de mortalité directe des coques induite par les parasites, pour 22% de la population de coques (âgées de 2 ans) d'Arguin vs. 88% et 38% à La Canelette (coques âgées de 3 et 4 ans).

MOTS CLEFS : Dynamique des populations, Mortalité, *Cerastoderma edule*, Parasitisme, Trématodes Digènes, Inventaire, Transmission

ABSTRACT

Parasites are omnipresent in continental, marine and coastal environments. A census of macroparasites in 11 Mollusc species of Arcachon Bay (a macrotidal Atlantic lagoon) revealed the presence of 21 families and 35 species of Digenean Trematodes. Two Himasthlineae species, *Himasthla quissetensis* and *Curtuteria* sp. were found and displayed high prevalence and abundance. Cockles *Cerastoderma edule* (Bivalve Mollusc) may host 12 Digenean species and can be considered as a real 'reservoir' for digeneans. The new Himasthlineae species *Curtuteria* sp., which has never been sampled in Europe before, was described by means of optic and electron microscopy and was compared with other Arcachon Bay Himasthlineae. The study of its biological cycle and ecology was discussed; the first intermediate host is still unknown. The dominance in terms of prevalence and abundance of two Digenean species was demonstrated within two Arcachon Bay cockle populations, at Banc d'Arguin and La Canelette: *Labratrema minimus* (cockle= 1st intermediate host) and *Himasthla quissetensis* (cockle= 2nd intermediate host). Mechanisms of cockle infection by *H. quissetensis* were analysed through temperature survey and transplant experiments. Infection occurred between June and October when sea temperature = 17°C. Shedding rhythm of *H. quissetensis* cercariae from *Nassarius reticulatus* (Gastropod) was analysed with two methods: (1) chronobiology experiments in the laboratory within a temperature range of 15 - 23°C and with a 12D/12N or 12N/12D period, and (2) *in situ* cercariae sampling in the water mass. Shedding was correlated to the period of maximal activity of the primary host, *N. reticulatus*. The impact of dominant parasites, *i.e.* *Labratrema minimus* and *H. quissetensis*, on cockle mortality was assessed. *L. minimus* and *H. quissetensis* were responsible for 9% and 2%, respectively, cockle mortality by favourization at La Canelette vs. 8% for *H. quissetensis* at Arguin. The decrease of the mean parasite abundance of *H. quissetensis* in cockles, during winter, may be considered as an index of direct mortality. This parasite-dependent mortality reached 22% at Arguin (for >2 yr old cockles) and 88 and 38% at La Canelette (>3 and 4 yr old cockles, respectively).

KEYWORDS : Population dynamics, Mortality, *Cerastoderma edule*, Parasitisme, Trematode Digenean, Census, Transmission