

N° d'ordre : 3684

THESE EN COTUTELLE

Présentée à

L'UNIVERSITE HASSAN II AIN CHOCK

UFR DOCTORALE 'ECOSYSTEMES AQUATIQUES ET ECOPHYSIOLOGIE'

ET

L'UNIVERSITE BORDEAUX 1

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

Par **M^{lle} Mériame GAM**

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPECIALITE : BIOGEOCHIMIE ET ECOSYSTEMES

**DYNAMIQUE DES SYSTEMES PARASITES - HOTE, ENTRE
TREMATODES DIGENES ET COQUE *Cerastoderma edule* :
COMPARAISON DE LA LAGUNE DE MERJA ZERGA AVEC LE
BASSIN D'ARCACHON**

Soutenue le : 28 novembre 2008

Après avis de :

M. Abdellatif BAYED, Professeur, Univ. Mohammed V – Agdal, Rabat
M. Serge MORAND, Directeur de Recherche CNRS, Univ. Montpellier 2

Rapporteur
Rapporteur

Devant la commission d'examen formée de :

M. Mohamed EL KABBAJ, Professeur, Doyen de la Fac. Sci. Ben Msik, Casablanca
M. Guy BACHELET, Directeur de Recherches CNRS, Bordeaux 1
M. Abdellatif BAYED, Professeur, Univ. Mohammed V – Agdal, Rabat
M. Hocein BAZAIRI, Prof. Habilité, Univ. Hassan II Aïn Chock, Casablanca
M. Abdelilah FAHDE, Professeur, Univ. Hassan II, Casablanca
M. Xavier de MONTAUDOUIN, Maître de conférences, Univ. Bordeaux 1
M. Serge MORAND, Directeur de Recherches CNRS, Univ. Montpellier 2

Président du jury
Examinateur
Rapporteur
Directeur de thèse
Examinateur
Directeur de thèse
Rapporteur

*A la mémoire de
ma mère*

REMERCIEMENTS

*Mes remerciements vont tout d'abord à mes deux directeurs de thèse, **Hocein Bazairi** et **Xavier de Montaudouin**. Je vous remercie pour tout ce que vous avez fait pour l'aboutissement de ce travail. Le soutien que vous m'avez accordé m'a permis de réaliser ce travail dans de très bonnes conditions. J'ai eu le plaisir de partager avec vous des moments inoubliables de ma vie lors de nos missions de MATADA. Tout simplement Merci.*

*Je remercie, **Hocein Bazairi** qui m'a aidé tout au long de cette étude, avec ses conseils et ses encouragements, mais aussi en participant activement aux expérimentations. Il a su encadrer ce travail, en y apportant son expérience scientifique, sur une thématique nouvelle pour son équipe. J'ai beaucoup apprécié sa disponibilité et ses qualités humaines et professionnelles, ainsi que la confiance qu'il a voulu me donner.*

*Je remercie, **Xavier de Montaudouin**, pour m'avoir prodigué, avec une constance et des qualités humaines et scientifiques exceptionnelles, des encouragements et des conseils. J'ai tout particulièrement apprécié son entière disponibilité. La confiance qu'il a manifestée en me laissant une liberté d'initiative sur différents aspects m'a été très formatrice. Qu'il trouve ici toute ma gratitude.*

*Je remercie, Monsieur **Chentoufi**, ancien Directeur du Laboratoire d'Ecologie Aquatique et Environnement ainsi que Madame **Nadia Rharbi**, actuelle Directrice, qui m'ont permis d'effectuer mes travaux de recherche au sein du laboratoire d'Ecologie Aquatique et Environnement.*

*Je remercie aussi Monsieur **Pierre Chardy**, ancien Directeur de la Station marine d'Arcachon et Monsieur **Antoine Grémare** actuel Directeur, pour m'avoir accueillie chaleureusement au sein de leur laboratoire.*

Je tiens à remercier les différents membres du jury qui ont accepté d'évaluer mon travail :

*Monsieur **Mohamed El Kabbaj**, Professeur et Doyen de La Faculté des Sciences Ben Msik de Casablanca, qui a accepté d'être le Président du jury de ma soutenance de thèse.*

*Monsieur **Guy Bachelet**, pour m'avoir corrigé ce manuscrit avec un regard bien avisé. Les précieux conseils très constructifs que vous m'avez prodigués m'ont été très profitable pour bien finaliser ce manuscrit.*

*Monsieur **Abdellatif Fahde**, qui a fait montre d'une servabilité et d'une générosité inégalable. Je suis profondément touchée par son aide très précieuse à travers ces contacts qui m'ont permis d'effectuer quelques missions de terrain à un moment assez critique de ma thèse.*

*Mes remerciements vont également à Monsieur **Abdellatif Bayed** et Monsieur **Serge Morand** qui m'ont fait l'honneur de juger mon travail comme rapporteurs. Qu'ils soient assurés de ma profonde reconnaissance.*

*Je tiens tout particulièrement à remercier Monsieur **Kurt Thomas Jensen**, que j'ai eu l'honneur de connaître lors de la mission de mars 2006, mission qui s'est concrétisée par la publication de mon premier article. Je vous remercie pour votre gentillesse, votre bonne humeur et votre aide très précieuse. J'espère que vous aurez l'occasion de revenir au Maroc, mais cette fois on vous laissera profiter du soleil au lieu de disséquer des coques.*

*Je remercie tout spécialement, Monsieur **Hamid Rguibi**, pour ta gentillesse et ta bonne humeur. Même si parfois on a abusé de ta gentillesse lors de nos missions mais je t'assure que ta Salade variée est parmi les plus délicieuses que j'ai mangée. Merci pour le pied à coulissee.*

Cette thèse n'aurait pu voir le jour sans les efforts et les sacrifices personnels et économiques de mes parents, de toute ma famille et l'aide de mes amis et collègues :

*Je tiens particulièrement à remercier **Abdelaziz Retmane** et **Fouad Sami**, les deux personnes qui ont vécu avec moi un moment très éprouvant lors de notre accident de route qui est survenu le 10 novembre 2005 pendant une mission de terrain à Moulay Bousselham. Je leur souhaite une très bonne continuation dans leurs travaux de recherche.*

***Abdelaziz**, peut-être qu'on devrait se partager cette thèse car tu as fait avec moi toutes les missions de terrain même si parfois c'était au dépend de ton boulot. Parfois dire merci n'est pas suffisant pour exprimer ce que l'on peut ressentir, Merci Abdelaziz pour ta présence, ton dévouement et tes encouragements sans limite.*

*Je crois qu'une autre personne aurait aussi le droit de revendiquer sa part de ce travail. Merci **Adnane Moutaouakkil**, pour ta très grande générosité, ta bonne humeur et ta présence. Je n'aurais pu assurer ces deux années de missions sans ton aide. Merci.*

*Je remercie très particulièrement mon Frère **Salah GAM** qui me prêtait généreusement sa voiture pour que je puisse faire mes missions.*

*Merci aussi à Monsieur **Lahcen Machaouir**, qui n'a ménagé aucun effort, ni lui ni sa famille, pour rendre les missions de Moulay Bousselham très agréables et passionnantes. Merci aussi d'avoir donné mon nom à ta petite fille, je lui souhaite tout le bonheur.*

Je crois que cette thèse m'a beaucoup rapproché de mes amis et m'a permis de passer des moments très agréables avec eux et aussi de faire la connaissance d'amis au-delà des frontières de Gibraltar.

Merci à vous qui à un moment ou un autre, m'ont prodigué des conseils scientifiques, fourni une aide matérielle et technique, ou tout simplement humaine et merci aussi à vous qui avez

contribué à faire de ces quatre années une période forte en émotions, j'ai vraiment peur d'oublier des noms : Zora GAM pour m'avoir supporter toutes ces années, Houda Bouchtia pardon de ne pas pouvoir assister à ton mariage ma belle, Grosse bise pour Mama Douda Bouchtia et Bouchoune, Kaoutar Nourredine, Farah Ait Ouhmane, Yassine Hassanaine monsieur Zooplancion nous avons beaucoup partagé ces quatre années au sein de ce laboratoire Merci pour ta présence et ta bonne humeur, Tarik Baibai c'est pour quand le barbecue des sardines, on attend toujours, Kaoutar Bayoub, Driss Mountassif arrête de nous gaver de Mac Donald et de viennoiserie, Farida notre robinet des langues étrangères, Hanane et Hakim pour votre douceur, Leila Oukhatar, Madame Saida et Abdo notre petit chouchou, Latifa et Abd leghni les parents du petit Obama, Youssef, Ilham miss doliprane, Ibtissam, Sihame, Karima, Leila, les deux sœurs jumelles 'lam3ayzat', Saida pour nos virées arcachonnaises...

Mes amis et collègues de la station marine d'Arcachon : Merci à toi Géraldine pour m'avoir appris à identifier nos fameux petits chéris, les parasites. Merci Francis, Pascal et Henri pour votre hospitalité et votre générosité. Merci Miss Coca-Cola tu te reconnaîtras bien sûr MAG. Merci Sébastien, j'ai abusé de ta gentillesse pour résoudre tous les petits problèmes techniques pour effectuer les cartes d'Arcachon et de Moulay Boussemham. Merci à toi et à Christelle pour toutes ces magnifiques soirées et c'est pour quand le dîner à l'homard de 4kg 500. Merci à toi François, pour ton humour, j'ai appris à reconnaître et à déguster les fromages bien que j'ai raté je crois de déguster ton Fameux Irish Coffee, alcool oblige, mais je l'ai bu sans, il est super bon. Merci à vous tous :, Nico, Bea, Cécile, Ika, Marie Claude, Marie, Monique, Nicolas, Flora, Sophie, Sabrina, Laetitia, Hugues, Corinne, Michelle, Pascal, Benoit, Benjamin, Laure, Marie, Maud. Merci Agnès pour ton aide et ta gentillesse.

Je remercie également les membres du laboratoire de pathologie des mollusques de l'institut national de recherche halieutique de Casablanca, Monsieur Abdellatif Orbi et Madame Kestoum et la Société pour l'Etude, la Protection et l'Aménagement de la Nature dans le Sud-Ouest pour m'avoir autorisée à échantillonner dans la réserve du Banc d'Arguin, France.

AVANT-PROPOS

Cette étude s'inscrit dans le cadre d'une convention de co-tutelle entre l'Université Hassan II Aïn Chock de Casablanca (Maroc) et l'Université Bordeaux 1 (France).

Cette thèse a été financée par une bourse d'excellence de recherche (A7/013 2004-2007) et a bénéficié de l'appui financier de CNRST (Maroc) et du CNRS (France) (projet SDU 03-06 / 18571), du laboratoire EPOC (UMR 5805) et de l'Université Hassan II Aïn Chock. Elle a été également supportée par le Programme National Environnement Côtier (Projet TAIPAMOR) et le Département des Affaires internationales de l'Université Bordeaux 1.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE 1 : MODELES BIOLOGIQUES ET SITES D'ETUDE	7
I INTRODUCTION	8
II TREMATODES DIGENES.....	8
II.1 CYCLE DE VIE	9
II.2 SYSTEME TREMATODES DIGENES-HOTE : TRANSMISSION DES PARASITES ET EFFET SUR LES HOTES	10
II.2.1 <i>Transmission et facteurs du milieu</i>	12
II.2.2 <i>Reconnaissance et pénétration</i>	13
II.2.3 <i>Impact des trématodes digènes</i>	14
II.2.4 <i>Réponse de l'hôte et changements comportementaux</i>	16
II.2.5 <i>Effet sur les populations et les peuplements</i>	17
III L'HÔTE : LA COQUE CERASTODERMA EDULE (L.)	18
IV SITES D'ETUDE.....	19
IV.1 LA LAGUNE DE MERJA ZERGA	19
IV.2 LE BASSIN D'ARCACHON	21
CHAPITRE 2 : DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET PRODUCTION SECONDAIRE DE LA COQUE CERASTODERMA EDULE: COMPARAISON ENTRE MERJA ZERGA (COTE ATLANTIQUE MAROCAINE) ET LE BASSIN D'ARCACHON (COTE ATLANTIQUE FRANÇAISE).....	26
I INTRODUCTION	29
II MATERIALS AND METHODS.....	30
II.1 SAMPLING SITES	30
II.1.1 MERJA ZERGA	31
II.1.2 ARCACHON BAY	31
II.2 SAMPLING PROCEDURE	33
II.3 POPULATION PARAMETERS	33
II.3.1 <i>Growth</i>	33
II.3.2 <i>Occupation rate</i>	34
II.3.3 <i>Recruitment</i>	34
II.3.4 <i>Mortality</i>	35
II.3.5 <i>Biomass and Production</i>	35
II.4 STATISTICAL PROCEDURE	36
III RESULTS.....	36
III.1 POPULATION STRUCTURE	36
III.1.1 <i>Merja Zerga</i>	36
III.1.2 <i>Arcachon</i>	38
III.2 RECRUITMENT	38
III.3 MORTALITY	40
III.4 ESTIMATION OF GROWTH PARAMETERS AND AGE	41
III.4.1 <i>Modal progression analysis</i>	41
III.4.2 <i>ELEFAN I procedure</i>	41
III.5 SECONDARY PRODUCTION AND PRODUCTIVITY (P/B)	43
IV DISCUSSION.....	45
IV.1 RECRUITMENT - ABUNDANCE - MORTALITY	45
IV.2 GROWTH	47
IV.3 PRODUCTION AND P/B RATIO	48

CHAPITRE 3 : LA COMMUNAUTE DES TREMATODES DIGENES DE LA COQUE CERASTODERMA EDULE DANS LES LAGUNES DE MERJA ZERGA ET D'ARCACHON.....	50
I INTRODUCTION	51
II MATERIEL ET METHODES	52
II.1 ECHANTILLONNAGE ET ACQUISITION DES DONNEES	52
II.2 IDENTIFICATION DES ESPECES DE TREMATODES	52
II.2.1 <i>La famille des Gymnophallidae Odhner, 1900</i>	54
II.2.2 <i>La famille des Echinostomatidae Looss, 1899</i>	56
II.2.3 <i>La famille des Psilostomidae</i>	58
II.2.4 <i>La famille des Zoogonidae Odhner, 1902..</i>	59
II.2.5 <i>La famille des Bucephalidae Poche, 1907 ..</i>	59
II.2.6 <i>La famille des Monorchidae ..</i>	60
II.3 ANALYSE DES DONNEES	61
III RESULTATS	63
III.1 COMPOSITION SPECIFIQUE	63
III.2 PHENOLOGIE DES TREMATODES DOMINANTS UTILISANT LA COQUE EN TANT QUE DEUXIEME HOTE INTERMEDIAIRE	66
IV DISCUSSION.....	71
IV.1 COMMUNAUTE DE PARASITES DES COQUES.....	71
IV.2 RICHESSE SPECIFIQUE ET INTENSITE	72
IV.3 DYNAMIQUE D'INFESTATION PAR LES TREMATODES A ARGUIN ET A MERJA ZERGA	73
CHAPITRE 4 : LES PARASITES TREMATODES AFFECTENT-ILS LA PRODUCTION ET L'ELIMINATION SECONDAIRE DES COQUES (CERASTODERMA EDULE) ?	76
I INTRODUCTION	79
II MATERIALS AND METHODS	80
II.1 STUDY AREA	80
II.2 STUDY ORGANISMS	81
II.2.1 <i>Host (Cockles)</i>	81
II.2.2 <i>Parasite (Trematodes)</i>	81
II.3 SAMPLING PROCEDURE	82
II.4 PRODUCTION	83
II.5 INFLUENCE OF PARASITES ON COCKLE PRODUCTION AND ELIMINATION	84
III RESULTS.....	85
III.1 DYNAMICS AND PRODUCTION OF 2005'S COHORT	85
III.2 TREMATODE INFESTATION IN COCKLES	86
III.3 EFFECT OF TREMATODES ON COCKLE PRODUCTION - ELIMINATION	87
IV DISCUSSION.....	90
CHAPITRE 5 : LES FACTEURS DE VARIABILITE DE L'INFESTATION PARASITAIRE DE LA COQUE CERASTODERMA EDULE DANS LA LAGUNE DE MERJA ZERGA	93
5.1 LES PARASITES METAZOAires D'UNE POPULATION DE SECOND HOTE INTERMEDIAIRE DANS SA LIMITE SUD DE DISTRIBUTION: LA COQUE (CERASTODERMA EDULE) ET SES TREMATODES DANS UNE LAGUNE COTIERE MAROCAINE (MERJA ZERGA)	94
I INTRODUCTION	97
II MATERIALS AND METHODS	98
II.1 STUDY AREA	98
II.2 THE HOST AND THE ASSOCIATED METAZOAN SPECIES	98
II.3 DATA ANALYSIS	99
III RESULTS.....	101

III.1	HOST DISTRIBUTION AND DENSITY	101
III.2	METAZOAN SPECIES IN COCKLES	101
IV	DISCUSSION.....	108
5.2	IMPACT DE LA PRESENCE D'HERBIERS A ZOSTERA NOLTII SUR L'INFESTATION PARASITAIRE DES COQUES CERASTODERMA EDULE DANS LA LAGUNE DE MERJA ZERGA (MAROC)	112
I	INTRODUCTION	115
II	MATERIELS ET METHODES	116
II.1	SITE D'ETUDE	116
II.2	ANALYSE STATISTIQUE	117
III	RESULTATS	118
IV	DISCUSSION.....	123
5.3	EFFET DE LA DENSITE DE LA POPULATION HOTE CERASTODERMA EDULE SUR L'INFESTATION PARASITAIRE DES TREMATODES DIGENES	126
I	INTRODUCTION	127
II	MATERIELS ET METHODE :.....	128
II.1	ECHANTILLONNAGE ET COLLECTE DE DONNEES	128
II.2	ANALYSE DES DONNEES	129
III	RESULTATS	129
III.1	EVOLUTION DE LA DENSITE ET DE LA BIOMASSE DES COQUES DANS LES QUATRE STATIONS.....	129
III.2	RICHESSE SPECIFIQUE ET ABONDANCE DES TREMATODES	129
IV	DISCUSSION.....	134
6.	CONCLUSION ET PERSPECTIVES	136
BIBLIOGRAPHIE.....		143
ANNEXES		CLXVII

INTRODUCTION

'Le parasite est un acteur qui joue dans l'ombre'

(Combes 1995)

Environ 40% des espèces connues dans le monde du vivant sont des parasites (Dobson et al. 2008). Malgré cette manifeste omniprésence, les parasites ont longtemps été ignorés par les écologues et ce en raison de leur caractère discret (Combes 1995). Depuis quelques décennies, une attention particulière aux relations entre les populations hôtes, les populations parasites et leur milieu s'exprime chez les écologues. Ainsi, de récentes études présentent les parasites comme étant des espèces clés dans les écosystèmes (Thomas et al. 1997). D'où la question centrale : comment les parasites peuvent-ils affecter la dynamique des populations hôtes voire des écosystèmes ? (McCallum et Dobson 1995, Thomas et al. 1995, 1997).

Les parasites sont par définition préjudiciables à la santé de leurs hôtes (Price 1980). Ils causent des pathologies et des modifications comportementales qui peuvent affecter l'individu, la dynamique de la population hôte, la structure de la communauté et enfin, à une plus grande échelle, l'écosystème (Curtis 1987, Lafferty 1993, Minchella et Scott 1991, McCallum et Dobson 1995, Lafferty et al. 2008). Les effets physiologiques, morphologiques et comportementaux sur les individus hôtes (Poulin 1998, Moore 2002, Morley 2006) se traduisent à l'échelle de la population par des changements de leur structure et de leur dynamique (de Montaudouin et al. 2003). La structure de la communauté subit par effet de cascade les effets sur les individus et les populations. Poulin (1999) distingue trois types de perturbation de la structure des communautés par les parasites : (1) le parasite, par son effet pathogène peut modifier l'abondance des espèces hôtes ; (2) le parasite peut avoir un effet sévère sur une espèce hôte importante pour l'équilibre de la structure du peuplement des organismes libres ; (3) le parasite peut affecter le phénotype d'espèces hôtes fonctionnellement importantes pour les autres espèces libres de la communauté.

Cette importante position des parasites dans les écosystèmes a sans doute un effet non seulement sur les écosystèmes naturels (Morand et Gonzalez 1997) mais aussi sur les exploitations humaines (aquaculture, pêche...). Le cycle de vie complexe des parasites (faisant souvent intervenir plus d'un hôte), la succession rapide de leurs générations par rapport à celles de leurs hôtes et leurs réponses rapides aux perturbations environnementales permettent de les utiliser comme indicateurs de la biodiversité (Hechinger et al. 2007) et de sources de stress (Cross et al. 2001), et comme prédicteurs des changements globaux en relation avec le réchauffement climatique (Poulin et Mouritsen 2006). Ainsi, l'étude de la dynamique des parasites et de leurs effets sur la croissance et la production des populations hôtes s'avère primordiale. Cependant, si la majorité des études sur les parasites ne concerne

souvent que ceux responsables des maladies humaines, peu d'efforts ont été consentis à la compréhension des changements potentiels de la faune parasitaire des populations animales, particulièrement dans les systèmes aquatiques (Marcogliese 2001).

Plusieurs études soulignent l'importance du parasitisme dans les milieux lagunaires (Bartoli 1974, Lauckner 1980, 1983, 1984, 1987a, de Montaudouin et al. 2000, Poulin et Morand 2000, Desclaux 2003). Les parasites avec un cycle de vie complexe sont plus favorisés dans ces écosystèmes hautement productifs et à importante diversité spécifique (Maillard 1976). Parmi ces parasites, les trématodes digènes sont bien représentés (de Montaudouin et al. 2000, Desclaux 2003, Thieltges et al. 2006).

Les trématodes digènes sont souvent responsables de mortalités en masse des populations hôtes (Jensen et Mouritsen 1992, Jonsson et André 1992, Blanchet et al. 2003, Thieltges 2006a). Ils peuvent aussi engendrer une castration ou une réduction de la fécondité de leurs hôtes. Par exemple, 15% de la diminution de la fécondité observée chez le gastéropode *Hydrobia ventrosa* sont liées à son infestation par des trématodes (Kube et al. 2006) et 2% de la population de l'ormeau *Haliotis asinina* infestée par le digène *Allopodocotyle* sp. ne présentent pas de gamètes matures (Rice et al. 2006). La croissance des hôtes peut aussi être altérée par l'infestation des trématodes (James 1965, Sousa 1983, Mouritsen et Jensen 1994, Huxham et al. 1995, Taskinen 1998a, de Montaudouin et al. 2003, Wegeberg et Jensen 2003, Thieltges 2006b). Les trématodes digènes possèdent la capacité de changer le comportement de leur hôte le rendant plus vulnérable à la prédation. Par exemple, le digène *Diplostomum spathaceum* qui s'enkyste dans les yeux de son hôte, la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss*, induit la formation d'une cataracte prédisposant ainsi son hôte à la prédation en réduisant ses capacités d'esquive (Seppälä et al. 2006).

Les trématodes digènes font le plus souvent intervenir trois espèces dans leur cycle de vie. L'hôte définitif est généralement un vertébré. Les mollusques sont particulièrement présents dans le cycle des digènes puisqu'ils occupent toujours les places de premier et souvent de deuxième hôte intermédiaire (Hyman 1967, Fried et Craczyk 1997). En outre, les mollusques représentent la composante majoritaire de la faune benthique des écosystèmes côtiers et particulièrement lagunaire, ce qui est en faveur de l'évolution et de la transmission des trématodes digènes au sein de ces milieux.

Parmi les nombreux modèles de systèmes parasites-hôtes (SPH), ceux prenant la coque *Cerastoderma edule* comme modèle biologique sont largement étudiés sur la côte atlantique (Bowers et al. 1996, Javanshir 1999, de Montaudouin et al. 2000, Blanchet et al. 2003, Russell-Pinto et al. 2006, Thieltges et Reise 2006). Des SPH analogues sont aussi largement décrits sur les côtes de Nouvelle Zélande avec comme espèce hôte la coque néo-zélandaise *Austrovenus stutchburyi* (Mouritsen et Poulin 2003, Babirat et al. 2004, Leung et Poulin 2007a, b). Sur la côte atlantique européenne, la coque se distingue par sa grande diversité et abondance parasitaire (de Montaudouin et al. 2000, Russell-Pinto et al. 2006, Thieltges et al. 2006). Elle peut abriter jusqu'à neuf espèces de parasites trématodes digènes (de Montaudouin et al. 2009). De plus, la coque constitue une importante ressource trophique pour différentes espèces, notamment les oiseaux, les poissons et les crustacés (Sutherland 1982, Möller 1986, Beukema et Dekker 2005), mais aussi pour l'homme. Les populations de coques se distribuent le long de la côte atlantique entre la mer de Barents et la Mauritanie (Poppe et Goto 1993). Cette large répartition géographique, couplée avec sa capacité à abriter une riche faune parasitaire, permet à la coque de compter parmi les meilleurs modèles biologiques pour l'étude de la dynamique des trématodes digènes.

Les études entreprises jusqu'à présent sur le système trématodes digènes-coque se limitent à la côte atlantique européenne. Dans la littérature, aucune étude ne fait référence à ce système dans la partie sud de la distribution de la coque entre le Maroc et la Mauritanie. Toutefois, le long de la côte atlantique de ces deux pays, il existe de nombreux systèmes lagunaires et estuariens. Ces écosystèmes jouent un rôle important pour la faune aviaire puisqu'ils représentent lors de la migration des sites d'escale et/ou d'hivernage (Dakki et al. 2001). De plus, ils représentent des lieux de frayère et de nourricerie pour un grand nombre de poissons (Azeroual et al. 2000). Sachant que ces deux taxons (oiseaux et poissons) entrent dans le cycle de vie des digènes, il est très important de faire un inventaire des parasites dans la partie sud de la distribution du système trématodes digènes-coque. Parmi les plus importants écosystèmes côtiers, en allant du Nord du Maroc vers la Mauritanie, la lagune de Merja Zerga (Maroc), la baie de Dakhla (Maroc) et le Banc d'Arguin (Mauritanie) sont reconnus mondialement pour leur diversité biologique, notamment leur avifaune.

L'objectif principal de ce travail était d'étudier le système trématodes digènes-coque dans sa limite sud. L'intérêt était (1) d'explorer des sites complètement vierges de connaissances concernant la diversité des espèces parasites trématodes digènes (une

comparaison avec la base de données déjà établie sur la côte atlantique européenne pourra être réalisée), (2) d'évaluer le fonctionnement des SPH et d'estimer l'importance des contraintes s'exerçant sur le développement et la dynamique des SPH avec la coque en limite sud de sa distribution et (3) d'envisager les mutations possibles dans le cadre d'un réchauffement climatique, sachant que les parasites sont sensibles aux variations de leur environnement et en particulier aux changements de température qui ont des effets à tous les niveaux de leur cycle de vie (Chubb 1979).

La réponse à ces questions passe par une comparaison de systèmes trématode digènes-coque évoluant sous deux latitudes différentes. Les deux sites choisis sont situés au centre de l'aire de distribution de la coque, le Bassin d'Arcachon, et à sa limite sud, le site pilote de la lagune de Merja Zerga. Ainsi, après une synthèse des connaissances sur les trématodes digènes, la description de leur cycle de vie, leurs effets sur l'hôte et la description de l'hôte, il sera présenté une description des deux sites, leurs intérêts, leurs similitudes et leurs différences (**Chapitre 1**).

Avant de s'intéresser au système SPH, il était primordial d'étudier la dynamique de la population hôte dans les deux sites. Plusieurs études sur la dynamique de la population de la coque ont été menées au niveau de la côte européenne (Jones 1979, Ducrotoy et al. 1987, 1991, Madani 1989, Iglesias et Navarro 1990, Jensen 1992, Sauriau 1992, de Montaudouin et Bachelet 1996, Ramón 2003) mais peu de travaux ont concerné la partie sud (Maroc) (Benmessouad 1987, Bazaïri 1999, Bergayou et Moukrim 2005). Cependant, en raison des fluctuations inter-annuelles et spatio-temporelles importantes auxquelles les populations de coques sont sujettes (Ducrotoy et al. 1991, de Montaudouin 1995), il était nécessaire d'établir un protocole d'échantillonnage simultané entre les deux sites pour définir le comportement des populations de la coque sur ces deux systèmes. Subséquemment, l'évaluation de la croissance, de la production et de la productivité de la population de coque sera un atout majeur dans l'élaboration de stratégies d'exploitation de cette espèce. Bien que les textes de loi décrétés (L'arrêté n° 1154-88 du 3 octobre 1988, modifié récemment par l'arrêté n° 373-01 du 21 février 2001) au Maroc autorisent une taille commerciale de la coque à 3 cm, l'exploitation de cette espèce reste anarchique dans la lagune de Merja Zerga (**Chapitre 2**).

Après l'hôte, le travail du **Chapitre 3** consistera en (1) l'identification des différentes espèces parasites de la coque dans les deux sites, (2) l'analyse de la variabilité spatio-temporelle de l'infestation des parasites dominants et (3) la comparaison des communautés

parasitaires entre les deux sites. Les différences et les similitudes des SPH entre les deux sites permettront d'estimer les facteurs de forçage régissant l'évolution de ces SPH sous deux latitudes différentes et de répondre à l'interrogation : Est-ce que les parasites réagissent à la température de la même façon sous les deux latitudes ?

Les études précédentes montrent que les parasites digènes peuvent, en raison des graves altérations des tissus de l'hôte, occasionner des mortalités chez leurs populations hôtes surtout dans le cas où les hôtes sont utilisés en tant que premiers hôtes intermédiaires (Jensen et Mouritsen 1992, Jonsson et André 1992, Blanchet et al. 2003, Desclaux 2003, Thieltges 2006a). A l'opposé, les organismes utilisés comme deuxièmes hôtes intermédiaires, où les métacercaires sont dans un état de latence, sont censés ressentir de moindres effets. Cependant, l'étude préliminaire de Desclaux (2003) a montré qu'un nombre important de métacercaires de parasites digènes peut contribuer à des mortalités significatives. L'approche quantitative des mortalités liées au parasitisme dans cette étude n'avait néanmoins pu être intégrée. C'est dans ce cadre que dans le **Chapitre 4**, et grâce aux connaissances obtenues dans les deux premiers chapitres, nous allons estimer et comparer l'impact des digènes, utilisant la coque comme deuxième hôte, sur la production, l'élimination et la productivité de la cohorte 2005 de la coque dans les deux sites.

La complexité du cycle de vie des digènes, entre phase parasite et phase libre, rend leur transmission tributaire des facteurs environnants (biotiques et abiotiques). L'intégration et l'estimation de leur effet sur la variabilité de l'infestation parasitaire ont été signalées dans plusieurs études sur les systèmes trématodes digènes-coque de la côte européenne, en particulier l'effet de la densité des hôtes, l'hétérogénéité spatiale de distribution des hôtes amont ou la taille de l'hôte (Thieltges et Reise 2007). Le dernier chapitre (**Chapitre 5**) évaluera dans la lagune de Merja Zerga l'effet de trois facteurs encore peu explorés sur la variabilité de l'infestation par les métacercaires de trématodes : (1) la position des coques entre zone intertidale et zone subtidale, (2) la présence d'un herbier à *Zostera noltii*, et (3) l'abondance de la population de coque.

CHAPITRE 1: MODELES BIOLOGIQUES ET SITES D'ETUDE

I INTRODUCTION

De récentes estimations suggèrent entre 75 000 et 300 000 le nombre d'espèces d'helminthes parasites de vertébrés (Dobson et al. 2008). Poulin et Morand (2000) suggèrent que la majorité des helminthes parasitent les oiseaux et que la majorité de ces parasites ont un cycle de vie complexe. Parmi ces helminthes, les trématodes représentent 24 401 espèces (Dobson et al. 2008). Ces parasites profitent de la relation prédateur-proie pour accomplir leurs cycles de vie. Ainsi et à travers la sélection naturelle, les espèces de faible niveau trophique sont essentiellement des hôtes (généralement des mollusques) pour les stades parasites qui ont besoin de deux ou trois différents niveaux trophiques pour l'accomplissement de leur cycle de vie (Dobson et al. 2008).

Pour atteindre leur hôte et accomplir leur cycle, les parasites à cycle complexe utilisent plusieurs mécanismes de rencontre, de reconnaissance et d'infestation. De ce fait, ils ont acquis au cours de leur évolution plusieurs stratégies d'approche de leurs hôtes et des résistances au niveau des différents stades de leur vie. Ils sont capables aussi de modifier le comportement de leurs hôtes qui seront plus vulnérables à la prédation.

Dans ce chapitre sera établie une synthèse des connaissances sur les SPH trématodes digènes – coque *Cerastoderma edule*. En premier lieu, une description sera faite des trématodes digènes, de leur cycle de vie et des mécanismes utilisés par le parasite pour la rencontre de l'hôte et la transmission de ses gènes à travers les différents hôtes. Seront aussi abordés quelques aspects des modifications de comportement des hôtes par les parasites ainsi que l'impact des parasites sur l'individu, la population et, à une plus large échelle, la communauté. Dans la deuxième partie, la description du modèle biologique, la coque *Cerastoderma edule*, et des deux sites d'étude sera dressée.

II TREMATODES DIGENES

Les trématodes digènes appartiennent au phylum des plathelminthes caractérisé par des organismes à structure basique très simple. Les plathelminthes sont ‘triploblastiques’, possédant trois couches dermiques : l'ectoderme, le mésoderme et l'endoderme. Ce sont des vers à symétrie bilatérale aplatis dorso-ventralement, avec une différentiation de la partie antérieure en ‘tête’. Ils ne possèdent pas de coelome, ni d'anus, ni de système circulatoire.

Leur taille varie du millimètre à la dizaine de mètres, mais la majorité des plathelminthes ont une longueur de l'ordre du centimètre. Sauf quelques exceptions, ils sont hermaphrodites avec un système de reproduction très complexe. Le phylum des plathelminthes regroupe au moins 20 000 espèces (Caira et Littlewood 2001). Justine (1998) divise ce phylum en deux groupes : les trepaxonemata (présence d'un axonème regroupant les organismes libres, en l'occurrence les turbellariés) et les néodermata (groupe monophylétique groupant les plathelminthes parasites obligatoires : les monogènes, les trématodes et les cestodes). Ce dernier groupe est caractérisé par un renouvellement de l'épiderme à la fin de la vie larvaire.

Les trématodes sont ecto- ou endoparasites. Le nom de la classe fait référence à la cavité des ventouses (du grec : *trema* -trou-). Cette classe comprend deux sous-classes, les aspidogastres et les digènes. Cette dernière est la plus diversifiée des groupes de plathelminthes, comprenant 17 superfamilles réparties sur 156 familles et comptant plus de 2 500 genres. A peu près 70 familles de digènes sont des parasites de poissons téléostéens et il existe plus de 5 000 espèces bien connues dans les poissons marins et d'eau douce (Cribb 2005).

II.1 Cycle de vie

Les cycles de vie des digènes en milieu marin sont encore peu connus par rapport à ceux du milieu terrestre ou d'eau douce (Cribb 2005). Ils sont souvent très complexes intégrant au moins deux hôtes, mais typiquement trois, et alternant des stades libres et parasites. Deux types de reproduction interviennent dans leur cycle : une reproduction asexuée et une reproduction sexuée. Leur développement se fait en alternance dans des mollusques comme premiers hôtes intermédiaires et dans des vertébrés comme hôtes définitifs. Les digènes sont caractérisés par la possession d'une série de stades larvaires incluant miracidium, sporocystes, rédies, cercaires et métacercaires qui assurent la réplication du génome et sa transmission à travers les différents hôtes.

La reproduction sexuée au niveau de l'hôte définitif produit des œufs qui passent dans l'environnement avec les fèces de l'hôte (Figure 1.1). De ces œufs éclosent des larves miracidiums. Ces larves ciliées, d'approximativement 100 µm, nagent pendant quelques heures et pénètrent ensuite dans le premier hôte intermédiaire. La majorité des premiers hôtes intermédiaires des digènes sont des gastéropodes. Seules environ dix familles de digènes infestent des bivalves. Une fois dans l'hôte, les miracidiums perdent leur épithélium cilié et se

transforment en sporocystes et/ou rédies. Les sporocystes sont de simples sacs dépourvus de gonades et de structures digestives. Ils absorbent leur nourriture directement des téguments de l'hôte. Les rédies sont pourvues d'une bouche. Au sein des sporocystes et/ou rédies s'effectue une reproduction asexuée produisant de nombreuses propagules dites cercaires qui seront libérées dans le milieu environnant. Ces cercaires possèdent une queue qui leur permet de nager et de se propulser vers leur hôte aval. Les cycles de vie les plus communs sont ceux faisant intervenir un second hôte intermédiaire. Dans ce dernier, les cercaires se transforment en métacercaires (enkystées ou non selon les espèces). Le deuxième hôte intermédiaire représente un lien écologique entre les premiers hôtes intermédiaires et l'hôte final. Finalement, dans l'hôte définitif, les larves de trématode deviennent adultes et se reproduisent sexuellement.

II.2 Système trématodes digènes-hôte : transmission des parasites et effet sur les hôtes

Le cycle de vie complexe des trématodes digènes, entre stades parasites (sporocystes, rédies, métacercaires et adultes) et stades non parasites (œufs, miracidium et cercaires), les rend vulnérables aux conditions liées à l'hôte et au milieu. Les parasites sont bien adaptés à leur environnement et répondent rapidement aux facteurs influençant leur transmission et leur croissance, en faisant preuve d'une plasticité phénotypique adaptative (Thomas et al. 2002, Poulin 2003, Hakalahti et al. 2006). Cependant, le caractère mortel, mobile et spécifique de l'hôte et les conditions du milieu sont autant de facteurs contribuant au succès ou à l'échec du cycle des parasites (Combes 1980). Dans cette partie seront abordés les mécanismes utilisés par les trématodes digènes pour achever leur cycle de vie et l'impact de leur infestation sur l'individu ainsi que sur la population hôte :

- Transmission et facteurs du milieu
 - Reconnaissance et pénétration
 - Pathologies causées par les parasites
 - Réponse de l'hôte et changements comportementaux
 - Effet sur les populations et les peuplements

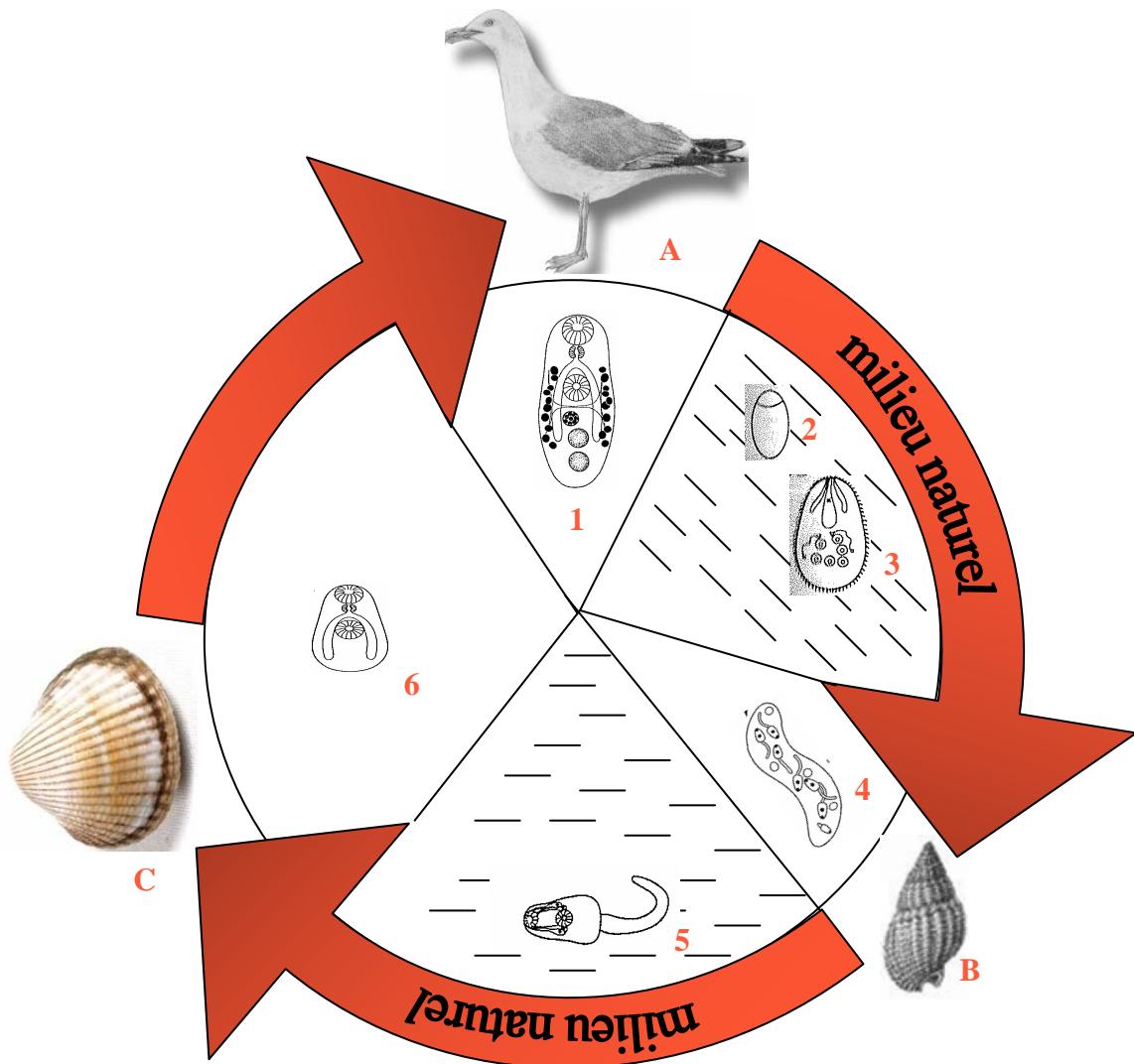


Figure 1.1 : Cycle de vie des parasites trématodes digènes. A : hôte définitif (un vertébré), B : premier hôte intermédiaire, C : deuxième hôte intermédiaire. 1 : trématode digènes adulte, 2 : oeuf, 3 : miracidium, 4 : sporocyste ou rédie, 5 : cercaire, 6 : métacercaire.

II.2.1 Transmission et facteurs du milieu

Comment les parasites se transmettent d'un hôte à un autre est le thème central en parasitologie (Thomas et al. 2005). Les trématodes digènes ont recours en général à deux phases de dispersion (miracidium, cercaires) liées à l'existence de deux phases différentes de multiplications (reproduction asexuée chez le premier hôte intermédiaire et reproduction sexuée chez l'hôte final) (Combes 1980). Les cercaires sont produites en grande quantité pour maximiser les chances de rencontre. Un sporocyste peut produire jusqu'à 500 000 cercaires par premier hôte intermédiaire et par jour. Cette production est variable dans le temps (en jours) et peut être associée avec la physiologie de l'hôte (Fried 1997). Karvonen et al. (2004a) observent une diminution de la production des cercaires en premier lieu avec l'approche de la phase létale de l'hôte. En effet, pendant cette phase, l'hôte a des difficultés à assimiler les nutriments et ceci se répercute sur le développement et la croissance des sporocystes et par la même occasion sur la production des cercaires. En deuxième lieu, l'utilisation de tout l'espace disponible (monopolisation totale de l'hôte) affecte la croissance des sporocystes. Là est également l'un des paramètres primordiaux pour le déclenchement de l'émergence des cercaires depuis les sporocystes (Thieltges et Rick 2006, Desclaux 2003, Hakalahti et al. 2006).

Les parasites ont une variété de comportements adaptatifs leur permettant d'atteindre leur cible (Haberl et al. 2000). La favorisation est définie par Combes (1980) comme étant l'ensemble des processus ayant pour effet de donner à la rencontre parasite-hôte une probabilité supérieure à celle qui serait due au seul hasard. La plupart des cercaires tendent à se disperser dans des habitats particuliers en réponse à des stimuli environnementaux tels la gravité, la lumière, les courants d'eau, la température, et peut-être aussi des constituants ioniques du milieu (MacInnis 1976). Il a été noté que les cercaires répondent différemment aux stimuli. Quelques cercaires s'orientent exclusivement en fonction de la gravité lors des mouvements de nage, d'autres sont photo-intensité dépendantes et d'autres sont photoradiation dépendantes strictes (Craig 1975, Combes et al. 1994, Haas 1994, 2003). Ces mécanismes ont pour rôle de favoriser au mieux le temps d'émergence des cercaires et leur orientation. En effet, l'atteinte de l'hôte dans des délais suffisamment courts est primordiale, puisque la survie et le pouvoir infestant des cercaires est âge-dépendant (Evans 1985, Fried et al. 1995, Karvonen et al. 2003). Les réserves énergétiques (glycogène) mises à disposition des cercaires limitent leur durée de vie. En plus, la longévité des cercaires diminue avec

l'augmentation de la température (Karvonen et al. 2003). Cette dernière peut également modifier le comportement natatoire (Haas 1994) et le pouvoir infestant des cercaires (Thielges et Rick 2006). D'autres paramètres du milieu peuvent affecter la survie et le comportement des cercaires comme la pollution de l'environnement notamment par des contaminants métalliques (Cross et al. 2001, Morley et al. 2003, Morley et Lewis 2004, Cross et al. 2005, Morley et al. 2006) et la modification de la salinité (Donnelly et al. 1984). Ainsi, la transmission des stades libres des parasites est conditionnée par leur capacité adaptative et par les paramètres du milieu.

II.2.2 Reconnaissance et pénétration

La transmission des trématodes digènes dépend du succès de l'étape de reconnaissance de l'hôte, ou 'host-finding'. Plusieurs auteurs admettent que les miracidiums et les cercaires approchent leurs hôtes en réponse à des signaux chimiques émis par ces derniers. Le groupe de recherche de Haberl et Haas a pu montrer que les miracidium de quatre espèces (schistosomes) répondent aux glycoprotéines des gastéropodes (Haberl et al. 2000). De même, les cercaires d'échinostomes sont attirées par des substances dans l'eau de faible poids moléculaire provenant de l'hôte : acides aminés, peptides, sucres, glutathion et substances lipophiles (Fried et King 1989, Haberl et al. 2000). Ce processus d'approche est appelé 'chémo-orientation'. D'autres signaux physiques permettent aux cercaires de repérer leurs hôtes comme leur ombre, la turbulence de l'eau et le contact physique (Combes et al. 1994, Haas 2003).

L'étape suivant la reconnaissance et la localisation de l'hôte est la pénétration dans l'hôte. Cette phase peut être à caractère passif (par inhalation ou ingestion) ou actif (à travers les téguments). Après le contact avec la surface externe du corps de l'hôte potentiel, les cercaires reconnaissent et envahissent l'hôte avec une série de comportements exécutés spontanément ou en réponse à des signaux de l'hôte (Haas 1997, 2003). Le contact et la pénétration se font selon les étapes suivantes : (1) attachement à l'hôte, (2) stabilisation du contact, (3) reptation vers des sites d'entrée appropriés et (4) pénétration du tégument (avec des mouvements de pénétration, perte de la queue, sécrétion du contenu de la glande acétabulaire, transformation des téguments pour échapper à la défense immunitaire) (Haas 1997, 2003). Le produit sécrété par les glandes des parasites aux stades miracidium et cercaire contient des neuropeptides qui suppriment la défense immunitaire de l'hôte (De Jong-Brink et al. 2001). L'étape suivant la pénétration est la localisation des micro-habitats dans l'hôte.

Szidet (1969) émet l'hypothèse d'une mémoire spécifique développée et fixée au cours des générations de parasites. Ici aussi, les larves font appel aux mécanismes de chimiotactisme pour la reconnaissance des sites. Des études récentes ont montré que la migration des parasites dans l'hôte suit un gradient chimique des constituants de la peau et du sang, mais le long parcours dans le corps de l'hôte reste encore un ‘mystérieux puzzle’ pour les scientifiques (Haas 2003).

II.2.3 Impact des trématodes digènes

II.2.3.1 Perturbation du système immunitaire et endocrinien de l'hôte

Les trématodes ont un impact majeur sur l'immunologie et la physiologie des mollusques. Toutefois la sévérité de la pathologie dépend de l'espèce de parasite (Morley 2006). Pour échapper à l'élimination par leur hôte, l'hypothèse émise est que les parasites tendent à réguler les signaux cellulaires comme la PKC¹ et la ERK² activées dans les hématies pour limiter la réponse du système immunitaire (Walker 2006). Iakovleva et al. (2006) ont démontré que les produits du système sécrétoire-excrétoire (SEP : Secretory-Excretory Products) de deux espèces de trématodes ont un effet direct sur la suppression *in vitro* de l'activité de phagocytose des hématies du gastéropode hôte. Le même effet d'inhibition de la phagocytose a été observé pour d'autres espèces de trématodes et gastéropodes hôtes et est décrit par Fryer et Bayne (1990), Loker et al. (1992) et Humbert et Coustau (2001). La suppression de l'activité de la phagocytose n'a pas été notée dans des hôtes autres que les gastéropodes pulmonés, notamment dans les bivalves (Iakovleva et al. 2006). Les trématodes digènes interfèrent avec le système neuroendocrinien dans la régulation de la croissance et de la reproduction (Morley 2006).

II.2.3.2 Altération de la croissance

Les parasites trématodes digènes dans le premier hôte intermédiaire peuvent induire une réallocation de l'énergie reproductive par castration en énergie allouée à la croissance (Mouritsen et Jensen 1994). Ce phénomène engendre un gigantisme des gastéropodes parasités (James 1965, Mouritsen et Jensen 1994, Huxham et al. 1995, de Montaudouin et al. 2003) et prolonge la survie des hôtes en compensation à la perte du pouvoir reproducteur (Minchella 1985). A l'opposé, une diminution du taux de croissance a aussi été observée par

¹ PKC : Protéine Kinase C

² ERK : Extracellular-signal regulated Kinase

de nombreux auteurs (Sousa 1983, Huxham et al. 1993, Curtis 1995, Taskinen 1998a, Curtis et al. 2000). Il a été noté que les métacercaires ont aussi un effet négatif sur la croissance des bivalves seconds hôtes intermédiaires (Wegeberg et Jensen 2003, Thielges 2006b) résultant de la dépense d'énergie par les hôtes à l'encontre des dommages tissulaires.

II.2.3.3 Altération de la fécondité, castration et mortalité

La castration parasitaire des hôtes mollusques par les trématodes digènes est définie comme étant la réduction totale ou partielle de la formation des gamètes (Malek et Cheng 1974). Les hôtes utilisés par les trématodes digènes en tant que premiers hôtes (où s'opère la reproduction asexuée (sporocystes et/ou rédies)) sont plus vulnérables à une altération de leur fécondité, comparés à ceux utilisés comme deuxièmes hôtes (Jokela et al. 1999). En effet, le développement des sporocystes dans l'appareil reproducteur de l'hôte s'accompagne généralement d'une castration de celui-ci (Lauckner 1980). La croissance des sporocystes exerce une pression sur les acini³ (Sullivan et al. 1985) produisant ainsi un effet mécanique (déformation ou destruction) sur les structures tissulaires (Karvonen et al. 2004b, Valderrama et al. 2004). Pour la plupart des invertébrés, la production des oeufs dépend de l'apport énergétique (statut nutritionnel de l'hôte) : si le parasite perturbe l'acquisition de la nourriture ou entre en compétition sur une large proportion des nutriments de l'hôte, la fécondité sera diminuée en conséquence (Hurd 2001). Coustau et al. (1991) ont noté une perturbation du cycle de stockage/mobilisation du glycogène qui peut à la fois servir aux besoins nutritionnels du parasite et contribuer à la castration de l'hôte. Aussi, une inhibition de la mitose gonadale a été observée (Coustau et al. 1991, 1993) provoquant une diminution de la fécondité (Krist et Lively 1998, Krist 2001, Kube et al. 2006).

Les effets de la castration ne se répercutent pas seulement sur la reproduction mais aussi sur la croissance et la nutrition (feeding efficiency) des hôtes parasites (Crowden & Broom 1980, Owen et al. 1993).

Les pathologies causées par les parasites peuvent induire soit directement (destruction des tissus) soit indirectement (prédation) la mortalité de leurs hôtes (Huxham et al. 1993, de Montaudouin et al. 2003, Fredensborg et al. 2005, Thielges 2006a). Les métacercaires

³ Acinus : Cavité épithéliale d'une glande (ici génitale)

contribuent aussi à la mortalité des hôtes. Desclaux et al. (2004) ont ainsi noté une mortalité de 28% de coque causée par les métacercaires d'*Himasthla quissetensis*.

Aussi surprenant que cela puisse paraître, certaines espèces hôtes sont capables de détecter la présence des parasites dans leurs proies. Les huîtriers-pies sont capables de distinguer les bivalves infestés par les métacercaires de trématodes et ainsi éviter d'être infestés (Hulscher 1982). Toutefois les parasites contribuent largement aux changements comportementaux de leur hôte optimisant ainsi leur transmission. Entre l'hôte et le parasite, c'est la ‘course aux armements’ dans le cadre de la coévolution du système (Combes 1995).

II.2.4 Réponse de l'hôte et changements comportementaux

Il est bien évident que les parasites n'ont pas intérêt à causer de graves dégâts dans le fonctionnement des organes vitaux de l'hôte, car une mortalité précoce de l'hôte diminue les chances de transmission et de succès du cycle parasitaire. Ainsi les parasites ont développé certains processus (acquis à travers l'évolution (Hansen et Poulin 2005)) leur procurant la capacité d'altérer le comportement de leur hôte via la neuromodulation (Moore 2002) et ce dans un but ultime, la prédation de l'hôte et le succès de leur cycle (Combes 1991).

Les modifications du comportement se distinguent des pathologies affaiblissantes car elles mettent en jeu des changements de réponse des hôtes à certains stimuli mésologiques⁴ (Holmes et Bethel 1972).

Les changements éthologiques⁵ liés au parasitisme varient entre hyperactivité, paresse et fatigue, désorientation, altération de la sélection de l'habitat et réduction de la capacité d'échapper aux prédateurs (Moore 2002). Voici quelques exemples illustrant ces phénomènes de convergences.

Sous l'influence des métacercaires cérébrales de trématodes microphallidés, les amphipodes (*Gammarus* sp.) parasités développent un phototactisme positif, deviennent hyperactifs à l'interface air-eau et leur comportement de fuite est réduit (Helluy 1983a, b). Les mêmes comportements d'hyperactivité ont été observés chez des isopodes (Hansen et Poulin 2005). A l'opposé, les crevettes parasitées par un trématode de la famille des microphallidés nagent plus longuement et passent plus de temps à nager qu'à prêter attention

⁴ Mésologiques : qui concernent le milieu

⁵ Ethologique : d'ordre comportemental

à la présence des prédateurs (Kunz et Pung 2004). Certains parasites sont incapables d'altérer le comportement de leur hôte, comme le trématode *Microphallus subdolum* qui s'enkyste dans les amphipodes (*Gammarus* sp.) (Thomas et al. 1997) et les métacercaires de la famille des gymnophallidés infestant la coque de Nouvelle Zélande *Austrovenus stutchburyi* (Poulin et al. 2000).

La modification de la capacité d'enfouissement de la coque a été observée et étudiée par plusieurs auteurs notamment Bartoli (1976), Bowers et al. (1996), Thomas et al. (1998b), Mouritsen (2002), Babirat et al. (2004), Desclaux et al. (2004). En effet, une relation négative entre la mobilité du pied de la coque (soit européenne *Cerastoderma edule*, soit de Nouvelle Zélande *Austrovenus stutchburyi*) et l'intensité d'infestation par les trématodes (échinostomatidés) a été observée (Mouritsen 2002, Desclaux et al. 2004). Les parasites diminuent ainsi la capacité des coques à s'enfouir dans le sédiment (Thomas et al. 1998b, Mouritsen 2002, Babirat et al. 2004) en affectant les muscles du pied et la dynamique du squelette hydrostatique, tous les deux indispensables dans le processus d'enfouissement (Mouritsen 2002). En conséquence, les coques sont forcées de rester à la surface du sédiment et sont donc plus vulnérables à la prédation (transmission vers l'hôte définitif) (Thomas et al. 1998b, Mouritsen 2002, Babirat et al. 2004). Desclaux et al. (2004) ont démontré que l'espèce *Himasthla quissetensis* est responsable de 2% de la position en surface des coques. Deux autres espèces de la famille des gymnophallidés ont été décrites causant des modifications comportementales ainsi que des pathologies chez la coque (Bartoli 1976, Bowers et al. 1996). *Meiogymnophallus minutus* et *Meiogymnophallus fossarum* causent une inversion de la position de la coque dans le sable perturbant l'activité ventilatoire de leur hôte (Bowers et al. 1996).

II.2.5 Effet sur les populations et les peuplements

La modification du comportement des hôtes par les parasites (Curtis 1987, Moore 2002) et les pathologies causées par les parasites peuvent directement affecter la dynamique et la structure démographique de la population hôte (Curtis 1987, de Montaudouin et al. 2003). L'altération de la distribution spatiale des hôtes peut affecter les interactions intra- et interspécifiques des populations hôtes (Thomas et Poulin 1998, Ponton et al. 2005) et potentiellement affecter les communautés (Thomas et Poulin 1998, Mouritsen et Poulin 2005). La distribution spatiale des gastéropodes est significativement influencée par les parasites (Curtis 1985, 1987).

En altérant les traits comportementaux de leurs hôtes, les parasites peuvent favoriser la création de nouveaux habitats (Thomas et al. 1999). Les coques parasitées se trouvant en surface peuvent être colonisées par des épibiontes (crépidules, anémones de mer, balanes, polychètes...). Ainsi les parasites contribuent indirectement à l'augmentation de la biodiversité de la communauté sur place, comme ils peuvent à l'opposé contribuer à la diminution de la densité de leurs hôtes à travers la diminution de leur survie et de leur pouvoir reproducteur.

Toutes ces modifications au niveau de la dynamique et de la structure démographique des hôtes se manifestent certainement au niveau de la chaîne trophique et du flux d'énergie au niveau des écosystèmes. De récentes études indiquent que l'addition des parasites dans la chaîne trophique fait augmenter la longueur de la chaîne (Williams et Martinez 2004), ce qui en diminue la stabilité (Lafferty et al. 2008). Kuris et al. (2008) indiquent que les parasites représentent une fraction significative de la biomasse et de la production des écosystèmes estuariens.

III L'HÔTE : LA COQUE *CERASTODERMA EDULE* (L.)

La coque *Cerastoderma edule* (mollusque, bivalve, cardiidé) (Figure 1.2) est une espèce exploitée connue sous diverses autres appellations : bucarde, sourdon, hémon et rigadeau, en France, et H'richa localement à Merja Zerga. Son aire de répartition s'étend de la Mauritanie à la mer de Barents sur l'Atlantique et elle est probablement absente de la Méditerranée (Poppe et Goto 1993). C'est une espèce typiquement intertidale des estuaires et des lagunes mais qu'il est possible de trouver en milieu subtidal. Elle vit enfouie dans des sédiments de granulométrie variée mais a une préférence pour les sables fins à moyens (Hayward et Ryland 1990). Euryhaline, la coque survit à des salinités comprises entre 11 et 45 psu (Rygg 1970). Également eurytherme, la ponte n'est cependant déclenchée que pour des températures supérieures à 11-13°C (Kingston 1974). Cette espèce gonochorique a généralement 1 à 2 pontes par an (Bachelet et al. 1992). La fécondation a lieu en pleine eau et le développement en larve trochophore est rapide. La métamorphose et la sédentarisation interviennent 2-3 semaines après la fécondation pour une taille d'environ 280 µm (Creek 1960). La croissance est très variable suivant le site (de Montaudouin 1996, de Montaudouin et Bachelet 1996). La maturité sexuelle est acquise vers 13 mm (Desprez et al. 1987) et la durée de vie serait de 5-6 ans. La coque a un régime suspensivore.

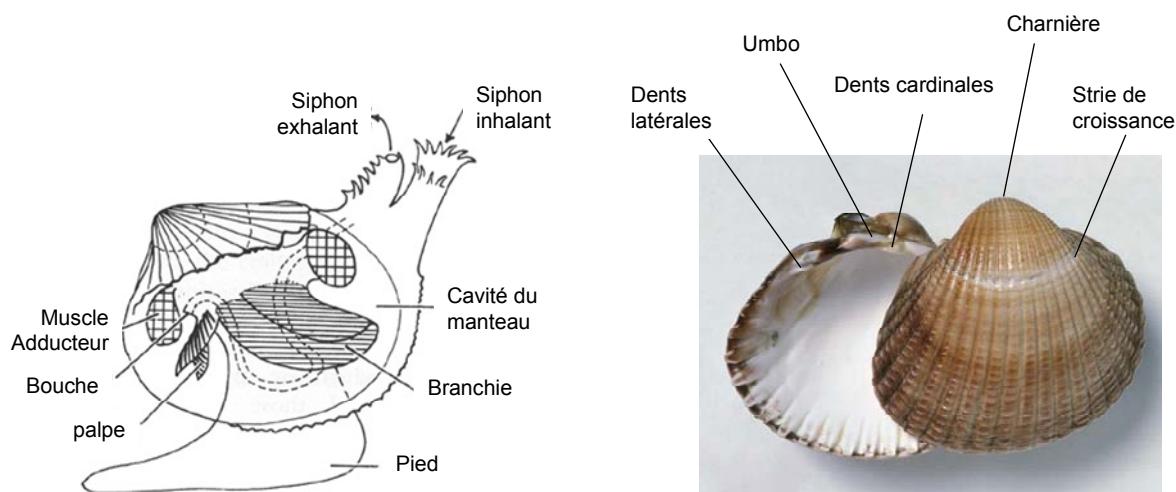


Figure 1.2 : Caractéristiques anatomiques et morphologiques de la coque *Cerastoderma edule*.

Outre les parasitoses par trématodes, la coque est également la victime de nombreuses autres pathologies ayant pour agents étiologiques, des bactéries, des virus, des protozoaires, des cestodes, etc. (Lauckner 1983).

IV SITES D'ETUDE

IV.1 La lagune de Merja Zerga

La lagune de Merja Zerga ($34^{\circ}47'N$ et $6^{\circ}13'W$) se situe au nord du littoral atlantique marocain (Figure 1.3). La région est sous un climat de type méditerranéen soumis à des influences océaniques. La température moyenne de l'air est de $18^{\circ}C$ avec un écart thermique annuel important ($26^{\circ}C$).

De forme elliptique, avec une longueur maximale de 9 km, une largeur maximale de 5 km et une superficie de 35 km^2 , elle communique avec l'océan par un goulet étroit limité au sud par une flèche littorale et au nord par un platier rocheux découvrant à marée basse. La Merja Zerga représente la plus grande superficie de la lagune de Moulay Bousselham. Cette dernière est divisée en deux merjas⁶ : la Merja Kahla⁷ au nord, d'une superficie de 3 km^2 très

⁶ Merja : terme local désignant une étendue d'eau peu profonde, temporaire ou permanente, souvent alimentée par des eaux d'origine continentale et plus rarement par des eaux marines.

⁷ Kahla : Nom arabe signifiant couleur noire. La nomination de la Merja Kahla est en relation avec la faible profondeur et le fond vaseux très sombre.

peu profonde et la Merja Zerga⁸ de 27 km², toujours couverte par le flot à marée haute. Le goulet, la passe et les chenaux occupent le reste de la superficie de la lagune. La lagune est ceinturée par des prés salés (schorres). Elle reçoit deux apports d'eau douce. Au nord, l'Oued Drader draine un petit bassin versant de 1 150 km² et aboutit dans la lagune à deux endroits. Le premier à l'extrémité du chenal principal alors que le second se termine par un delta dans la partie nord-est de la Merja Zerga. Au sud, le canal de Nador, construit en 1983, transporte les eaux de drainage du bassin versant du Mda (cours d'eau intermittent) de 700 km² ainsi que la zone de la rive droite du Sebou. Les eaux continentales représentent en général entre 1% et 2% des eaux qui transitent dans la lagune. Des variations saisonnières affectent l'influence océanique ou terrestre. En hiver, l'apport important d'eau douce fait obstacle à l'entrée des eaux océaniques et inversement en été.

La lagune de Merja Zerga est soumise à un régime micro- à mésotidal avec un marnage oscillant entre 0,15 et 1,5 m (Carruesco 1989). Elle se caractérise par une amplitude des marées inversée en allant de l'aval vers l'amont. Pendant les vives-eaux, le volume d'eau océanique pénétrant dans la lagune est si important qu'il ne peut être évacué lors du jusant par le goulet étroit. Le remplissage et la vidange de la lagune se font par un réseau de chenaux permanents : le chenal principal (I), le chenal secondaire (II) et le chenal tertiaire (III).

La forme générale de la lagune subit des modifications sous l'action conjuguée du flot et du jusant, de l'importance de l'hydrodynamisme généré par les apports d'eau de l'Oued Drader et de l'action des courants dans la lagune (Lamrini et al. 2007). Ces masses d'eaux creusent de façon continue les chenaux préexistants (Lamrini et al. 2007).

La répartition des sédiments est fonction des variations climatiques, hydrologiques et géomorphologiques de la lagune (Bidet et al. 1977). La lagune connaît aussi un ensablement important de la zone du goulet et un envasement continu de la zone du canal de Nador. L'accumulation des sédiments d'origine océanique au niveau du goulet peut créer des fermetures totales ou partielles (Carruesco 1989).

La température de l'eau de la lagune varie entre 13 et 15°C en hiver et 27 et 28°C en été. La salinité varie en fonction des saisons et des marées. En été, la salinité est presque égale à la salinité océanique (35 psu) dans toute la lagune à l'exception des bords éloignés où elle est de

⁸ Zerga : Nom arabe signifiant couleur bleue. Pour la Merja Zerga, elle apparaît bleue à marée haute en raison de sa profondeur plus importante.

moins de 35 psu alors qu'en hiver et en raison des apports d'eau douce elle diminue jusqu'à 30 psu. A marée haute, la salinité de l'eau varie de 27,9 à 31,5 psu. A marée basse, elle est nettement inférieure en raison de la dilution des eaux et atteint 3,4 psu à l'embouchure du canal de Nador et de l'Oued Drader, et 27 psu au niveau du goulet (Labbardi et al. 2005).

Merja Zerga représente la plus importante zone humide marocaine pour la migration et l'hivernage des oiseaux (Dakki et al. 2001). C'est un site-clé d'escale pour les oiseaux d'eau du Paléoarctique occidental qui utilisent la voie de migration est-atlantique (Kersten et Smit 1984, Smit et Piersma 1989, Stroud et al. 2004). La lagune compte 28 000 Anseriformes (El Agbani et al. 1996, El Agbani 1997) et plus de 66 000 Limicoles (Qninba 1999, Qninba et al. 1999, Dakki et al. 2001). Elle a été déclarée site Ramsar en 1980. Huit espèces de limicoles et trois espèces d'anatidés répondent aux critères de sélection « des 1% » (de l'effectif mondial) de la convention de Ramsar (Dakki et al. 2001).

La lagune de Moulay Bousselham connaît une chute de sa productivité à cause de la pression de la pêche artisanale et du ramassage intensif et continu des bivalves (Lamrini et al. 2007).

Notre site d'échantillonnage se situe en zone intertidale à proximité du goulet (Figure 1.3). Ce site est bordé dans la partie ouest par un herbier à *Zostera noltii* et le sédiment y est composé de sables dunaires (médiane de 205-360 µm) à hétérogènes envasés (220-390 µm) (Bazaïri 1999). La teneur en pélites se situe entre 5,7 et 1% et la matière organique n'excède pas 2% (Bazaïri 1999). Le peuplement de bivalves est y dominé par la coque *Cerastoderma edule* (Bazaïri 1999, Bazairi et al. 2003).

IV.2 Le Bassin d'Arcachon

Le Bassin d'Arcachon ($44^{\circ} 40' N$, $1^{\circ} 10' W$), situé sur la côte Aquitaine (Atlantique, France), est sous un climat de type tempéré océanique (Figure 1.4). C'est une lagune semi-fermée (Fénies 1984) de forme triangulaire qui couvre une superficie de 180 km^2 . Le Bassin communique avec le domaine océanique dans sa partie sud à travers deux passes navigables de 2 à 3 km de large sur une vingtaine de kilomètres de long et une profondeur de 15 m. Il est soumis à un régime méso- à macrotidal (Gassiat 1989), avec un rythme de marée semi-diurne. Le marnage oscille entre 0,9 et 4,9 m. Le volume d'échange d'eau entre le bassin et l'océan varie de 130 millions de m^3 d'eau (mortes-eaux) à 370 millions de m^3 d'eau (vives-eaux) par

marée. L'apport d'eau douce est estimé à $1,25 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ par an, soit environ $3,45 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ par jour (Ifremer 1997). Ces apports proviennent de plusieurs sources : 83% par les cours d'eau, 11% par les précipitations et moins de 6% par le ruissellement direct de la nappe phréatique. Les apports d'eau douce restent toutefois faibles comparés aux volumes d'eaux océaniques transitant à chaque marée.

Les masses d'eau du Bassin d'Arcachon ont été classées par Bouchet (1968) selon deux paramètres, la température et la salinité, comme suit :

- Les eaux néritiques externes avec une salinité qui varie peu annuellement (34 à 35 psu) et dont l'amplitude thermique annuelle moyenne est de 13°C (9 à 22°C) ;
- Les eaux néritiques moyennes dont le volume est variable, avec une salinité variant de 27 à 33 psu et une amplitude thermique annuelle de 17 °C (6 à 23°C) ;
- Les eaux néritiques internes soumises à des variations importantes de salinité (22 à 32 psu) et dont les températures sont comprises entre 1 et 25°C selon la saison (l'amplitude thermique moyenne, 24°C).

La lagune proprement dite est constituée de deux grands ensembles morphologiques : les chenaux (ou zone subtidale) et la zone intertidale :

La zone subtidale

Cette zone regroupe les chenaux (47 km^2) et les passes (24 km^2) avec une profondeur maximale de 20 m. Les chenaux peuvent être subdivisés en trois groupes : les chenaux principaux représentés par les chenaux d'Eyrac et du Piquey, le groupe des chenaux transversaux dont l'orientation est perpendiculaire à l'axe principal de circulation des courants de marée (principalement les chenaux de Courbey et de l'Ile) et les chenaux secondaires prolongeant les chenaux principaux dans leur partie orientale.

La zone intertidale

La partie intertidale représente à peu près les deux tiers de la surface totale et couvre environ 110 km^2 . Deux domaines peuvent être distingués : le 'schorre' (ou prés salés) et la 'slikke' (vasières). Cette dernière occupe une grande partie de la zone intertidale et est colonisée par un herbier à *Zostera noltii* d'environ 70 km^2 . Cet herbier est le plus grand d'Europe bien que de récentes études montrent qu'il est en phase de déclin. La partie

supérieure de la zone est parfois bordée d'un schorre ($7,67 \text{ km}^2$ en 1988 (Sorriano-Sierra 1992)).

Banc d'Arguin

Le banc d'Arguin appartient à un réseau complexe de bancs de sable situés entre la lagune et l'océan (Figure 1.4). Il est constamment remanié par les courants, les vents, la houle et les tempêtes (IFREMER 1997). Ce site océanique (eaux néritiques externes (Bouchet 1968)) est constitué d'environ 500 ha de sables moyens. La présence de la plus grande colonie de Sterne Caujek (*Sterna sandvicensis*) d'Europe, avec environ 4 000 couples, a été le moteur de la création de la Réserve Naturelle en 1972. Arguin est géré par la SEPANSO (Société pour l'Etude, la Protection et l'Aménagement de la Nature du Sud-Ouest) depuis 1973.

Notre site d'échantillonnage est situé dans une petite lagune interne au Banc d'Arguin nommée ‘la conche’. Il est principalement constitué par des estrans de sables moyens avec une teneur en pélites de 3,5 % et une teneur en matière organique de 0,1% (de Montaudouin 1996). La partie inférieure est encadrée par un herbier à *Zostera marina*. Les communautés benthiques présentent une richesse spécifique importante en routine, avec 75 espèces recensées (de Montaudouin et Bachelet 1994). Une population assez dense et stable de coques *Cerastoderma edule* y cohabite avec deux autres bivalves, la palourde *Ruditapes philippinarum* et la moule *Mytilus edulis*.

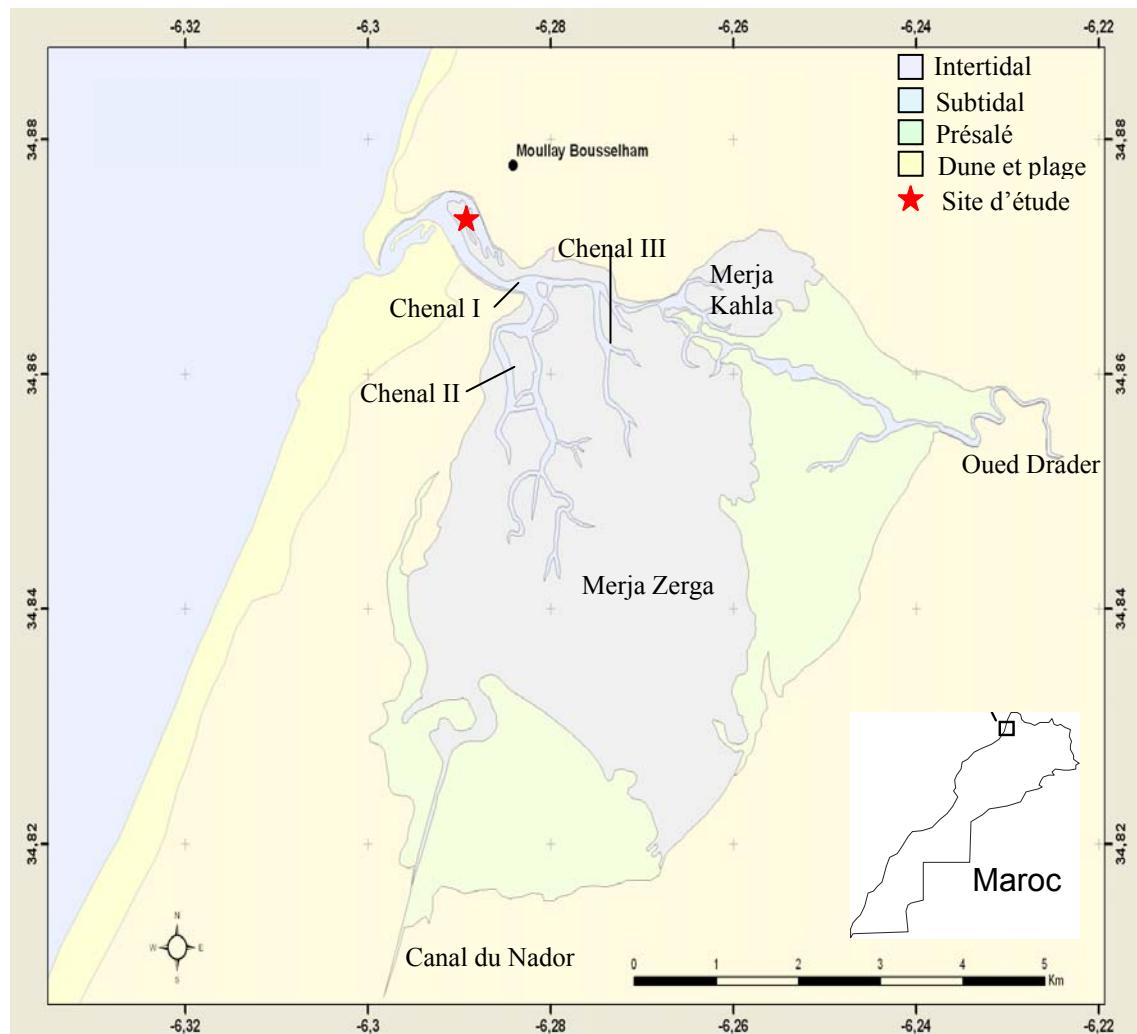


Figure 1.3 : La lagune de Moulay Bousselham avec ses deux sous-ensembles, la Merja Zerga et la Merja Kahla et le site d'étude (Carte réalisée sous ArcGIS d'après une image satellitaire issue de Google Earth 2008).

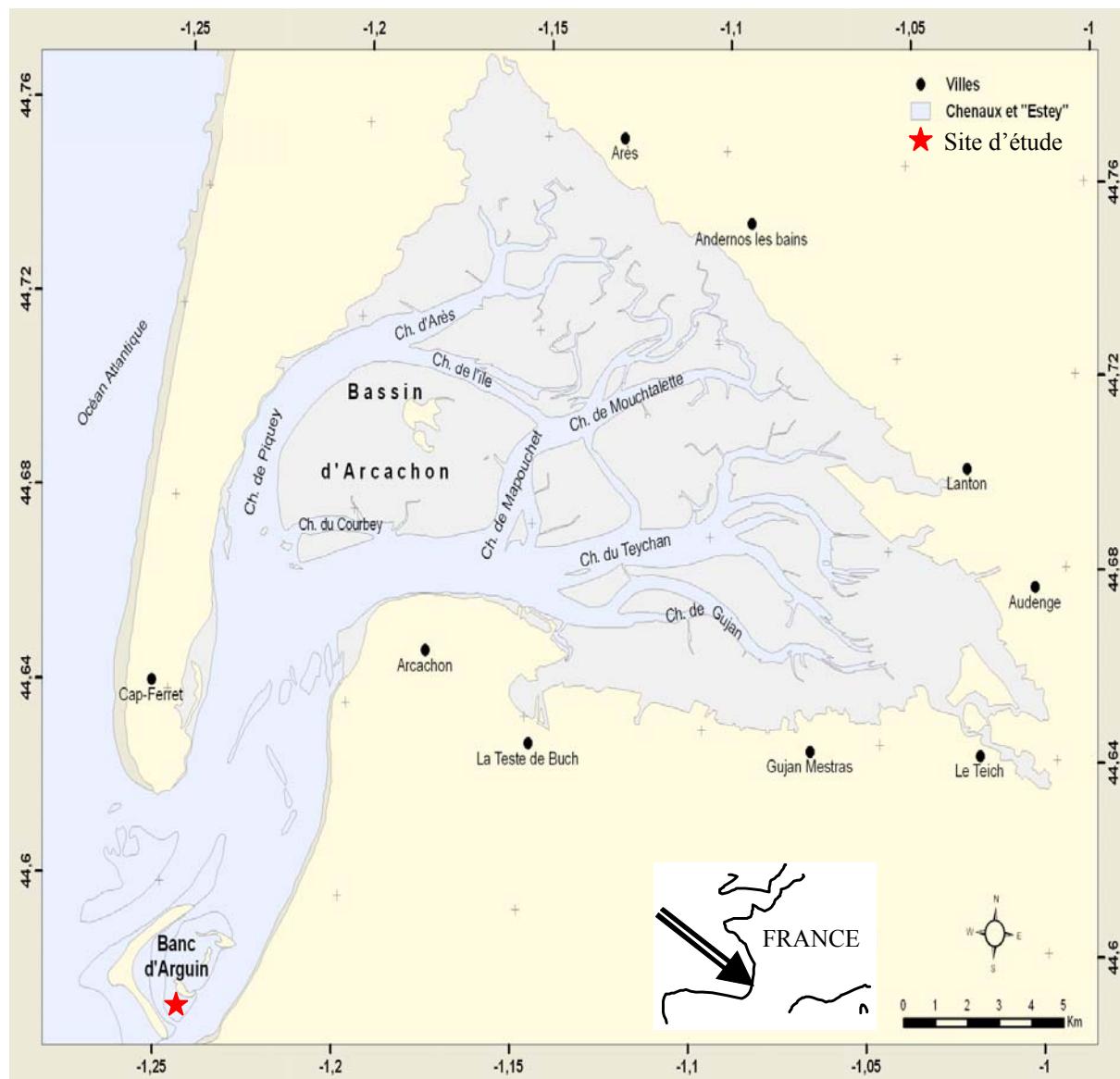


Figure 1.4 : Le Bassin d'Arcachon et le site d'étude (Carte réalisée sous ArcGIS d'après Ifremer)

CHAPITRE 2 : DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET PRODUCTION SECONDAIRE DE LA COQUE *CERASTODERMA EDULE* : COMPARAISON ENTRE MERJA ZERGA (COTE ATLANTIQUE MAROCAINE) ET LE BASSIN D'ARCACHON (COTE ATLANTIQUE FRANÇAISE)

Ce chapitre a été traité sous forme d'un article en révision pour publication à la revue 'Journal of Sea Research' :

Gam M, de Montaudouin X, Bazairi H (en révision). Population dynamics and secondary production of the cockle *Cerastoderma edule*: comparison between Merja Zerga (Moroccan Atlantic Coast) and Arcachon Bay (French Atlantic Coast). Journal of Sea Research.

Résumé

La dynamique de population de la coque *Cerastoderma edule* a été étudiée près de la limite sud de l'aire de distribution de ce bivalve marin. Les paramètres (croissance, mortalité, production) ont été comparés avec ceux de la population du Bassin d'Arcachon (France) en position centrale de la distribution de la coque. A chaque instant, entre deux et trois cohortes ont été simultanément observées avec une abondance totale moyenne généralement plus élevée à Merja Zerga. Le recrutement a lieu dans les deux sites au printemps quand la température atteind environ 19°C, indépendamment du mois. Un recrutement hivernal a été observé une fois à Merja Zerga, après des mouvements sédimentaires. La première année (2005-06), la mortalité des juvéniles était presque nulle, et était de $Z=1,5 \text{ an}^{-1}$ pour les adultes à Merja Zerga, induisant une forte production ($64 \text{ g poids sec.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). A Arcachon et pour la même période, le taux de mortalité juvénile était de $Z= 10,9 \text{ an}^{-1}$, de $3,4 \text{ an}^{-1}$ pour les adultes et la production était de $26 \text{ g DW.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$. La deuxième année (2006-07), la mortalité post-recrutement était bien plus élevée ($Z=8,6 \text{ an}^{-1}$, pour les juvéniles) et était similaire à celle observée à Arcachon ($Z=8,4 \text{ an}^{-1}$). Le taux de mortalité des adultes était plus élevé à Merja Zerga ($Z=3,0 \text{ an}^{-1}$) qu'à Arcachon ($Z=1,5 \text{ an}^{-1}$). La production était plus faible à Arcachon qu'à Merja Zerga bien que la croissance ait été meilleure à Arcachon. Les performances de croissance les plus élevées à Arcachon ($\Phi'=3,3$) étaient principalement liées à la longueur asymptotique importante ($L_\infty=38 \text{ mm}$) et était en relation avec une faible compétition intraspécifique comparée à Merja Zerga où l'abondance était élevée ($\Phi'=3,1$, $L_\infty=31 \text{ mm}$). P/B était faible dans les deux sites et légèrement plus élevée à Arcachon (1,1-1,5 contre 1,0-1,1 an^{-1}). A Arcachon, le recrutement était correlé avec la température et le pic de recrutement coïncidait avec une température de 19 °C (Juin- Juillet). A Merja Zerga, le recrutement est survenu 2-3 mois avant mais sans aucune corrélation significative avec la température.

Cette étude a montré que la dynamique de population des coques en limite sud de leur aire de répartition est comparable à ce qui a déjà été observé ailleurs sur la côte nord-est atlantique. La plupart des facteurs impliqués dans la régulation des populations (compétition intraspécifique, prédation et dynamique sédimentaire) ne sont pas strictement liés à la latitude. Le rôle direct de la température (facteur dépendant de la latitude) n'est pas évident. La température pourrait expliquer le décalage de recrutement entre Arcachon et Merja Zerga et la faible longueur maximale de la coquille à Merja Zerga.

Mots clefs : coque, croissance, production, mortalité, Merja Zerga, Bassin d'Arcachon

Abstract

Cockle (*Cerastoderma edule*) population dynamics was studied at the southern limit of distribution of this marine bivalve. Parameters (growth, mortality, production) were compared with those of a population at Arcachon Bay (France) in central position of the cockle distribution. At each moment between two and three cohorts were simultaneously observed with an average total abundance that was usually higher at Merja Zerga. Recruitment occurred at both site in spring when temperature rised above 19°C, independently of the month. In Merja Zerga, winter recruitment was also observed at one occasion, following high sediment disturbance. The first year (2005-06) at Merja Zerga, the mortality rate was closed to nil for juveniles and was $Z=1.5 \text{ yr}^{-1}$ for adults, providing a high production ($64 \text{ g dry weight.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$). At Arcachon at the same period, juvenile mortality rate was $Z=10.9 \text{ yr}^{-1}$, adult mortality rate was 3.4 yr^{-1} and production was $26 \text{ g DW.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$. The second year (2006-07), mortality after recruitment was much higher ($Z=8.6 \text{ yr}^{-1}$, for juveniles) and similar to what was observed at Arcachon ($Z=8.4 \text{ yr}^{-1}$). Mortality rate of adults was higher at Merja Zerga ($Z=3.0 \text{ yr}^{-1}$) than at Arcachon ($Z=1.5 \text{ yr}^{-1}$). Production was lower at Arcachon than at Merja Zerga although growth performances were higher at Arcachon. The higher growth performance at Arcachon ($\Phi'=3.3$) was mainly due to high asymptotic length ($L_\infty=38 \text{ mm}$) and was related to low intraspecific competition compared to Merja Zerga where cockle abundance was higher ($\Phi'=3.1$, $L_\infty=31 \text{ mm}$). P/B was low in both sites and slightly higher at Arcachon (1.1-1.5 against 1.0-1.1 yr^{-1}). At Arcachon, recruitment was correlated with temperature, a peak occurring when temperature rose above 19°C (June-July). At Merja Zerga, recruitment was already 2-3 months earlier but was not significantly correlated to temperature.

This study showed that population dynamics of cockles at the southern limit of this distribution fell in the range of what was observed elsewhere in the North-Eastern Atlantic coast. Most factors that were involved in population regulation (intraspecific competition, predation and sediment dynamics) are not strictly dependent of latitude. The direct role of temperature (latitude dependent factor) was not obvious. Temperature could explain the recruitment delay between Arcachon and Merja Zerga and the low maximum shell length at Merja Zerga.

Keywords: cockle, growth, production, mortality, Merja Zerga, Arcachon Bay

I INTRODUCTION

Populations of cockles *Cerastoderma edule* inhabit the majority of (semi-) sheltered coastal areas from Barents Sea to Morocco. Many studies described the dynamics of this species along the European Atlantic coast while little is known about the southern distribution areas. Population dynamics of cockles is controlled by biotic factors such as predation (Reise 1985, McArthur 1998, Beukema & Dekker 2005), bioturbation (Goñi-Urriza et al. 1999), and parasitism (de Montaudouin et al. 2000, Desclaux et al. 2004, Thieltges 2006a) and also by abiotic factors such as temperature (Oertzen 1973, Beukema & Dekker 2005), immersion time (Jensen 1992, de Montaudouin 1996, Kater et al. 2006), food availability (Iglesias & Navarro 1990, Bos et al. 2006), water velocity (Kater et al. 2006) and sediment dynamics (Bouma et al. 2001). All these factors may affect physiological processes of cockles at juvenile and adult stages. Under these constraints, cockles undergo high temporal fluctuations in growth, abundance, biomass and production. Principal cause of this variability is success or failure of recruitment (Ducrotoy et al. 1991). The main reported factors impairing cockle larvae survival are food limitation (Bos et al. 2006) and predation. Beukema & Dekker (2005) pointed out predation as the strongest parameter explaining the decline of recruitment success of some important bivalve species such as *Cerastoderma edule* in the Wadden Sea. Adults cockles also constitute an important food resource for fishes, crustaceans (Möller 1986, Beukema & Dekker 2005), shorebirds (Sutherland 1982, Moreira 1997) and humans (Dias et al. 2008). Competition between all these potential predators may induce a tight conflict in case of declining stock of cockles (Beukema & Dekker 2005), and create disequilibrium in food web (Philippart et al. 2003).

Actual scientific's debate is focusing on the global warming, especially in shallow coastal areas which are particularly sensitive to rising temperature. Temperature constitutes a trigger for the start of gametogenesis (Rueda et al. 2005) and its increase may affect recruitment by a decrease in reproduction output (Philippart et al. 2003). The consequence is that a substantial part of bivalve recruitment variability appears to be climate related (Beukema et al. 2001, Strasser et al. 2003, Beukema & Dekker 2005)

Long-term studies by Beukema and Dekker (2005) and Philippart et al. (2003) identified global warming as the responsible of changes and declines in recruitment of cockles in the Wadden Sea. Some disturbance on the recruitment patterns were observed such as for *Cerastoderma edule*: selection of a lower threshold temperature for spawning, in order to escape

shrimp predation, will take the bivalve recruits further away from the peak of food availability (Philippart et al. 2003).

Growth rate is also affected by temperature (Cole 1956), as well as by cockle abundance (Jensen 1993) and immersion time (Jensen 1992, de Montaudouin 1996). A significant negative correlation between growth and latitude position of European cockle populations was reported by Iglesias and Navarro (1990).

Knowledge of the dynamics of cockle populations (recruitment, growth and production) inhabiting a temperate climate where winter mean temperature of sediment is always superior to 14°C (Merja Zerga, own measure) is important and may predict the expected change of population dynamics parameters in colder areas in case of global warming.

The aims of the present study were : 1) to estimate cockle population parameters (growth, recruitment, mortality), secondary production and P/B, at a low latitudinal site (Merja Zerga, Morocco), close to the southern limit of cockle distribution area; 2) to compare cockles parameters at Merja Zerga with those from a population in the center of the cockle geographical range (Arcachon bay, France); and 3) to compare factors contributing to population dynamics in relation with the latitudinal position: were these factors closely climatic-related (temperature)? Or can these factors act at any latitude (sediment dynamics, predation, competition ...)?

The restrained sampling strategy (one station at each site) did not authorize comparing population dynamics between two ecosystems, and even less between two latitudes (Beukema & Dekker 2006). However, this study provided more data on population dynamics for an important key-species of north-eastern Atlantic (semi-)sheltered coastal systems, with a special attention to a rarely investigated area, North Africa.

II Materials and methods

II.1 Sampling sites

The two sampling stations, Merja Zerga and Arcachon (Figure 2.1), were characterized by several similarities in term of environmental parameters. Sediment temperature and cockle population were the only parameters that were concomitantly measured but Table 2.1 also gathered some environmental factors from the literature. Cockles from both stations underwent fluctuating temperature and salinity (Bouchet 1993, Bazaïri 1999), identical immersion rate (60%) and similar trematode parasite load (Gam et al. 2008, de Montaudouin et al. 2009). Merja

Zerga was slightly more impacted by cadmium than Arcachon, metal pollution being low in both systems (Cheggour et al. 2001, Baudrimont et al. 2006). Previous works showed that average Chla concentration was lower at Merja Zerga than at Arcachon (Labbardi et al. 2005, Glé 2007), and that predators density (mostly crabs) was three times higher at Arcachon (de Montaudouin 1995, Bazaïri 1999). Sediment dynamics can be very high in both lagoon sites (Carruesco 1989, de Montaudouin 1995) but during our survey significant sand movements occurred only once at Merja Zerga.

II.1.1 Merja Zerga

Merja Zerga is a semi-enclosed coastal lagoon located on the northern Moroccan Atlantic coast ($34^{\circ}47'N$ - $34^{\circ}52'N$, $6^{\circ}13'W$ - $6^{\circ}18'W$ (Figure 2.1). The lagoon is an international important biological reserve due to its avifauna. The surface area of the lagoon is 3730 ha (Carruesco 1989). The sampling site is a sandflat situated at the entrance of the lagoon, along a narrow channel with salinity ranging between 27 and 35 psu (Bazaïri 1999), and water temperature fluctuating between 13 and 28°C (Table 2.1). The annual sediment temperature varies between 11 and 28 °C (own recordings, 2 cm below the sediment surface). Tides are semi-diurnal and the mean tide ranges between 0.15 and 1.50 m (Carruesco 1989). The main potential invertebrate predators of cockles are crabs *Carcinus maenas* (Table 2.1) (Bazaïri 1999).

II.1.2 Arcachon Bay

The station was situated at banc d'Arguin, at the entrance of Arcachon Bay where salinity remains high year-round (Figure 2.1, Table 2.1). Mean surface water temperature usually fluctuates between 7°C in winter and 23°C in summer (Bouchet 1993), but surface sediment temperature can reach -1°C and 32°C, respectively (own recordings). Sediment at the sampling station was a medium sand and immersion rate was 60% (like at Merja Zerga). Tidal range was comprised between 0.90 and 4.90 m (Gassiat 1989). The main potential invertebrate predator was also *Carcinus maenas*, but its abundance was three time higher than at Merja Zerga (de Montaudouin 1995).

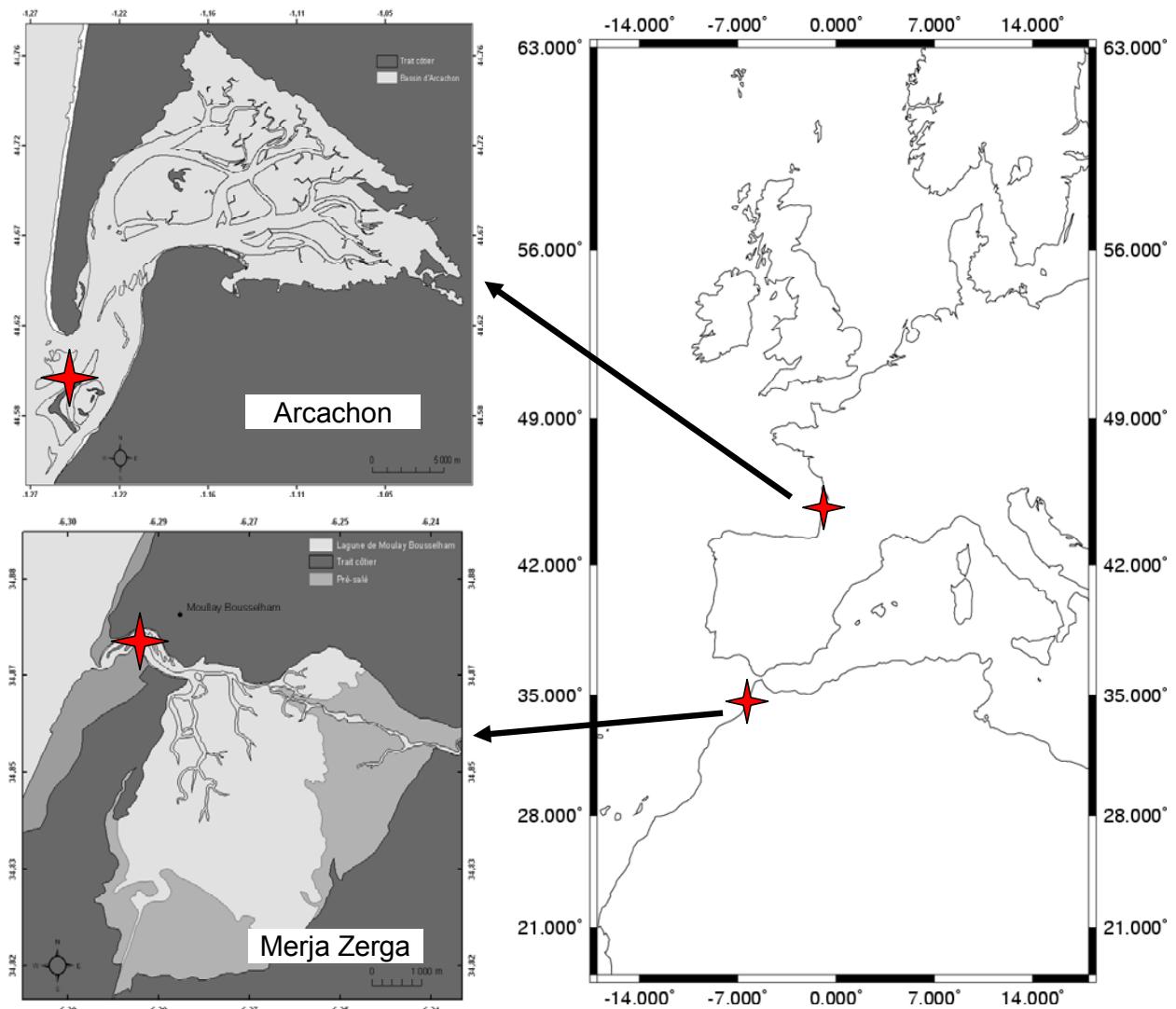


Figure 2.1: Situation of the two sampling stations at Merja Zerga (Morocco) and Arcachon bay (France).

Table 2.1: Comparison of environmental parameters between the two sampling stations situated at Merja Zerga (Morocco) and Arcachon bay (France)

	Merja Zerga	References	Arcachon	References
Longitude	6°13'W		1°10'W	
Latitude	34°47'N		44°40'N	
Protection regulation	Moderate		High	
Tidal range (m)	0.15-1.50	Carreuxo 1989	0.90-4.90	Gassiat 1989
Immersion rate (%)	60	This study	60	de Montaudouin 1996
Water temperature range (°C)	13-28	Bazairi 1999	9-22	Bouchet 1993
Salinity range (psu)	27-35	Bazairi 1999	34-35	Bouchet 1993
Grain size median (µm)	210	This study	350	This study
Trematode parasite pressure	Moderate	Gam et al. 2008 de Montaudouin et al. 2009	Moderate	de Montaudouin et al. 2000 de Montaudouin et al. 2009
Crabs density (ind.m ⁻²)	8	Bazairi 1999	24	de Montaudouin 1995
Averaged [ChlA] (µg.L ⁻¹)	0.2	Labbardi et al. 2005	2.0	Glé 2008
Phytoplankton Bloom (µg.L ⁻¹)	January (0.8)	Labbardi et al. 2005	March (6.8)	Glé 2008
Metal bioaccumulation in cockle	Low (Cd)	Cheggour et al. 2001	None	Baudrimont et al. 2006

II.2 Sampling procedure

Sampling was monthly carried out from March 2005 to May 2007, along sandflats of both lagoons, Merja Zerga and Arcachon Bay. Six 0.25-m² quadrats were regularly disposed along a 100-m transect, sampled and sieved through a 1-mm mesh size. The same station was always investigated. Collected cockles were counted and measured to the millimetre. Averages values of abundance (ind.m⁻²) were monthly calculated. Sediment temperature was automatically measured every hour. Sediment grain-size median was estimated at the beginning and the completion of survey (wet sieving) but remained identical (Table 2.1).

II.3 Population parameters

II.3.1 Growth

Monthly length–frequency data were analyzed using FISAT II software (Gayanilo et al. 2005). To perform growth analysis, two different methods were used: (1) Modal class Progression Analysis ‘MPA’, and (2) ELEFAN I ‘Electronic Length Frequency ANalysis’.

- (1) MPA (Bhattacharya’s method) identifies cohorts by decomposing the polymodal size distribution into their normal distribution component. Cohorts were assumed to be single with a separation index greater than 2. Temporal series of the average length for each modal group (cohort) was used to estimate growth parameters of the von Bertalanffy Growth Function (VBGF) by Appeldoorn method (Gayanilo et al. 2005).
- (2) Monthly length–frequency data were performed with ELEFAN I non parametric method. This method determines the parameters L_∞ and K which maximize the number of explained component. Adjustment is quantified by the coefficient Rn which is equal to the ratio of ESP (Explained Sum of Peaks) and ASP (Availables Sum of Peaks): $Rn = (ESP/ASP)*1000$. Higher Rn is, better the fitness between the components and the growth curve is (Gayanilo et al. 2005).

VBGF was used to describe the growth of cockles as:

$$L_t = L_\infty \left[1 - e^{-k(t-t_0)} \right]$$

where L_∞ is the asymptotic shell length (mm), K the growth coefficient (yr^{-1}) and t_0 is theoretical age at zero length (yr).

t_0 was computed according to Lopez (1979):

$$t_0 = I/K \ln ((L_\infty - L_c)/L_\infty)$$

L_c is the average length (mm) of recruits representing the first observed mode. In this study, L_c was 2 mm in Merja Zerga and 4 mm in Arcachon.

The estimates L_∞ and K were used to calculate the growth performance index Φ' (Pauly et Munro 1984) using the equation:

$$\phi' = 2\log(L_\infty) + \log(k)$$

The negative correlation between L_∞ and K invalidates comparison based on individual parameters (Pauly & Munro, 1984). Then, comparison of the growth performance of population of bivalve is better fitted by Φ' (Valiky 1990).

II.3.2 Occupation rate

Because densities alone are not sufficient to characterize bivalve populations with wide range of individual size, the percentage of available surface covered by cockles was also calculated using the equation (Sauriau 1992):

$$S = 0.487L^{1.992}$$

where S is the surface occupied by cockles (mm^2) and L the shell length (mm). When pooling all cockle surfaces from a sample, the obtained surface value provided a percentage of horizontal occupation which is useful for estimating potentiality of competition between cockles (Jensen 1992, de Montaudouin & Bachelet 1996).

II.3.3 Recruitment

In this study, recruitment was defined as the period when juvenile individuals are captured by a 1-mm mesh size sieve. Recruits were defined as individuals with <9-mm shell length. Effect of temperature on the recruitment was tested by the non parametric correlation of Spearman (STATISTICA software).

II.3.4 Mortality

The total mortality rate (Z , in yr^{-1}) was estimated by a length converted catch curve method (Gayanilo et al. 2005). It is expressed in the single negative exponential mortality model:

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

$$dN / dt = -Z N$$

where N_t is the number of individuals of a cohort at (relative) age t (yr), N_0 the number of individuals at (relative) age 0, and t the relative age.

II.3.5 Biomass and Production

Between July 2005 and June 2006, forty cockles were monthly sampled within a wide range of shell lengths. Soft part was removed and dried at 60 °C for 24h in order to obtain ‘flesh dry weight’. From pooled data, the mean relationship was:

$$\text{Log}_{10}W = 2.55 \times \text{Log}_{10}L - 4.53 \quad (r^2 = 0.86)$$

where W is the cockle weight (g dry weight (gDW)) and L the cockle shell length (mm)

For Arcachon, the shell length-weight relationship was obtained from de Montaudouin (1995) with $N = 45$ individuals:

$$\text{Log}_{10}W = 3.37 \times \text{Log}_{10}L - 5.5362 \quad (r^2 = 0.89)$$

Total annual production P was calculated for the intertidal cockles of both lagoons by the mass specific growth rate method (Crisp, 1984; Brey, 2001) from the size–mass relation, the size–frequency distribution obtained from pooled samples, and the VBGF:

$$P = \sum N_i M_i G_i$$

where P is the production ($\text{g DW. m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$), N_i is the average number of cockles in length class i (ind.m^{-2}), M_i is the mean individual dry weight in length class i (gDW), and G_i is the mass-specific growth rate (yr^{-1}).

$$G_i = bK((L_\infty/L_i)-1)$$

where b is the specific constant of the size–mass relation ($\text{Log}_{10}W = b\text{Log}_{10}L + c$), K , L_∞ are VBGF parameters and L_i (mm) is the mean shell length in class i .

Mean annual biomass B was computed by:

$$B = \sum N_i M_i \text{ (g DW m}^{-2}\text{)}$$

and annual P/B ratios (yr^{-1}) of cockle populations were calculated from annual total production P and annual mean biomass B .

II.4 Statistical procedure

Due to strong heterogeneity of variances, cockle abundance between both sites was compared using non parametric Kolmogorov-Smirnov test.

Growth and mortality parameters (K , L_∞ , Z) were compared by a Student t -test. At each occasion, normality was assumed and homogeneity of variance was tested (Sokal & Rohlf 1981). Statistics were performed with *Statistica* software, version 6.1.

III Results

III.1 Population structure

III.1.1 Merja Zerga

A total of 25 815 cockles were measured along the field survey. The averaged monthly abundance (638 ind.m^{-2}) was higher than at Arcachon (147 ind.m^{-2}) ($p<0.001$) (Figure 2.2, Table 2.2). In 2005, monthly abundance reached 1200 ind.m^{-2} and remained over 500 ind.m^{-2} until spring 2006 (Figure 2.2). Then, abundance decreased rapidly in summer 2006 to reach abundance below 200 ind.m^{-2} in September 2006. Density increased after November 2006 to reach 854 ind.m^{-2} in April 2007 before a new decline in May 2007.

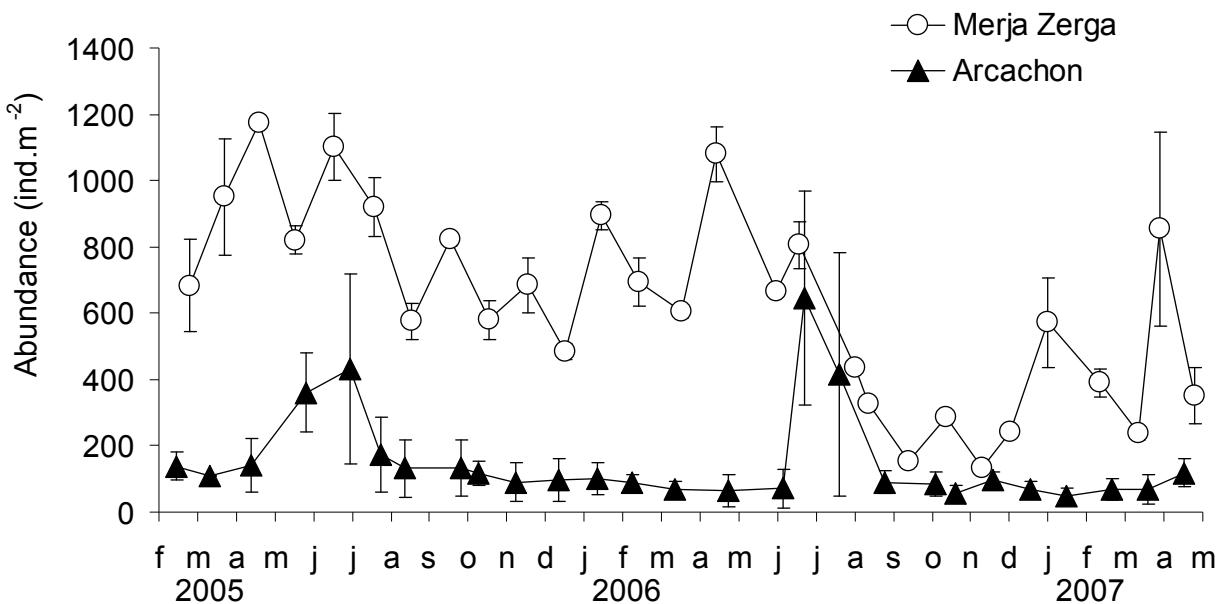


Figure 2.2: Monthly abundance ($\text{ind.m}^{-2} \pm 1 \text{ S.D.}$) of *Cerastoderma edule* population at Merja Zerga and Arcachon.

Table 2.2: Comparison of mean *Cerastoderma edule* abundance, mortality rate (per year and per age-class) and VBGF parameters at Marja Zerga and Arcachon. Growth parameters were those from Modal Progression Analysis (Appeldoorn method). Standard deviations are given between brackets. KS: Kolmogorov-Smirnov test.

Variables	Period (age class)	Merja Zerga	Arcachon	Test	p-value
Mean abundance (ind.m^{-2})	Mar05-May07 (total)	638 (487)	147 (171)	KS	<0.001
Mortality, Z (yr^{-1})	2005 (0^+)	x	10.89 (0.82)		
	2005 ($1^+, 2^+$)	1.54 (0.09)	3.38 (0.12)	t-test	<0.001
	2006 (0^+)	8.26 (0.55)	8.60 (0.79)	t-test	0.22
	2006 ($1^+, 2^+$)	2.96 (0.09)	1.49 (0.15)	t-test	<0.001
Growth, K (yr^{-1})	Mar-05-May-07 (total)	1.43 (0.005)	1.30 (0.004)	t-test	<0.001
Growth, L_∞ (mm)	Mar-05-May-07 (total)	31.2 (0.03)	38.4 (0.07)	t-test	<0.001

At the beginning of the survey (March 2005), three length classes were distinguished by Modal Progress Analysis (Bhattacharya method) (Figure 2.3): 1) 2005a sub-cohort recruited probably in January 2005, 2) 2005b sub-cohort recruited in March 2005 and 3) 2004 length class with individuals older than one year which probably gathered more than one cohort. 2004 length class persisted until December 2005. Then a third cohort appeared in April 2006 and a fourth in January 2007. At Merja Zerga, at least two cohorts of cockles cohabited per year. The total abundance of the population was dominated by the abundance of 2005 cohort accounting for approximately 80 % of total abundance (Figure 2.3).

III.1.2 Arcachon

A total of 6 131 individuals were measured. The monthly abundance of the population ranged between 50 and 645 ind.m⁻², and was generally lower than 200 ind.m⁻² (Figure 2.2). The peak of abundance was related to the period of recruitment in summer with 432 to 645 ind.m⁻².

Figure 2.3 represented the result of the modal decomposition. Three length classes appeared at the beginning of the field survey (February-March 2005): 2004a and 2004b length classes (sum of older cohorts) and 2005a sub-cohort. In June 2005, a second sub-cohort appeared (2005b). Two sub-cohorts also appeared in February and May 2006. At Arcachon, each cohort was generally composed by two sub-cohorts, successively recruited within 1 or 2 months interval. The general pattern showed that cockles exhibited two modal size groups per year (Figure 2.3).

III.2 Recruitment

The structure of recruitment pattern of cockles at Merja Zerga and at Arcachon appeared to be unimodal with no apparent occurrence of another recruitment peak during the year, except in 2007 at Merja Zerga where a second peak appeared in January (Figure 2.3 and 2.4). The major peak was observed during April-May (432-688 ind.m⁻²) at Merja Zerga and June-July (276-509 ind.m⁻²) at Arcachon. In both sampling areas, peaks of recruitment coincided with a temperature of ca. 19°C. A significant correlation between relative recruitment and temperature was found at Arcachon (Spearman's rank correlation, p = 0.03) but not at Merja Zerga (p = 0.33) due to the secondary recruitment starting in January and extending until May 2007.

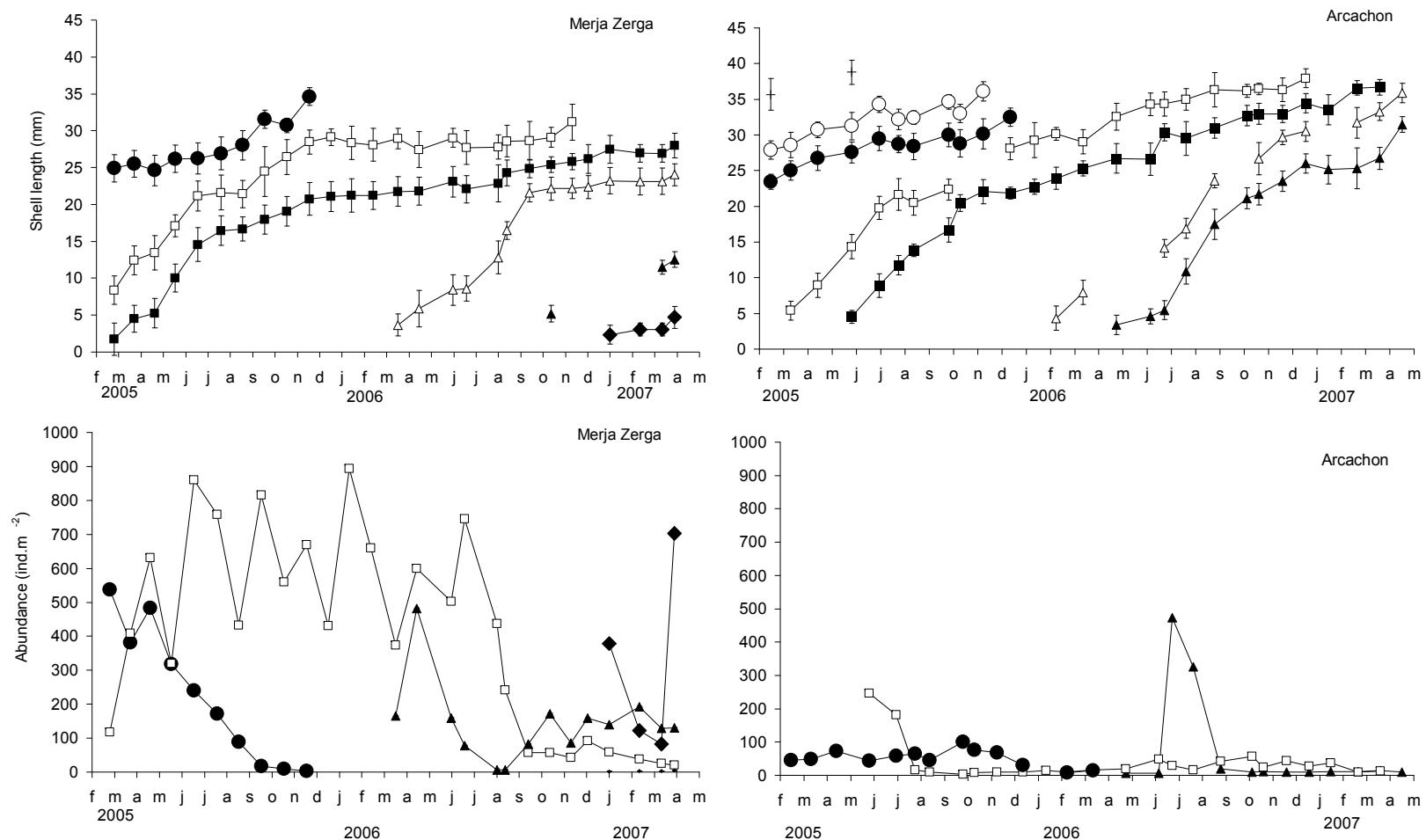


Figure 2.3: Mean length ($\text{mm} \pm 1 \text{ S.D.}$) and abundance of different *Cerastoderma edule* cohorts identified by Modal Progression Analysis. Merja Zerga (left): (●) Length class 2004, (□) Sub-cohort 2005a, (■) Sub-cohort 2005b, (△) Sub-cohort 2006a, (▲) Sub-cohort 2006b, (□) Cohort 2007. Arcachon (right): (○) Sub-length class 2004a, (●) Sub-length class 2004b, (□) Sub-cohort 2005a, (■) Sub-cohort 2005b, (△) Sub-cohort 2006a, (▲) Sub-cohort 2006b. For abundance, sub-cohorts or length classes were pooled by year. 2004: circles; 2005: squares; 2006: triangles; 2007: diamonds.

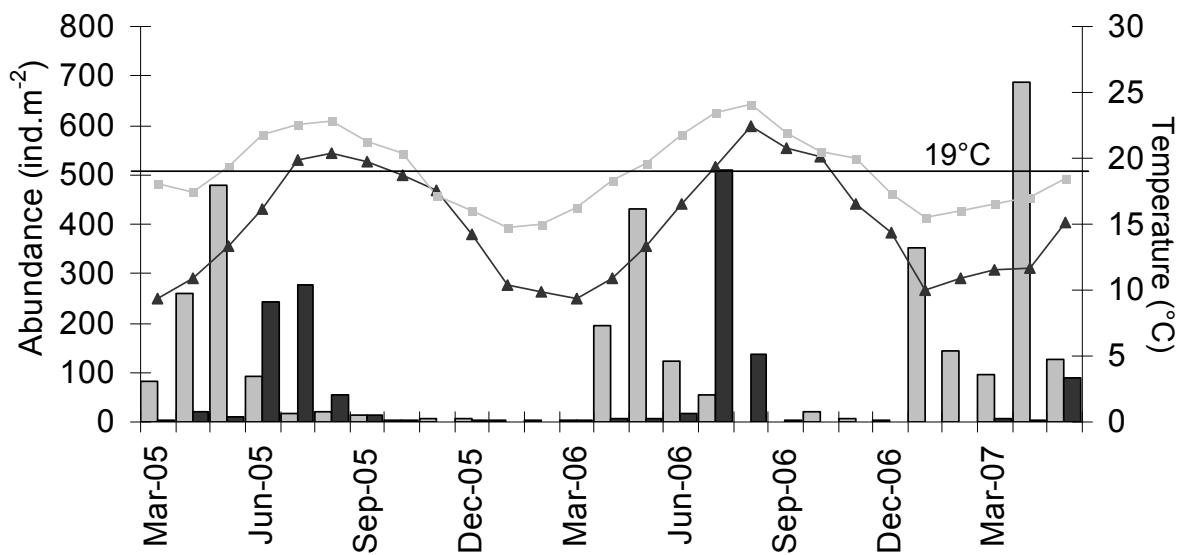


Figure 2.4: Recruitment pattern of *Cerastoderma edule* population estimated by mean juvenile (1-9-mm shell length) abundance (ind.m^{-2}). Line: mean monthly temperature ($^{\circ}\text{C}$). Grey: Merja Zerga; black: Arcachon; horizontal line: 19°C .

III.3 Mortality

Instantaneous mortality rate (Z) was calculated for two consecutive years separated by the recruitment periods, using the ‘length-converted catch curve’ approach (LCCC) based on the mean shell-length distribution over the considered period (12 months in the present case) and the VBGF parameters (Pauly & Moreau 1997). Z represents the slope of the descending right-hand side of the ‘catch curve’ (Figure 2.5).

For the first year (March 2005–February 2006), Z could not be calculated at Merja Zerga for young individuals because hardly any mortality occurred. Conversely, Z at Arcachon was 10.89 yr^{-1} at a similar period and for cockles with shell length comprised between 4 and 16 mm (Figure 2.5). For the second year (March 2006–February 2007), Z of the young individuals (ca. 3 to 16-mm size-class) was similar in both sites (8.26 and 8.60 yr^{-1} at Merja Zerga and Arcachon, respectively ($p>0.05$)) (Figure 2.5, Table 2.2).

Z of the largest individuals (ca. 17–27 mm size-class at Merja Zerga and 30–34 mm at Arcachon) was significantly higher at Merja Zerga (2.96 yr^{-1}) than at Arcachon (1.49 yr^{-1}) (Figure 2.5, Table 2.2).

The lifespan T_{max} (yr) of cockles was estimated by the equation of Taylor ($T_{max} \approx 3/K$) and provided similar values in both sites (~ 2.5 yr).

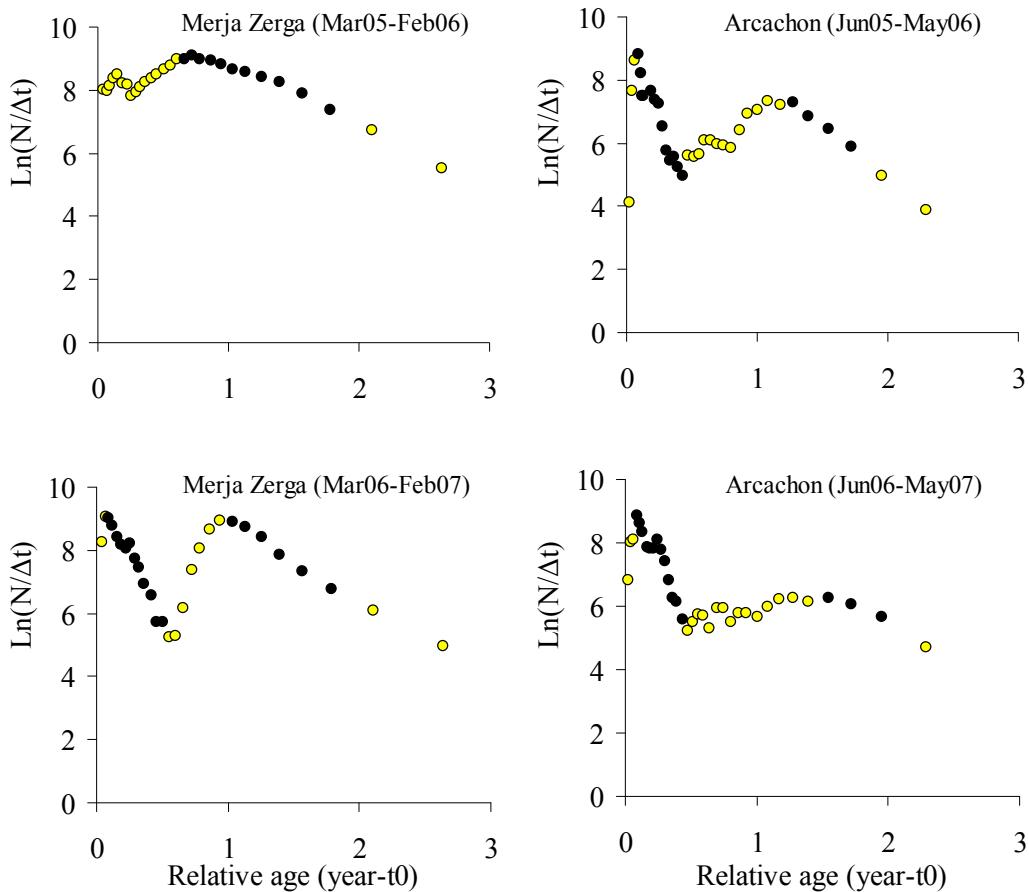


Figure 2.5: Length-Converted Catch Curve at Merja Zerga (left) and at Arcachon (right). The instantaneous *Cerastoderma edule* mortality rate (Z) was estimated from the descending slope (●). At each site, two different years were considered and Z was calculated for two class-sizes (except at Merja Zerga between Mar05 and Feb06 when hardly any juvenile mortality occurred) (see Table 2.2).

III.4 Estimation of growth parameters and age

III.4.1 Modal progression analysis

The estimated growth parameters $L_\infty = 31.2$ mm, $K = 1.43 \text{ yr}^{-1}$, $t_0 = -0.05$ yr for Merja Zerga and $L_\infty = 38.4$ mm, $K = 1.3 \text{ yr}^{-1}$, $t_0 = -0.08$ yr for Arcachon, were derived from Appeldoorn method (Table 2.3).

III.4.2 ELEFAN I procedure

The analysis of the pooled length-frequency data of cockles by the surface area procedure gave a matrix of couple (L_∞ , K) and associated ESP/ASP ratio. The best fitted value

was for Merja Zerga with $R_n = 144$, giving $L_\infty = 30.5$ mm, $K = 1.3 \text{ yr}^{-1}$ and for Arcachon with $R_n = 143$, giving $L_\infty = 36.8$ mm shell length, $K = 1.33 \text{ yr}^{-1}$ (Table 2.3). Graphical representations of these VBG curves are shown in Figure 2.6.

The theoretical initial age (t_0) was estimated -0.05 yr for Merja Zerga and -0.09 yr for Arcachon and the growth index performance Φ' was 3.08 and 3.25, respectively.

Table 2.3 : Parameters of Von Bertalanffy growth function of *Cerastoderma edule*. L_∞ : asymptotic length; K : growth rate; t_0 : theoretical age at length equal to zero, life span; Φ' : growth index performance. MPA: Modal class Progression Analysis; R_n : goodness-of-fit index of the ELEFAN I routine (x 1000).

Sampling area	Method	L_∞ (mm)	K (yr^{-1})	t_0 (yr)	lifespan (yr)	Φ'	R_n
Merja Zerga	MPA	31.17	1.43	-0.05	2.10	3.14	-
Merja Zerga	ELEFAN I	30.50	1.30	-0.05	2.31	3.08	144
Arcachon	MPA	38.38	1.30	-0.08	2.31	3.28	-
Arcachon	ELEFAN I	36.75	1.33	-0.09	2.26	3.25	143

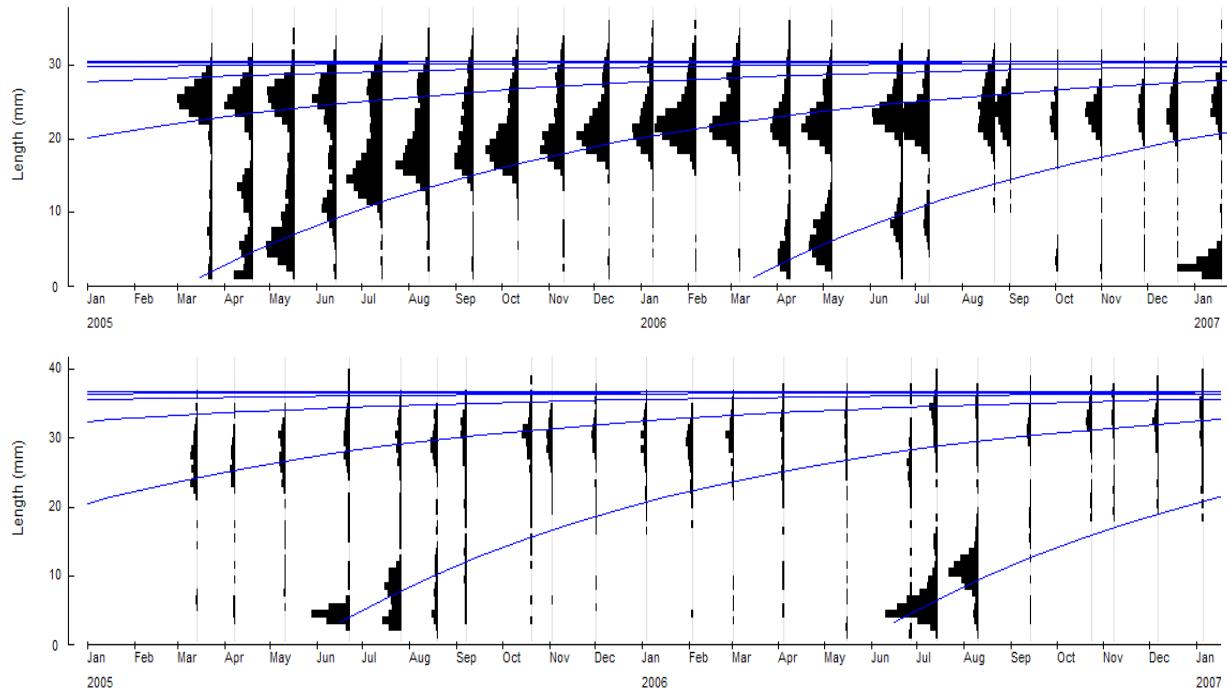


Figure 2.6 : Growth curves at Merja Zerga (top) and Arcachon (down) constructed from the VBG parameters as determined by ELEFAN I and fitted to the length-frequency data of *Cerastoderma edule* population (Merja Zerga: $L_\infty = 30.5$ mm, $K = 1.3 \text{ yr}^{-1}$, $R_n(\text{ESP/ASP}) = 0.144$; Arcachon: $L_\infty = 36.8$ mm, $K = 1.33 \text{ yr}^{-1}$, $R_n(\text{ESP/ASP}) = 0.143$).

III.5 Secondary production and productivity (P/B)

Production varied between sites (higher at Merja Zerga, $36\text{-}65 \text{ gDW.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$, than at Arcachon, $17\text{-}26 \text{ gDW.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$) and between years (higher the first year in both sites) (Table 2.4). P/B values, however, remained within a narrow range ($0.8\text{-}1.1 \text{ yr}^{-1}$).

At Merja Zerga, production was 1.8 higher the first year, due to a higher contribution of the 10-20-mm size-class (49% of the total production). The 21-27-mm size-class accounted for 44% of total production against 71% the second year (Figure 2.7).

At Arcachon, the production was supported by the 26-33-mm size-class the first year (74% of the total production). The second year, production was lower with no strong dominance of a particular contributing size-classes to the production (Figure 2.7).

In all situations (sites x years), cockles under 10-mm shell length poorly contributed to the total somatic production.

Table 2.4: Biomass (gDW.m^{-2}), production ($\text{gDW.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$) and P/B (yr^{-1}) of *Cerastoderma edule* populations during two different years.

Site	Period	Biomass	Production	P/B
Merja Zerga	Mar05-Feb06	59.41	64.62	1.09
	Mar06-Feb07	37.18	35.62	0.96
Arcachon	Jun05-May06	25.25	26.36	1.04
	Jun06-May07	20.98	17.41	0.83

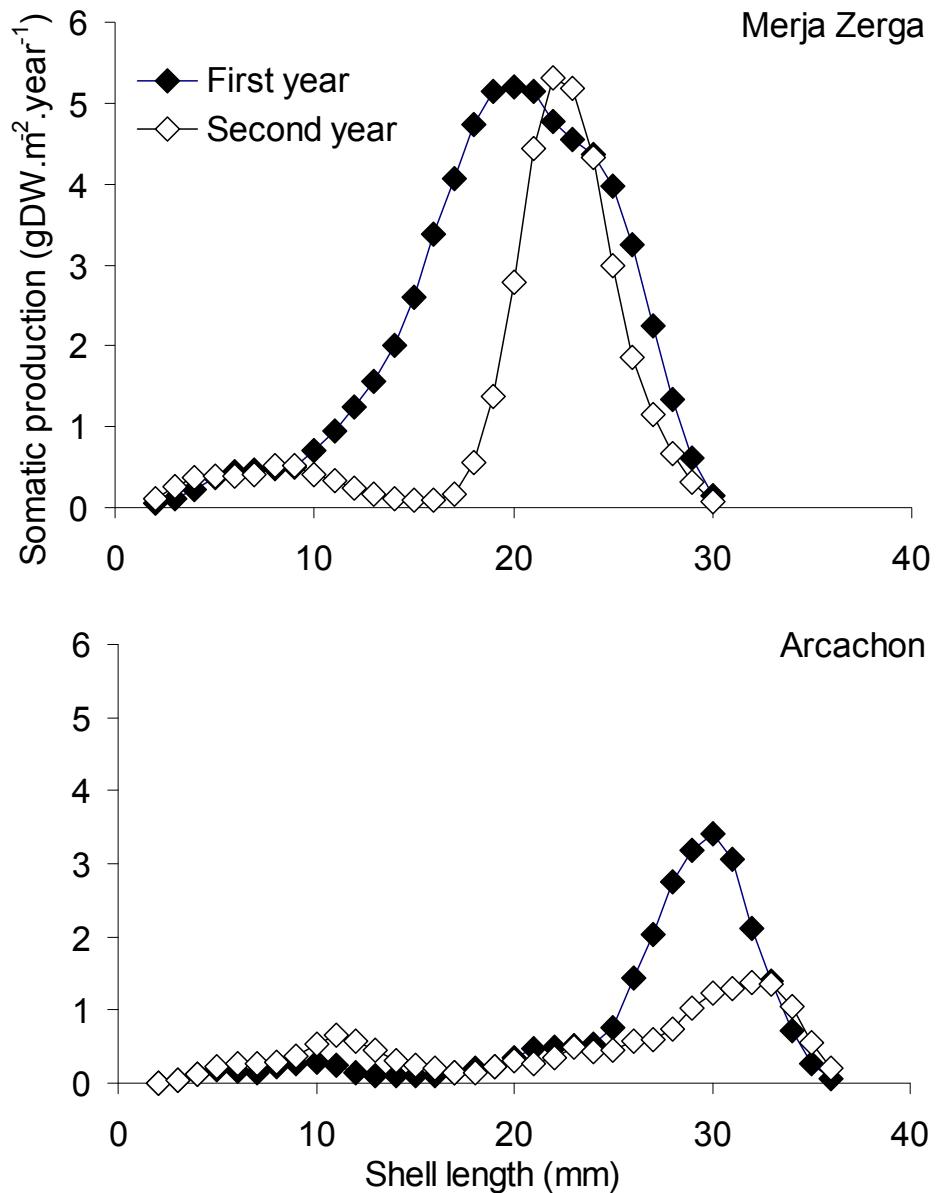


Figure 2.7: Distribution of annual somatic production ($\text{gDW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) by shell length class (mm) for the population of *Cerastoderma edule* at Merja Zerga and Arcachon. (A) First year, (B) second year (see Table 2.4).

IV Discussion

IV.1 Recruitment - Abundance - Mortality

High abundance of cockles (*Cerastoderma edule*) observed at Merja Zerga (~ 1000 ind.m $^{-2}$) is not exceptional. Ducrotoy et al. (1991), with the same mesh sieve, reported a maximum of 54 474 ind.m $^{-2}$ at Norderney (Wadden Sea), 4 122 ind.m $^{-2}$ at Gröningen (Western Dutch Wadden sea) and 3 327 ind.m $^{-2}$ in the Baie of Somme. The chance to build up a dense population increases when a heavy spat fall coincides with optimal conditions of growth (Evans 1977). Nevertheless, recruits abundance was lower at Merja Zerga (<700 ind.m $^{-2}$) compared with other sites (mesh size 1 mm): 14 120 ind.m $^{-2}$ in the German North Sea, 30 000 ind.m $^{-2}$ in the Bay of Somme (France) (Ducrotoy et al. 1991) and ~ 2500 ind.m $^{-2}$ in the Danish Wadden Sea (Jensen 1992). Following the pattern of cockle population dynamics proposed by Ducrotoy et al. (1991), Merja Zerga's population in 2005 would be situated in the ‘recovery phase’ characterized by a high recruitment rate begetting a high density of the emerging cohort. A different scenario was observed in the same site in 1994 (Bazaïri 1999) when the cockle population displayed low abundance and successive recruitments along the year (‘crisis phase’).

Conversely, cockle population at Arcachon seemed stable since previous studies (Deltreil & His 1972, de Montaudouin & Bachelet 1996) reported similar population parameters to our survey (low adult abundance, high recruitment followed by high mortality).

The recruitment took place in April-Mai in Merja Zerga and in June-July in Arcachon. It was often, but not always, correlated with the temperature that may have two effects: (1) switching on gametogenesis, and (2) have a kinetic effect on rates of gametogenesis (Rueda et al., 2005). Spawning is induced at threshold of 13 °C for gamete discharge (Boyden 1971). In Merja Zerga, temperature is never below 13 °C while it reaches 9 °C at Arcachon. Ducrotoy et al. (1991) mentioned that sudden rise of temperature acts as a stimulus rather than absolute temperature. In our study, there was a coincidence between the peak of recruitment and a temperature rising above 19 °C. Due to climate/latitude difference, recruitment peak occurred at two different periods at both sites: April-May at Merja Zerga and June-July at Arcachon. This was an argument to estimate the importance of temperature as a forcing variable of the reproduction process and consequently of the recruitment period, at a higher degree than the photoperiod. However, the recruitment at Merja Zerga from January 2007 to May 2007, with

temperature ranging from 15 to 18°C, revealed that other factors may contribute to gametogenesis and spawning. Mortality related with anthropogenic disturbance or sediment dynamics can stimulate compensatory recruitment (Desprez et al. 1987, Ducrotoy et al. 1987, Bouma et al. 2001). High sand banks displacements were observed at Merja Zerga between May and July 2006, prior to January 2007's recruitment. These moving sand banks partly covered cockle population and explained the high juvenile and adult mortality that were measured that year.

The first year of survey (2005), reported contrasted abundance of recruits in both lagoons (Merja Zerga and Arcachon) even though none of them underwent important sediment dynamics. At Merja Zerga, the abundance of recruits remained stable for more than one year when at Arcachon, the sharp peak of recruitment was immediately ‘corrected’ by juveniles mortality. Several factors are generally involved to explain juvenile mortality, such as predation and competition (inter- and intraspecific). Small cockles constitute an important food resource for epibenthic predators (Reise 1978, 1985), in particular for juvenile crabs (Hancock 1967, Jensen & Jensen 1985, Sanchez-Salazar et al. 1987a, Sanchez-Salazar et al. 1987b), shrimps (Veer et al. 1998, Hiddink et al. 2002, Beukema & Dekker 2005) and birds (Sutherland 1982, Sanchez-Salazar et al. 1987b, Moreira 1997, McArthur 1998). In previous studies, abundance of invertebrate predators (mostly *Carcinus maenas*) were higher at Arcachon than at Merja Zerga (de Montaudouin 1995, Bazaïri 1999). Avian predation was also facilitated at Arcachon (integral protected zone, prohibited public access) compared with Merja Zerga where birds were disturbed by human activity. At Merja Zerga, clams (*Ruditapes decussatus*) were the only exploited bivalve species due to higher economic value.

Intraspecific competition processes could also explain the difference of recruits survival in 2005 between Merja Zerga (high survival) and Arcachon (low survival) (André & Rosenberg 1991, de Montaudouin & Bachelet 1996). However, this hypothesis is not consistent with the higher density of adults (cohort 2004) observed at Merja Zerga at the time of settlement than the one observed at Arcachon (<400 ind.m⁻² against <100 ind.m⁻²). Nevertheless, the adult effect on conspecific recruitment generally happens when adult density reaches ~2000 ind.m⁻² and more (Jensen 1992).

Other factors can contribute to cockle mortality such as temperature (Deltreil & His 1972) or current velocities (Kater et al. 2006) but in the present study, they did not give obvious clue to the differences of mortality observed in 2005 between both lagoons.

IV.2 Growth

In both sampling area Merja Zerga and Arcachon, 2005's cohort was monitored during its lifespan. Short cockles longevity observed in both lagoon and related to high shell growth rates are interpreted as a sign of instability suggesting a pressure of environmental condition (Ducrotoy et al. 1991, de Montaudouin & Bachelet 1996).

VBGF parameters obtained from MPA and ELEFAN I methods gave similar K and L_{∞} . Values of K were similar between both lagoons but the asymptotic length L_{∞} was higher at Arcachon. Three main factors have generally a great impact on the growth of suspension-feeding bivalves. 1) Individual growth rate declines with increasing tidal elevation (tide level is negatively correlated with immersion time) (Jensen 1992, de Montaudouin & Bachelet 1996). Growth rates are dramatically reduced at immersion times below 50 % and is null below 30% (de Montaudouin 1996). In the Eastern Scheldt (The Netherlands), cockle growth was maximum for a 50%-immersion rate (Kater et al. 2006). The mean immersion percentage at Arcachon ranged between 60 to 80 % (de Montaudouin 1996) and was similar at Merja Zerga (60%, own observation). Immersion rate is usually well correlated with growth rate (de Montaudouin 1996) but cannot explain the differences observed for asymptotic length L_{∞} . 2) Growth can also be affected by intraspecific competition. Indeed, when abundance of cockles decreases, the competition weakens and the individual growth rises (Ivell 1981, Jensen 1992, de Montaudouin & Bachelet 1996). Dense population can reduce by 40 % the growth rate of cockles and 48 % of the length specific weight (Jensen 1993). The conversion of density into the percentage of available surface area covered by cockles gives a more appropriate evaluation of the intraspecific competition (de Montaudouin & Bachelet 1996). Cockles at Merja Zerga exhibited for more than 1.5 yr a mean area occupation rate of 15% whereas in Arcachon cockles didn't cover more than 5% of the surface. Jensen (1992) noted a reduction of cockle growth rate for higher occupation rates (29-39 %). However, an area occupation as low as ~7 % has also been observed to limit the growth rate of bivalves (Peterson & Black 1987). 3) Temperature is also considered as a major factor in many physiological rate processes, e.g. growth. Growth performances are generally greatest near the central position of a species (Dame 1996). This is consistent with our results highlighting that L_{∞} were higher at Arcachon (36 mm) than in the southern site of Merja Zerga (31 mm), but also than in other Moroccan Atlantic intertidal systems (Bazairi unpublished). However, cockle being a eurythermal species, the 'central position' within the

distribution area is certainly wide. Large intertidal cockles (>35 -mm shell length) were also observed in Netherlands and Denmark (Bourget & Brock 1990), but severe winters may limit lifespan and consequently L_∞ .

IV.3 Production and P/B ratio

Total annual production of cockles at Arcachon and Merja Zerga fell within the range 0-180 g DW.m⁻².yr⁻¹ (Sauriau & Kang 2000, Beukema & Dekker 2006).

At Merja Zerga, somatic production was higher in 2005 than in 2006. This was mainly due to a lack of mortality of the newly settled cockles. Arcachon displayed a relatively low production compared to what was observed elsewhere (Jensen 1992, Ramón 2003). This was not the consequence of an individual growth deficiency but rather to a high mortality rate after recruitment, as previously explained.

Cockle production was often associated with primary production (Ivell 1981, Möller & Rosenberg 1983). There was no phytoplanktonic or Chla measures during our monitoring but recent studies revealed rather low Chla concentrations at both sites, Merja Zerga being oligotrophic (annual average: 0.2 µg.L⁻¹ Chla (Labbardi et al. 2005)) and Arcachon being mesotrophic (annual average: 2.0 µg.L⁻¹ Chla (Glé 2007)). That could partly explain the relatively low P/B values (≈ 1 yr⁻¹) compared to what was observed at Marennes-Oléron, French Atlantic coast, (P/B = 2.3 yr⁻¹, (Sauriau & Kang 2000)) where mean concentration of Chla reached 15-20 µg.L⁻¹ (Glé, 2007). Higher P/B were also observed in Sweden (3.5-4.6 yr⁻¹, (Möller & Rosenberg 1983, Loo & Rosenberg 1989) but for subtidal cockle populations. Anyway, Chla concentration alone does not explain cockle production since Sauriau and Kang (2000) demonstrated that the relative contribution of microphytobenthos carbon to the annual secondary production of cockle carbon on average is 88 and 60% for the 0-group and adult cockles, respectively.

The main contribution to production of cockles at Merja Zerga and Arcachon was due to 1-year group as observed at Marennes-Oléron (Sauriau & Kang 2000). However, Jensen (1992) and Ramón (2003) noted that 2-years and 3-years old groups were the major contributors.

Roberston (1979) and Jensen (1992) indicated that P/B value were much higher for 0+ year group than 1+year group. They noted that population with older age-class of cockles have a lower P/B than younger population. Accordingly, P/B was negatively correlated with lifespan.

P/B at Merja Zerga and Arcachon were similar ($0.8\text{-}1.1 \text{ yr}^{-1}$), and higher than those observed in the Wadden Sea (Jensen 1992, Ramón 2003). However, higher P/B were calculated in Portugal with $\text{P/B} = 1.6\text{-}4.8$ (Sprung 1993, Moreira 1997).

In conclusion, population dynamics parameters of cockles from Merja Zerga displayed values that were within the range of what was described elsewhere in the distribution area of this bivalve. The proximity of the southern limit for cockles did not impair production and P/B compared to Arcachon or other sites along the European coast, although asymptotic growth parameter L_∞ was relatively low. The southern limit of distribution for the cockle is rather due to the lack of permanent coastal (semi-)sheltered systems south to Dakhla (Zidane et al. 2008) than to higher temperature or salinity. Most factors that control cockle population at Merja Zerga were obviously the same than observed elsewhere, *i.e.* competition, predation and sediment dynamics. These factors are not strictly latitude-dependent in contrast with temperature which role on recruitment and growth was not obvious.

CHAPITRE 3 : LA COMMUNAUTE DES TREMATODES DIGENES DE LA COQUE *CERASTODERMA EDULE* DANS LES LAGUNES DE MERJA ZERGA ET D'ARCACHON

Participation aux publications (annexes 3.1 et 3.2) :

De Montaudouin X, Thieltges DW, **Gam M**, Krakau M, Pina S, Bazairi H, Dabouineau L, Russell-Pinto F, Jensen T (2009). Trematode species in the cockle *Cerastoderma edule*: identification key and distribution along the North-East Atlantic shoreline. Journal of the Marine Biological Association, U.K., sous presse.

De Montaudouin X, **Gam M**, Bazairi H, Jensen T, Desclaux C (2008) Parasites and cockles in a changing world. JMBA Global Marine Environment: 12-13.

I INTRODUCTION

Sur la côte atlantique européenne, les investigations ont décrit une riche communauté macroparasitaire chez la coque *Cerastoderma edule*, dominée par les trématodes digènes (Lauckner 1983, de Montaudouin et al. 2000, Thieltges et al. 2006, de Montaudouin et al., 2009). Cette communauté parasitaire se répartit différemment d'un site à l'autre en termes de richesse spécifique, de prévalence et d'intensité, en relation directe avec la présence et l'abondance des hôtes mais aussi avec les facteurs du milieu. La température est l'un des facteurs majeurs affectant la survie et le pouvoir infestant des cercaires (Evans 1985, Pechenik et Fried 1995, Lo et Lee 1996, Mouritsen et Jensen 1997, Thieltges et Rick 2006). Dans un contexte de réchauffement climatique, la surveillance de la dynamique des communautés parasitaires pourrait se révéler un bon indicateur des changements éventuels pouvant affecter les écosystèmes côtiers. Du fait de leur cycle de vie exigeant plusieurs espèces-hôtes, la présence des parasites est aussi généralement corrélée avec la diversité faunistique. La comparaison de la diversité parasitaire spécifique et de la phénologie des interactions hôtes-parasites en fonction de la position latitudinale pourrait nous permettre de projeter les résultats obtenus dans les basses latitudes dans une situation de réchauffement sur des sites analogues de climat actuel plus froid.

Un inventaire des espèces de trématodes utilisant la coque en tant que premier et deuxième hôte intermédiaire sur son aire de distribution a été réalisé par de Montaudouin et al. (2009). Notre approche dans ce chapitre est d'intégrer la composante de la dynamique d'infestation de la coque par les trématodes dans deux situations climatiques contrastées.

Nous allons (1) établir un inventaire des trématodes digènes utilisant la coque *Cerastoderma edule* en tant que premier et deuxième hôte intermédiaire, (2) suivre la phénologie des parasites dominants et (3) comparer les communautés parasitaires entre les deux sites Merja Zerga (Maroc) et Banc d'Arguin (Bassin d'Arcachon, France).

II MATERIEL ET METHODES

II.1 Echantillonnage et acquisition des données

Le suivi a débuté en mars 2005 et s'est poursuivi jusqu'à avril 2007 dans les deux lagunes, Merja Zerga (Maroc) et Arcachon (France). Seules les stations sableuses (médiane autour de 300 µm) ont été échantillonnées. Six quadrats de 50 cm x 50 cm ont été prélevés dans 15 cm de sédiment. Les coques récupérées après tamisage sur un vide de maille de 1 mm, ont été mesurées et comptées. Chaque mois, 10 à 20 coques par cohorte ont été disséquées et les macroparasites identifiés et comptés.

II.2 Identification des espèces de trématodes

L'identification des parasites a été réalisée en écrasant la chair de la coque entre deux larges plaques de verre sous loupe binoculaire. Les individus appartenant à la famille des Echinostomatidae ont été dékystés afin de pouvoir compter sous microscope le nombre d'épines céphaliques. Les différentes espèces ont été identifiées grâce à plusieurs références bibliographiques (Miller et Northup 1926, Stunkard 1938, Rebecq 1964, Cheng et al. 1966, Bowers et James 1967, James et Bowers 1967, Lauckner 1971, Loos-Frank 1971, Reimer 1971, Maillard 1976, Sannia et James 1978, Lauckner 1983, Bartoli 1984, Bowers et al. 1990, Russell-Pinto et Bartoli 1992, Bowers et al. 1996, Bartoli et al. 2000, de Montaudouin et al. 2000, Russell-Pinto et Bartoli 2002, Russell-Pinto et al. 2006).

Seront exposés ci-après, pour chaque espèce : sa description, sa taxonomie et son microhabitat tissulaire préférentiel dans la coque. La localisation géographique des espèces sera rappelée.

Cinq familles de digènes ont été recensées : *Bucephalidae*, *Echinostomatidae*, *Gymnophallidae*, *Monorchidae*, *Psilostomidae* et *Zoogonidae*. Les espèces non-trématodes appartiennent aux Turbellaria, Cestoda, Copepoda, Decapoda.

Le Tableau 3.1 rappelle la classification taxonomique des trématodes digènes recensés, répertoriant les familles, les genres et les espèces.

Les photos des espèces sont extraites de la publication de Montaudouin et al. (2009)

Tableau 3.1 : Classification taxonomique des espèces de trématodes digènes recensées dans la coque *Cerastoderma edule* dans les deux lagunes : Merja Zerga et Arguin (Arcachon)

Phylum	Classe	Sous-classe	Famille	Genre	Espèce
<i>Plathelminthe</i>					
		<i>Trematoda, Rudolphi, 1808</i>			
			<i>Digenea Carus, 1963</i>		
				<i>Bucephalidae Poche, 1907</i>	
					<i>Bucephalus Baer, 1827</i>
					<i>Bucephalus minimus Stossicu, 1887</i>
			<i>Echinostomatidae Looss, 1899</i>		
				<i>Himasthla Dietz, 1909</i>	
					<i>Himasthla continua Loos-Frank, 1967</i>
					<i>Himasthla interrupta Loos-Frank, 1967</i>
					<i>Himasthla quissetensis Miller et Northup, 1926</i>
				<i>Curtuteria Reimer, 1963</i>	
					<i>Curtuteria arguinae Desclaux, Russell-Pinto, de Montaudouin et Bachelet 2006</i>
			<i>Gymnophallidae Odhner, 1900</i>		
				<i>Gymnophallus Odhner, 1900</i>	
					<i>Meiogymnophallus minutus (Cobbold, 1859)</i>
					<i>Meiogymnophallus fossarum (Bartoli, 1965)</i>
					<i>Gymnophallus choledochus (Odhner, 1900)</i>
			<i>Monorchiidae</i>		
				<i>Monorchis</i>	
					<i>Monorchis parvus Looss, 1902</i>
			<i>Psilostomidae</i>		
				<i>Psilostomum</i>	
					<i>Psilostomum brevicolle Creplin, 1829</i>
			<i>Zoogonidae Odhner, 1902</i>		
				<i>Diphterostomum</i>	
					<i>Diphterostomum brusinae Stossich, 1889</i>

II.2.1 La famille des *Gymnophallidae* Odhner, 1900

Le cycle de vie typique de cette famille comporte des bivalves comme premier et deuxième hôte, bivalves et/ou polychètes comme deuxième hôte ; les gastéropodes ou les brachiopodes étant exceptionnellement deuxièmes hôtes (Bartoli 1974, Ching 1995). Les cercaires sont bifurquées. Les métacercaires ne sont jamais enkystées. Trois espèces ont été identifiées dans les deux lagunes : *Meiogymnophallus minutus*, *Meiogymnophallus fossarum*, *Gymnophallus choledochus*.

Meiogymnophallus minutus et *Meiogymnophallus fossarum* sont deux espèces souvent sympatriques (Bowers et al. 1990, Russell-Pinto 1990, Russell-Pinto et Bartoli 1992, Bowers et al. 1996). Leur cycle de vie inclut *Scrobicularia plana* comme premier hôte intermédiaire. Le second hôte intermédiaire est un bivalve et l'hôte définitif est soit l'huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* soit la macreuse noire *Melanita nigra* (pour *M. minutus*) (James et al. 1976).

- *Meiogymnophallus minutus* (Cobbold, 1859) (Figure 3.1)

Les métacercaires se trouvent toujours enfermées dans des poches. Elles se situent rigoureusement limitées à la région située au-dessous de la charnière dans l'espace extrapalléal périphérique. Leur taille varie entre 240–350 µm. D'un point de vue morphologique, la différence avec *Meiogymnophallus fossarum* réside dans la position des vésicules excrétoires. Chez *M. minutus*, la projection des vésicules excrétoires reste derrière les bords postérieurs de la ventouse orale.

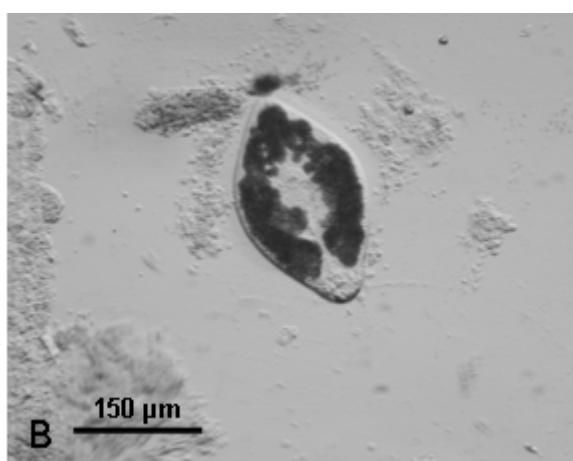


Figure 3.1 : Métacercaire de *Meiogymnophallus minutus*

- *Meiogymnophallus fossarum* (Bartoli, 1965) (Figure 3.2)

La projection des vésicules excrétoires couvre presque la ventouse orale. Les métacercaires se trouvent entre la coquille et le manteau exclusivement dans l'espace extrapalléal périphérique et aussi dans la région au-dessous de la charnière. Leur taille varie entre 250–330 µm.

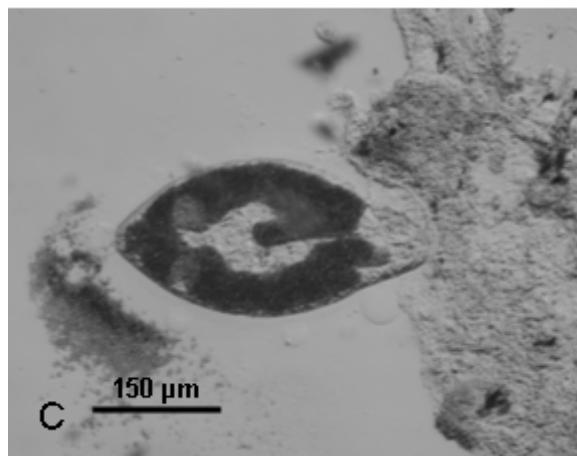


Figure 3.2 : Métacercaire de *Meiogymnophallus fossarum*

- *Gymnophallus choledochus* (Odhner, 1900) (Figure 3.3)

Cette espèce utilise la coque comme premier hôte intermédiaire. Les cercaires sont ovales et leur queue est peu épaisse et bifurquée. La longueur du corps de la ceraire varie entre 208-282 µm. Les sporocystes se trouvent dans la gonade et parfois dans la glande digestive. Les métacercaires sont libres et sont observées avec les sporocystes dans la coque elle-même ou dans l'annélide polychète *Nereis diversicolor*. L'hôte définitif est un oiseau *Anatidae* (*Tadorna tadorna*), Charadriidae ou Laridae.



Figure 3.3 : Cercaire libre de *Gymnophallus choledochus*

II.2.2 La famille des *Echinostomatidae* Looss, 1899

La famille des Echinostomatidae est caractérisée par la présence d'un collier céphalique avec une ou deux couronnes de larges épines interrompues au niveau ventral. Les espèces recensées appartiennent à la sousfamille des Himasthinae Odhner, 1910, caractérisée par un collier large et plat. Deux genres ont été retrouvés, *Himasthla* et *Curtuteria*. Au premier genre appartiennent les espèces *Himasthla interrupta*, *Himasthla quissetensis* et *Himasthla continua* ; au deuxième *Curtuteria arguinae*.

Le cycle de vie des quatre espèces comprend exclusivement un oiseau comme hôte définitif, en général appartenant à la famille des Laridés. L'hôte intermédiaire est un bivalve. Selon l'espèce, le premier hôte gastéropode est différent. Pour *H. interrupta* et *H. continua*, il s'agit de *Hydrobia ulvae*. Pour *H. quissetensis*, le premier hôte peut être, selon l'écosystème où évolue le parasite, *Nassarius reticulatus*, *Ilyanassa obsoleta* ou *Cyclope neritea*.

- *Himasthla interrupta* Loos-Frank, 1967 (Figure 3.4)

Les métacercaires de *H. interrupta* présentent la plus petite taille comparée aux autres espèces, variant entre 80–140 µm. Elles possèdent 29 épines et se trouvent généralement dans le bord du manteau.

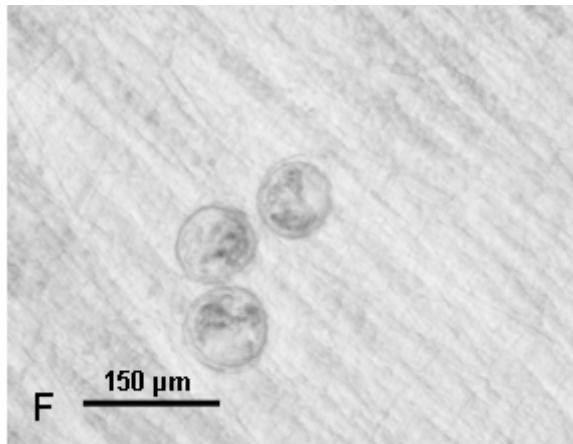
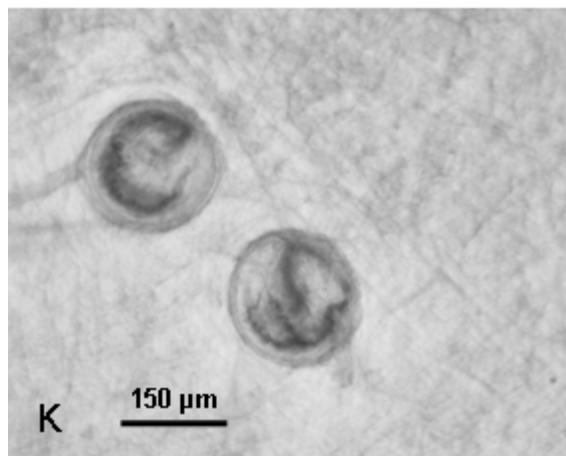


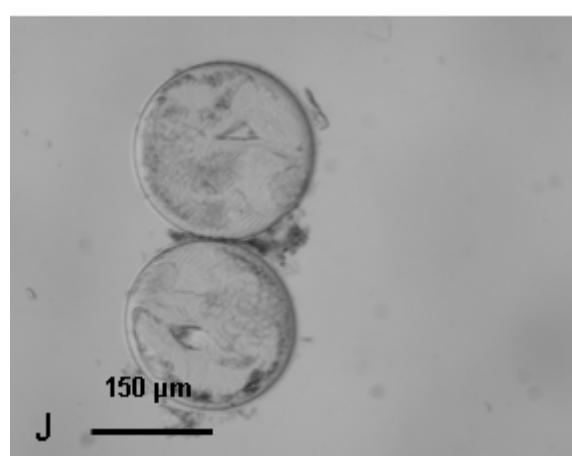
Figure 3.4 : Métacercaires de *Himasthla interrupta* dans les tissus du manteau de la coque

- *Himasthla quissetensis* Miller et Northup, 1926 et *Himasthla continua* (Figure 3.5)

Les métacercaires des deux espèces ont la même taille (150–210 µm). La différenciation entre les deux espèces se situe au niveau du nombre d'épines céphaliques. *Himasthla quissetensis* possède 31 épines et *Himasthla continua*, 29 épines.



A



B

Figure 3.5 : Métacercaires (A) de *Himasthla quissetensis* dans les tissus du pied de la coque, (B) métacercaires de *Himasthla continua* isolés des tissus.

- *Curtuteria arguinae* Desclaux, Russel-Pinto, de Montaudouin et Bachelet, 2006 (Figure 3.6)

Le diamètre des métacercaires est compris entre 140–160 µm. Les métacercaires, non sphériques, sont localisées au niveau de la partie fine du manteau gris et dans la partie

proximale du pied. Les vésicules excrétoires sont sombres à travers tout le kyste. La couronne compte 33 épines.

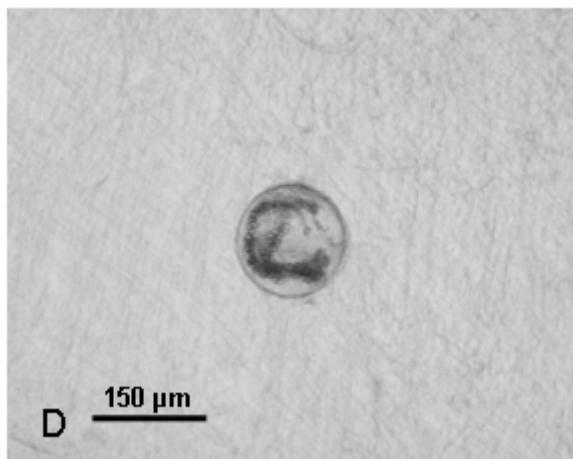


Figure 3.6 : Métacercaire de *Curtuteria arguinae* dans les tissus du pied de la coque

II.2.3 La famille des *Psilostomidae*

- *Psilostomum brevicolle* Creplin, 1829 (Figure 3.7)

Les métacercaires se présentent sous formes sphériques très sombres de diamètre 200–250 µm. Elles se localisent généralement dans la glande digestive. Le premier hôte est *Hydrobia ulvae*, et l'hôte définitif est un oiseau. Les bivalves sont deuxièmes hôtes (Figure 3.7)

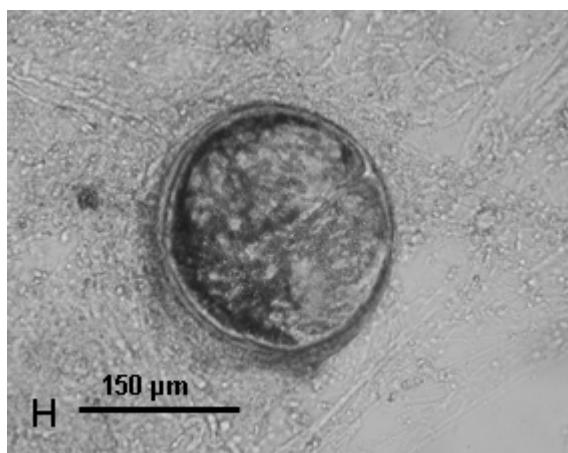


Figure 3.7 : Métacercaire de *Psilostomum brevicolle* dans la glande digestive de la coque.

II.2.4 La famille des Zoogonidae Odhner, 1902

- *Diphtherostomum brusinae* Stossich, 1889 (Figure 3.8)

De diamètre de 140 µm, la métacercaire est transparente montrant un point sombre dû à la concentration des vésicules excrétoires. La métacercaire se localise généralement dans les palpes. Son premier hôte est *Nassarius reticulatus*. L'hôte final est un poisson qui peut être du genre *Blennius*, *Sargus* ou *Syphodus oblongus*.

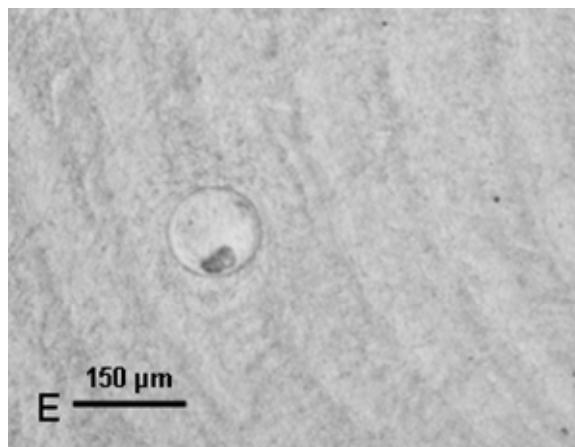


Figure 3.8 : Métacercaire de *Diphtherostomum brusinae* dans les tissus des palpes de la coque

II.2.5 La famille des Bucephalidae Poche, 1907

- *Bucephalus minimus* Stossich, 1887 (Figure 3.9)

Bucephalus minimus (anciennement *Labratrema minimus* et *Bucephalus haimeanus*) a de longs sporocystes ramifiés qui se développent au niveau de la glande digestive et des gonades. Les cercaires sont caractérisées par une queue formée d'un pédoncule central avec un organe adhésif duquel partent deux longs filaments.

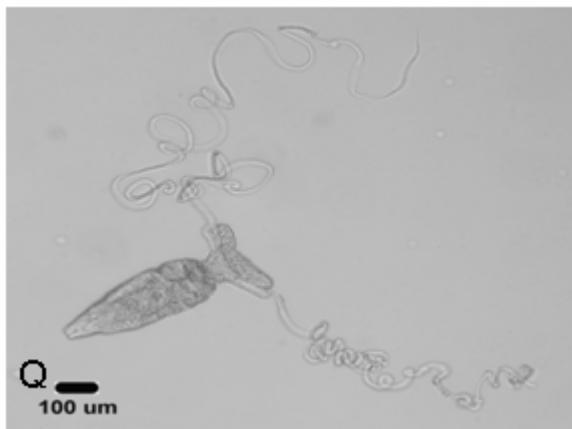


Figure 3.9 : Cercaire libre de *Bucephalus minimus*

II.2.6 La famille des *Monorchiidae*

- *Monorchis parvus* Looss, 1902 (Figure 3.10)

Les cercaires sont de forme sphérique, légèrement aplatis dorso-ventralement, avec une queue simple. Les sporocystes sont en forme de poche allongée de taille comprise entre 183 et 298 µm. Les métacercaires et les cercaires se développent au niveau des sporocystes qui se localisent dans la glande digestive et la gonade. La coque est en même temps le premier et le deuxième hôte intermédiaire. Ce dernier peut aussi être un poisson Téléostéen qui peut être aussi l'hôte définitif.

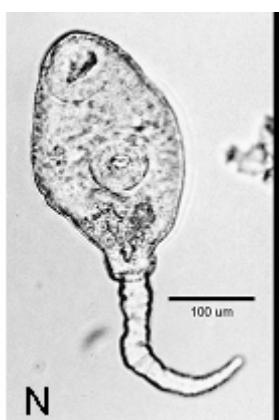


Figure 3.10 : Cercaire libre de *Monorchis parvus*

La place de la coque dans les différents cycles a été rappelée dans la Figure 3.11.

II.3 Analyse des données

Seules les données concernant les deux cohortes 2005 et 2006 ont été analysées. La cohorte 2005 a été divisée en deux classes d’âge : les ‘juvéniles’ (moins de 1 an) et les ‘adultes’ (plus d’une année). Pour la cohorte 2006, seuls les juvéniles étaient disponibles. La richesse spécifique des parasites totaux et des métacercaires des trématodes et l’intensité des métacercaires ont été comparées entre les sites pour la même classe d’âge par le test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

La communauté parasitaire des deux sites a été étudiée par une analyse de proximité MDS (non-parametric Multi-Dimensional Scaling) et la procédure ANOSIM d’analyse non-paramétrique des similitudes (Primer software, Clarke et Gorley, 2003) basée sur l’indice de similarité de Bray-Curtis. Les intensités des parasites ont été préalablement transformées en $\log(x+1)$. Les contributions des espèces dans les similarités au sein des communautés dans chacun des sites, d’un côté, et les dissimilarités entre les communautés des deux sites, d’un autre côté, ont été analysées par la procédure SIMPER.

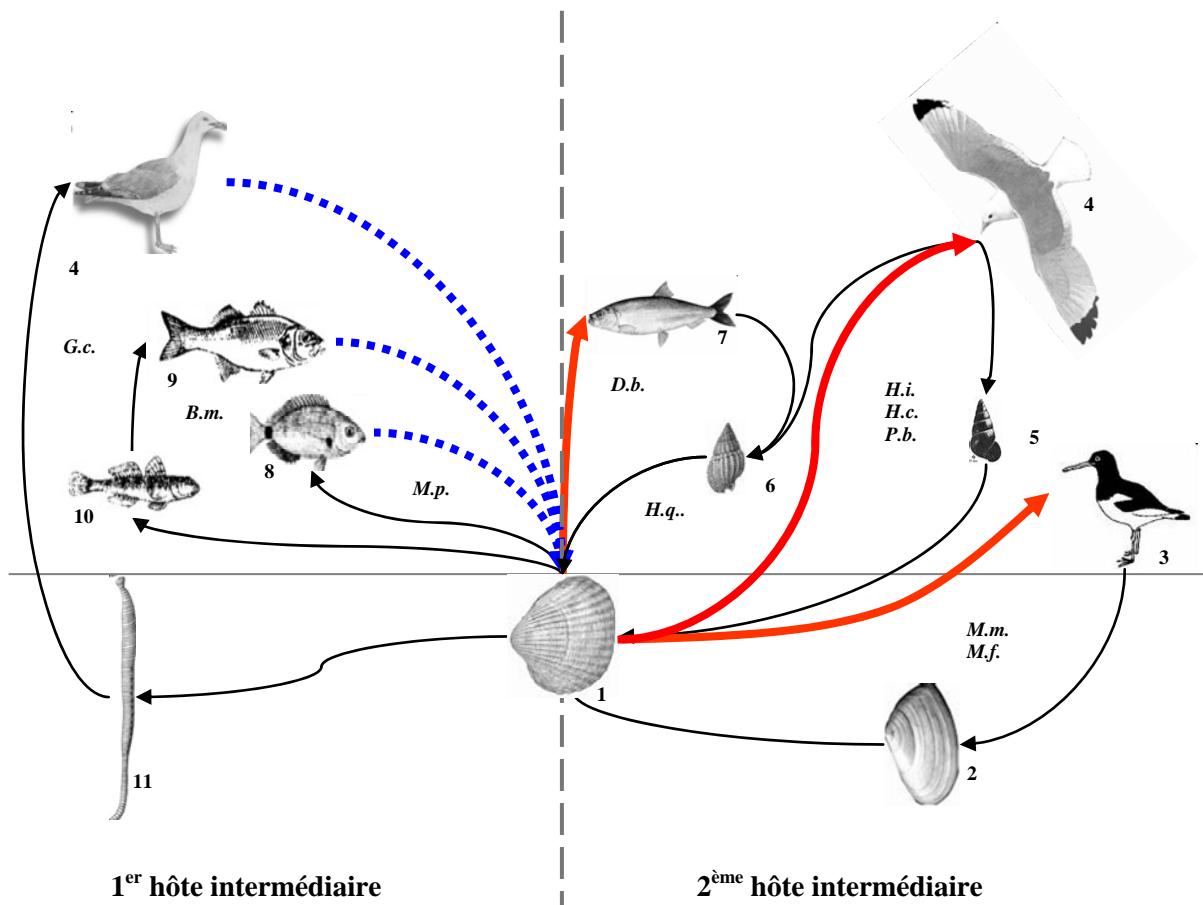


Figure 3.11 : Cycle de vie des espèces de trématodes digènes recensées dans la coque *Cerastoderma edule* en tant que premier et deuxième hôte intermédiaire. Les traits gras pointillés bleus représentent l'infestation de la coque par les miracidiums issues des hôtes définitifs. Les traits gras rouges représentent la voie d'infestation des hôtes définitifs par les métacercaires dans la coque. Les traits fins en noir représentent la suite de l'évolution du cycle. Les abréviations et les chiffres sont respectivement : *H.i.* *Himastha interrupta*, *H.q.* *Himasthla quissetensis*, *H.c.* *Himasthla continua*, *P.b.* *Psilostomum brevicolle*, *M.m.* *Meiogymnophallus minutus*, *M.f.* *Meiogymnophallus fossarum*, *M.p.* *Monorchis parvus*; 1. *Cerastoderma edule*, 2. *Scrobicularia plana*, 3. *Haematopus ostralegus*, 4. Oiseaux, 5. *Hydrobia ulvae*, 6. *Nassarius reticulatus*, 7. Téléostéen, 8. Poissons, 9. *Dicentrarchus labrax*, 10. *Pomatoschistus microps*, 11. *Nereis diversicolor*

III RESULTATS

III.1 Composition spécifique

Au total, onze espèces de parasites ont été recensées à Merja Zerga (760 coques) et treize espèces à Arguin (540 coques). Les espèces appartenant aux trématodes, turbellariés et crustacés ont été identifiées dans les deux sites alors que celles appartenant aux copépodes et cestodes n'ont été trouvées qu'à Arguin (Tableau 3.2). Toutes les coques analysées ont été infestées par les parasites sauf quelques individus juvéniles de taille inférieure à 4 mm. La richesse spécifique (nombre d'espèces par hôte) et l'intensité totale moyenne des métacercaires (somme des métacercaires par hôtes infestés) augmentent avec l'âge des coques ; les adultes abritant plus d'espèces de parasites que les juvéniles dans les deux sites et pour les deux cohortes et cela aussi bien pour toutes les espèces de parasites que pour les espèces de métacercaires seules (Tableau 3.2). Le nombre d'espèces parasites par coque peut atteindre sept espèces de métacercaires de trématodes à Arguin et six à Merja Zerga, et dix pour l'ensemble des espèces recensées à Arguin et sept à Merja Zerga. Pour chaque classe d'âge suivie, la richesse spécifique totale et celle des métacercaires sont supérieures dans les coques d'Arguin (K-W, $p<0.001$) (Tableau 3.3, Figure 3.12).

Pour la cohorte 2005, l'intensité des métacercaires était plus élevée dans les coques juvéniles d'Arguin (K-W, $p<0,001$), alors que celle des adultes était plus élevée à Merja Zerga (K-W, $p<0.001$) (Tableaux 3.2 et 3.3, Figure 3.13). Pour la cohorte 2006, une tendance inverse est observée chez les juvéniles d'Arguin avec une intensité plus faible que celle notée à Merja Zerga (K-W, $p<0,001$) (Tableau 2, Figure 3.13).

Les communautés parasitaires des coques de la cohorte 2005 montrent des différences significatives entre Merja Zerga et Arcachon (Effet site) (ANOSIM à deux facteurs entre sites : $R=0,79$ et $p<0,01$), d'une part, et dans une moindre mesure entre les juvéniles et les adultes (effet âge) (ANOSIM à deux facteurs entre âges : $R=0,29$ et $p<0,01$) (Figure 3.14). Dans les deux sites, les espèces les plus contributives dans la dissimilarité entre les juvéniles et les adultes (Simper, seuil de 50%) sont *Curtuteria arguinae* (36% à Merja Zerga et 22% à Arcachon) et *Meiogymnophallus minutus* (23% à Merja Zerga et 31% à Arcachon). Pour une même classe d'âge, les espèces *Himasthla interrupta* (32%) et *Meiogymnophallus minutus* (26%) sont les plus contributives dans la dissimilarité observée entre les juvéniles de coques

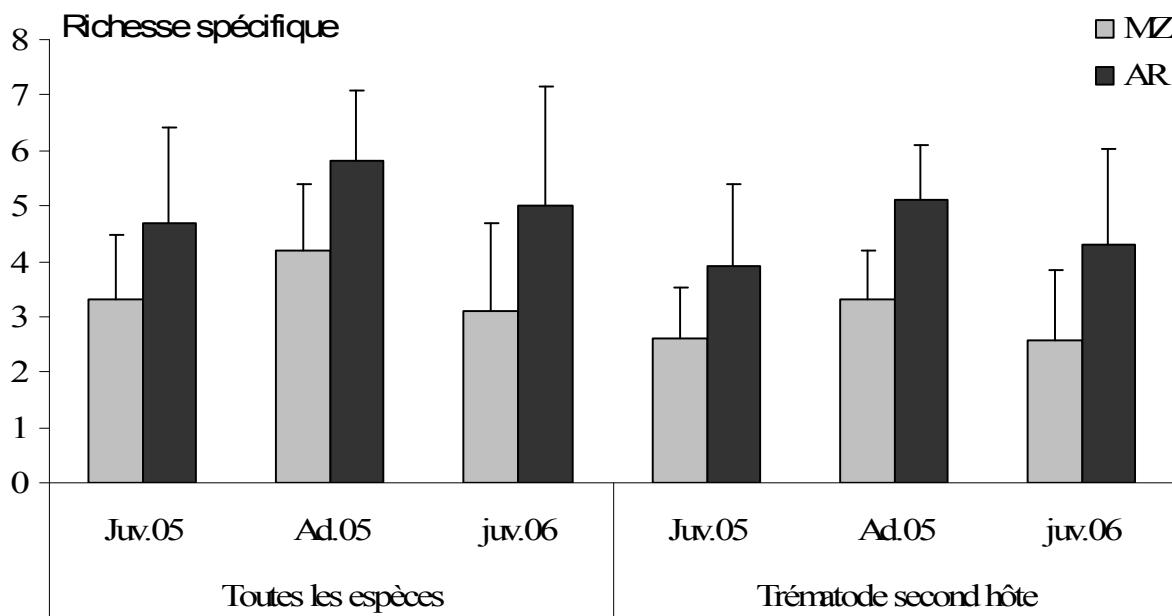


Figure 3.12 : Richesse spécifique moyenne (\pm Ecart type) des juvéniles et adultes de coques de la cohorte 2005 et de la cohorte 2006 à Merja Zerga (MZ) et à Arguin (AR). Juv.05 : Juvéniles de la cohorte 2005, Ad.05 : Adultes de la cohorte 2005, Juv.06 : Juvéniles de la cohorte 2006.

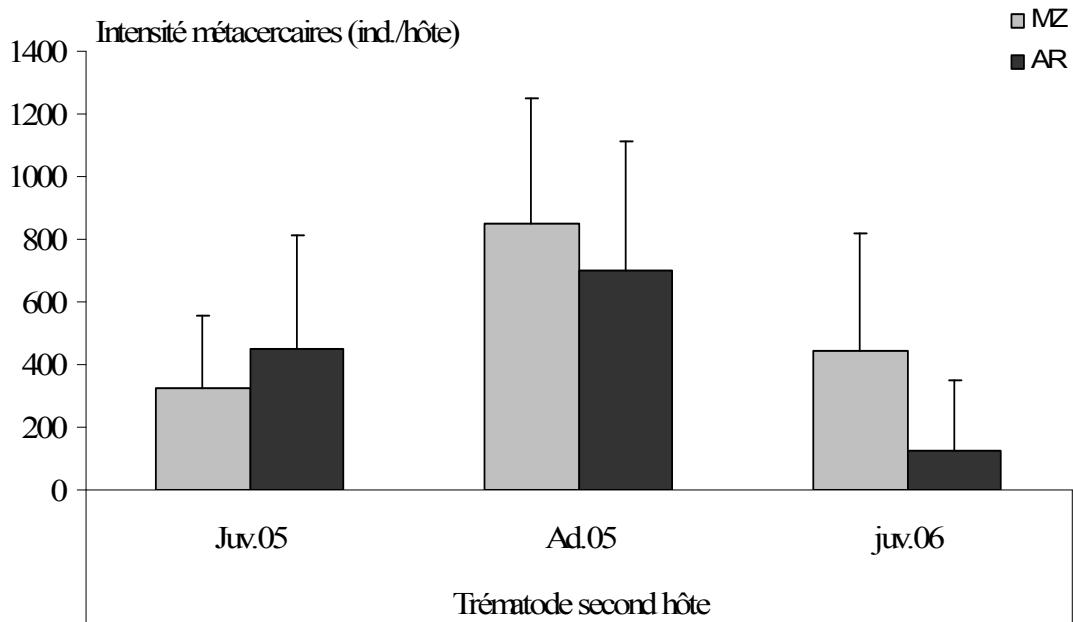


Figure 3.13: Intensité parasitaire totale moyenne (somme des métacercaires par coque infestée) (\pm Ecart type) des juvéniles et adultes de coques de la cohorte 2005 et de la cohorte 2006 à Merja Zerga (MZ) et à Arguin (AR). Juv.05 : Juvéniles de la cohorte 2005, Ad.05 : Adultes de la cohorte 2005, Juv.06 : Juvéniles de la cohorte 2006.

Tableau 3.2 : Prévalence moyenne et intensité moyenne des juvéniles et adultes de coques par cohorte. (\pm écart-type). MZ : Merja Zerga, AR : Banc d'Arguin, Int.moy : Intensité moyenne, % moy. : Prévalence moyenne.

	2005								2006			
	juvéniles				adultes				juvéniles		adultes	
	MZ	AR	MZ	AR	MZ	AR	% moy.	Int. moy.	% moy.	Int. moy.	% moy.	Int. moy.
Trematoda												
<i>Meiogymnophallus minutus</i>	93.8 \pm 20.7	295.4 \pm 188.3	84.6 \pm 35.1	401.7 \pm 270.6	99.6 \pm 1.4	799 \pm 190.5	99.1 \pm 3.0	654 \pm 158.4	91.8 \pm 23.5	431.9 \pm 279.1	80 \pm 32.3	18.6 \pm 10.3
<i>Curtuteria arguinae</i>	78.8 \pm 29.2	4.6 \pm 3.8	48.3 \pm 27.4	1.3 \pm 0.9	97.5 \pm 5.8	44.3 \pm 40.0	72.3 \pm 36.8	8.7 \pm 11.4	72.5 \pm 41.5	12.1 \pm 10.2	73 \pm 35	5.4 \pm 3.9
<i>Himasthla interrupta</i>	15 \pm 11.7	0.2 \pm 0.2	93.3 \pm 18.9	28.8 \pm 15.5	14.6 \pm 12.9	0.2 \pm 0.3	100 \pm 0	52.6 \pm 36.2	18.9 \pm 13.2	1.7 \pm 2.3	88.5 \pm 22.6	22.4 \pm 16
<i>Himasthla quissetensis</i>	21.9 \pm 20.7	0.5 \pm 0.8	75.8 \pm 16.9	4.5 \pm 4.3	69.6 \pm 19.4	2.3 \pm 1.3	81.4 \pm 13.4	3.9 \pm 2.9	53.6 \pm 34.8	2.9 \pm 2.1	78.5 \pm 29.3	4.0 \pm 2
<i>Diphtherostomum brusinae</i>	24.2 \pm 19.8	1.3 \pm 0.8	26.3 \pm 19.0	1.6 \pm 0.7	40.4 \pm 25.8	3.3 \pm 3.2	53.6 \pm 39	2.4 \pm 1.5	17.1 \pm 20.4	1.5 \pm 1.4	38 \pm 37.7	2.5 \pm 1.8
<i>Psilostomum brevicolle</i>	3.8 \pm 5.8	0.5 \pm 0.5	53.3 \pm 29.5	2.0 \pm 0.9	7.1 \pm 6.2	0.9 \pm 0.7	89.5 \pm 16.2	5.0 \pm 2.9	2.9 \pm 5.1	0.3 \pm 0.5	56.0 \pm 25.9	1.8 \pm 0.7
<i>Bucephalus minimus</i>	1.2 \pm 2.2		8.6 \pm 8.4		2.1 \pm 2.6		5.0 \pm 6.0		1.1 \pm 2.9		1 \pm 3,2	
<i>Gymnophallus choledochus</i>												
<i>Monorchis parvus</i>	0.4 \pm 1.4		5 \pm 6,7		0.4 \pm 1.4		0.8 \pm 1.9					
Crustacea												
<i>Pinnotheres pisum</i>	16.2 \pm 15.2	0.8 \pm 0.5	15.0 \pm 14	0.9 \pm 0.6	57.5 \pm 25.1	1.3 \pm 0.2	32.3 \pm 19.2	1.2 \pm 0.3	27.1 \pm 26.5	0.8 \pm 0.6	23.0 \pm 14.9	0.9 \pm 0.6
Turbellaria												
<i>Paravortex cardii</i>	54.2 \pm 22.1		60.8 \pm 18.7		34.6 \pm 27.6		29.5 \pm 23.7		24.6 \pm 24.5	4	33.0 \pm 33.7	
Copepoda												
<i>Mytilicola intestinalis</i>			1.7 \pm 2.5	0.1 \pm 0.3			0.4 \pm 1.4	1.0 \pm 2.0			4.0 \pm 9.7	0.2 \pm 0.4
Cestoda												
sp.			1.7 \pm 2.5	0.3 \pm 0.5			3.6 \pm 9.2	0.2 \pm 0.4			1 \pm 3.2	0.1 \pm 0.3
	2005				Adultes				2006			
	juvéniles				MZ				juvéniles			
Prévalence moyenne totale (%)	MZ	AR	MZ	AR	MZ	AR	MZ	AR	MZ	AR	MZ	AR
Richesse spécifique moyenne	100.0	98.3	100	100.0	92,5	94,1						
Richesse spécifique moyenne	3.3 \pm 1.17	4.7 \pm 1.7	4.2 \pm 1.2	5.8 \pm 1.3	3,1 \pm 1,6	4,99 \pm 2,2						
des trématodes	2.6 \pm 0.91	3.9 \pm 1.5	3.3 \pm 0.9	5.1 \pm 1.0	2,57 \pm 1,3	4,31 \pm 1,7						
N. coques	240	240	240	130	280	170						

de Merja Zerga et Arcachon. Pour les adultes, ce sont *Himasthla interrupta* (46%) et *Curtuteria arguinae* (23%) qui sont les plus contributives.

L'effet du facteur 'site' (Merja Zerga/Arcachon) et du facteur 'cohorte' (2005/2006) a été testé uniquement pour les juvéniles. Les résultats de l'ANOSIM à deux facteurs (site et cohorte) ont montré des différences significatives entre les juvéniles de Merja Zerga et Arcachon ($R=0,53$ et $p<0,01$), d'un côté, et entre les juvéniles de la cohorte 2005 et ceux de la cohorte 2006 ($R=0,25$ et $p<0,01$) (Figure 3.15). Les différences observées entre les cohortes de 2005 et de 2006 sont tributaires essentiellement (SIMPER, seuil de 50%) des espèces *Meiogymnophallus minutus* (29%) et *Curtuteria arguinae* (23%) à Merja Zerga et des espèces *Meiogymnophallus minutus* (42%) et *Himasthla interrupta* (19%) à Arcachon.

Tableau 3.3 : Résultats du test de Kruskal-Wallis pour l'effet du site (Merja Zerga / Arguin) sur la richesse spécifique totale, sur la richesse spécifique des métacercaires et sur l'intensité des métacercaires en fonction de la classe d'âge.

	Cohorte 2005				Cohorte 2006	
	Juvéniles / site		Adultes / site		Juvéniles / site	
	H	p	H	p	H	p
Richesse spécifique totale	89,38	<0,01	91,07	<0,01	97,56	<0,01
Richesse spécifique métacercaires	156,70	<0,01	233,11	<0,01	126,20	<0,01
Intensité des métacercaires	7,62	<0,01	15,11	<0,01	97,01	<0,01

III.2 Phénologie des trématodes dominants utilisant la coque en tant que deuxième hôte intermédiaire

Dans les deux sites, l'espèce de trématodes la plus dominante est *Meiogymnophallus minutus*. En second rang et selon les sites deux espèces se distinguent : à Arguin, *Himasthla interrupta* et à Merja Zerga, *Curtuteria arguinae* (Figures 3.16 et 3.17).

Dans les deux sites, la tendance générale observée, est l'augmentation de l'intensité moyenne avec l'évolution des coques dans le temps et la taille. Toutefois, des diminutions de l'intensité des métacercaires sont ponctuellement observées (voir chapitre 4).

Cohorte 2005

Pour cette cohorte, la succession des premières infestations a été pour Arguin : *Himasthla interrupta* (longueur de la coque : 4 mm), ensuite *Curtuteria arguinae* (5 mm) et enfin *Meiogymnophallus minutus* (8 mm). Pour les coques de Merja Zerga, la succession est

la suivante : *M. minutus* (4 mm), suivi de *C. arguinae*, *H. quissetensis* et *H. interrupta* (9 mm).

L'infestation parasitaire dans la lagune de Merja Zerga montre des maxima d'intensité moyenne de métacercaires par coque, pour les deux espèces dominantes, de 799 métacercaires de *M. minutus* par coque et de 44 métacercaires de *C. arguinae* par coque.

Pour les coques de Merja Zerga, les augmentations de l'intensité moyenne des métacercaires diffèrent d'une espèce à l'autre et ne semblent pas suivre une logique saisonnière. Si globalement l'intensité d'infestation augmente avec le temps, des accélérations du taux d'infestation sont notées épisodiquement (Figure 3.16).

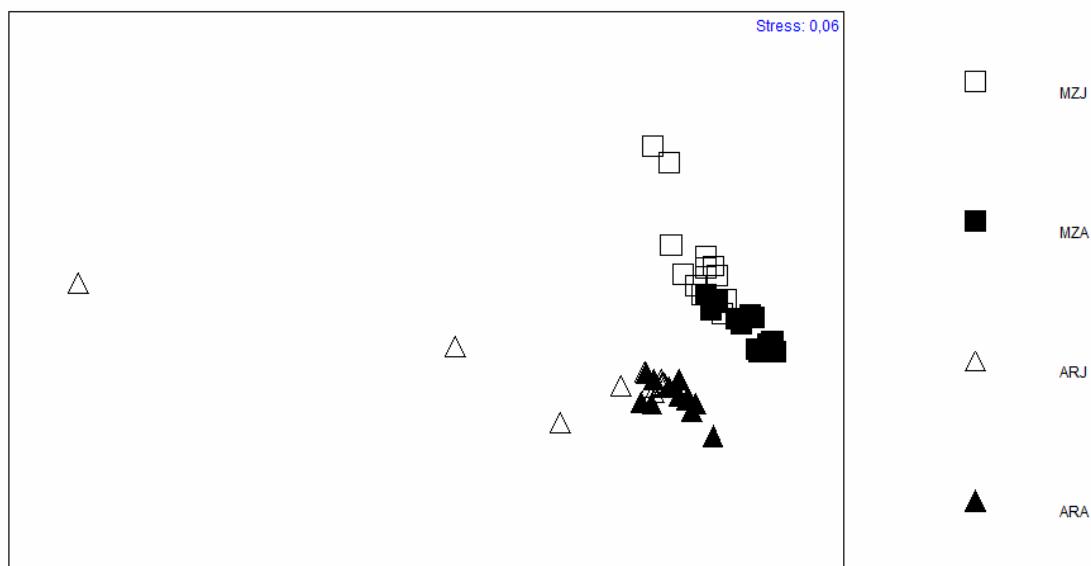


Figure 3.14 : Ordination par MDS des communautés parasitaires (métacercaires) des coques de la cohorte 2005. Chaque point correspond à un échantillon mensuel de mai 2005 à avril 2007. MZJ : juvéniles de coque de Merja Zerga, MZA : adultes de coque de Merja Zerga, ARJ : juvéniles de coque d'Arguin, ARA : adultes de coque d'Arguin.

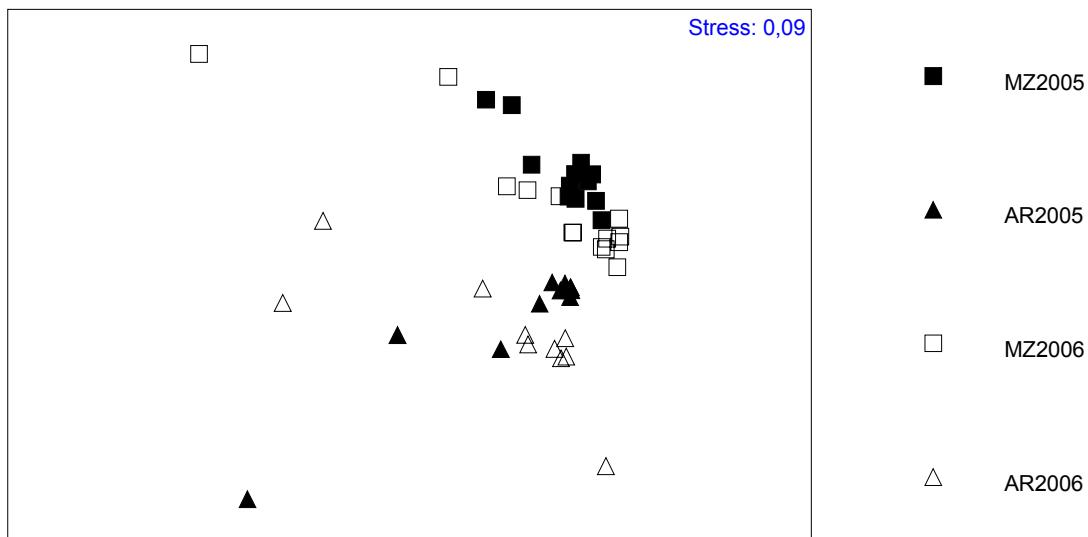


Figure 3.15 : Ordination par MDS des juvéniles de cohorte 2005 et de la cohorte 2006 à Merja Zerga et à Arguin pour les métacercaires de trématodes. Chaque point correspond à un échantillon mensuel de mai 2005 à avril 2007. AR : Arguin, MZ : Merja Zerga, 2005 : cohorte 2005, 2006 : cohorte 2006.

Pour les coques d'Arguin, après une infestation rapide le premier été, les augmentations d'intensité sont également épisodiques (Figure 3.16). *H. quissetensis* présente cependant des pics d'infestation en concordance avec le réchauffement de l'eau.

Cohorte 2006

Pour Merja Zerga, les mêmes espèces restent dominantes tandis qu'un certain équilibre règne à Arguin (Figure 3.17). On note des augmentations d'infestation dans la saison (novembre-décembre de la première année) dans les deux sites.

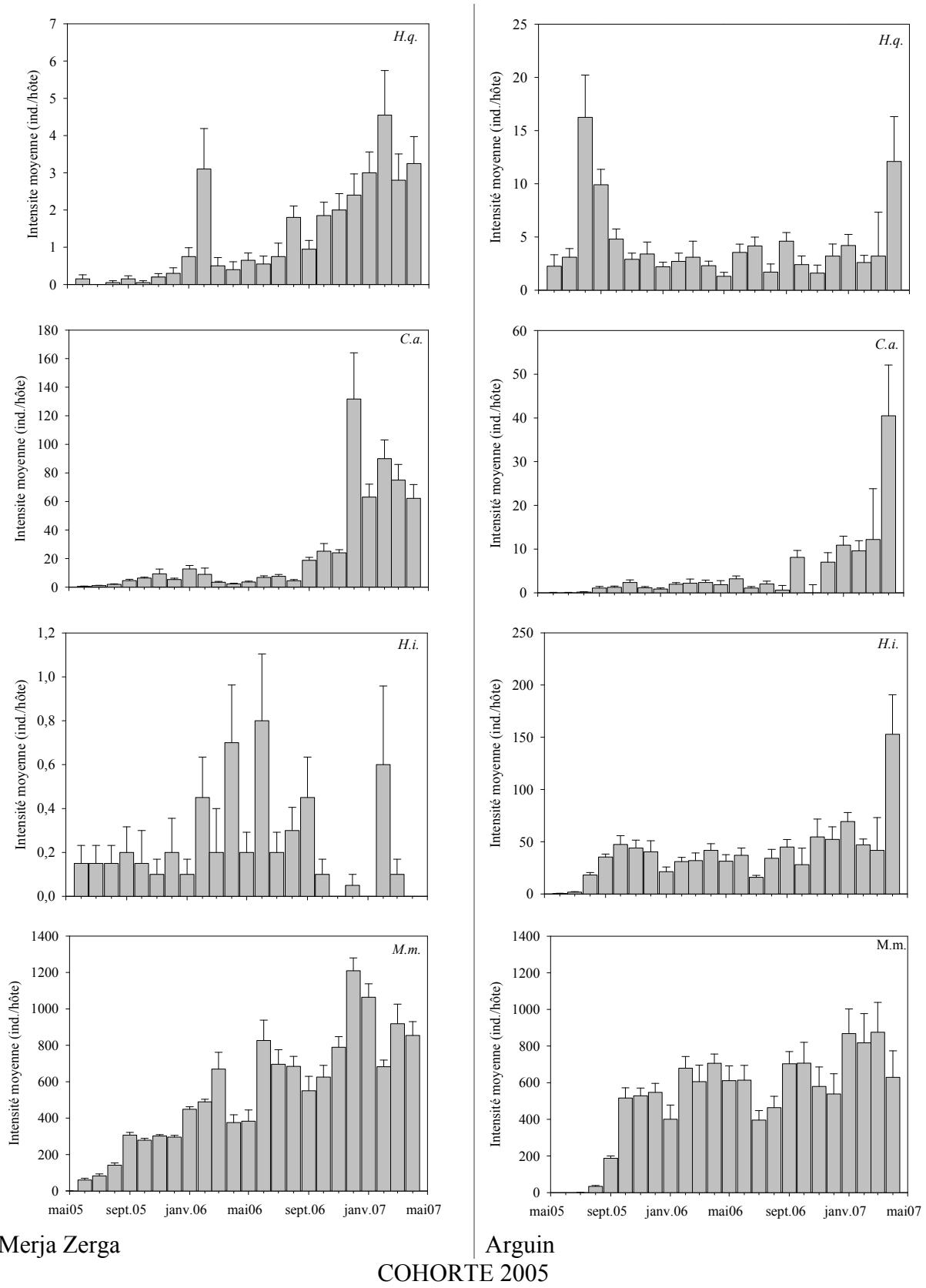


Figure 3.16 : Intensité parasitaire moyenne (nombre de métacercaires par hôte infesté) en fonction du temps pour la cohorte de coque 2005, à Merja Zerga et à Arguin.
H.q. : *Himasthla quissetensis* ; *C.a.* : *Curtuteria arguinae* ; *H.i.* : *H. interrupta* ; et *M.m.* : *Meiogymnophallus minutus*.

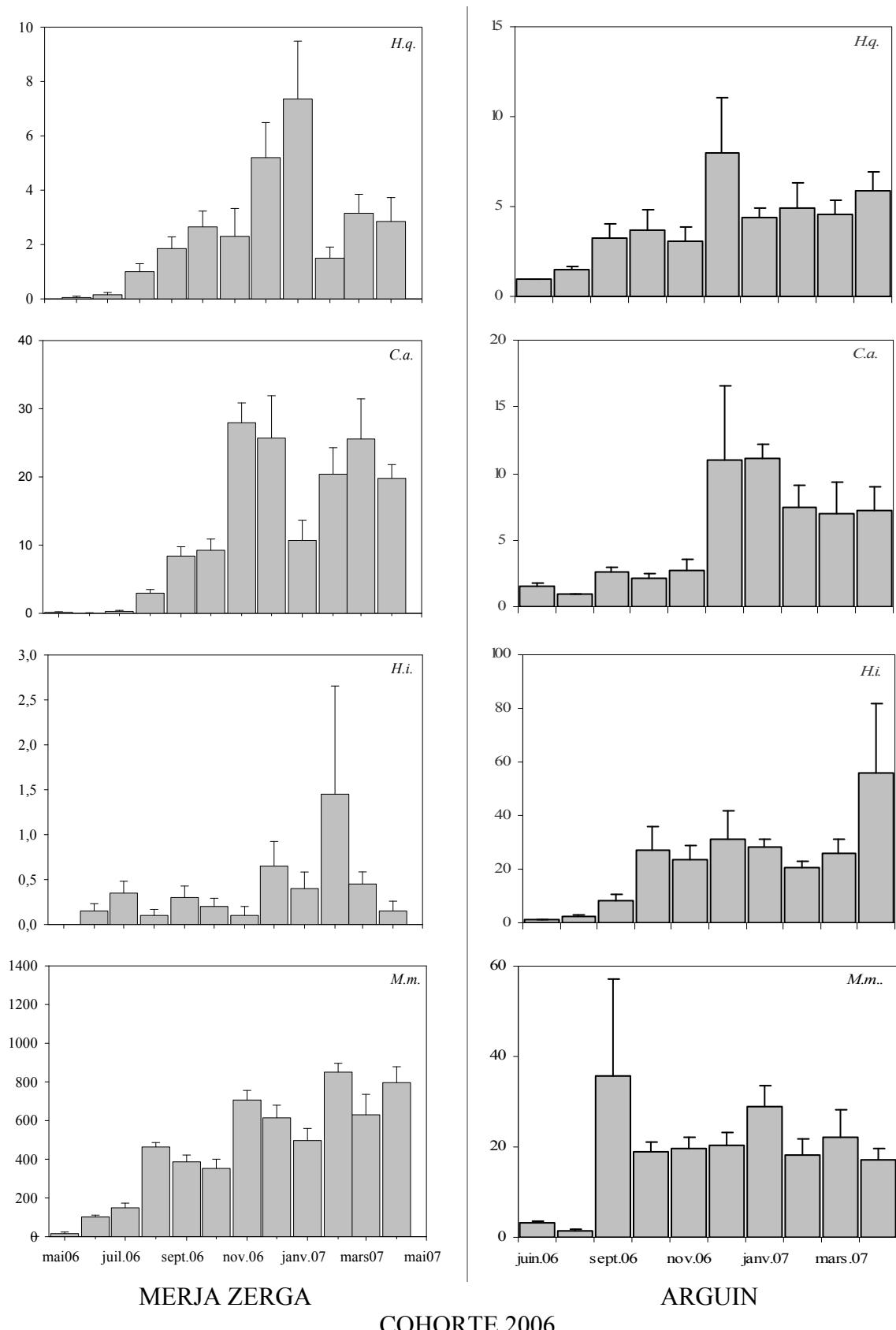


Figure 3.17 : Intensité parasitaire moyenne (nombre de métacercaires par hôte infesté) en fonction du temps pour la cohorte de coque 2006, à Merja Zerga et à Arguin.
H.q. : *Himasthla quissetensis* ; *C.a.* : *Curtuteria arguinae* ; *H.i.* : *H. interrupta* ; et *M.m.* : *Meiogymnophallus minutus*.

IV DISCUSSION

IV.1 Communauté de parasites des coques

La communauté de parasites présente dans les coques de Merja Zerga (11 espèces) et d'Arguin (13 espèces) est aussi riche que celle des autres sites situés sur la côte atlantique européenne. Treize taxons ont été recensés dans la mer des Wadden et dans la Ria de Aveiro au Portugal, respectivement par Thieltges et Reise (2006) et Russell-Pinto et al. (2006). Certaines espèces sont communes entre les différents sites mais la communauté parasitaire est différente d'un site à un autre (Tableau 3.3).

A Arguin, un nombre similaire de taxons a été retrouvé par de Montaudouin et al. (2000) et Desclaux (2003). Toutefois, la composition spécifique et la dominance des espèces de trématode ont changé avec le temps. De Montaudouin et al. (2000) avaient observé une dominance de l'espèce *H. continua*. Cette espèce avait disparu lors du suivi de Desclaux (2003) et avait été remplacée par *H. quissetensis*. Dans ce cas, l'hypothèse d'une confusion lors de l'identification de ces deux espèces a été admise (Desclaux 2003). En effet les métacercaires des deux espèces ont la même taille, avec comme seule différence anatomique visible au microscope optique le nombre d'épines céphaliques (29 pour *H. continua* et 31 pour *H. quissetensis*). Cependant *H. continua* a été à nouveau identifié en 2007, en sympatrie avec *H. quissetensis* dans les coques d'Arguin (Lanceleur 2007). La présence des premiers hôtes respectifs, *Hydrobia ulvae* et *Nassarius reticulatus*, pendant tout le suivi sur le banc d'Arguin, confirme la potentialité d'une co-infestation des coques. Pour les coques de Merja Zerga, *H. continua* a été recensé uniquement sur les coques adultes de la cohorte 2004 mais avec une prévalence (2%) et une intensité (0,3 métacercaire par coque $\pm 0,5$) très faibles.

Renicola roscovita a été observé par de Montaudouin et al. (2000) et Desclaux (2003) avec une prévalence de 50%, mais n'a pas été retrouvée lors de notre suivi à Arguin. Cette espèce semble être plus commune sur la côte atlantique nord avec des prévalences atteignant 83% dans la mer de Wadden (Thieltges et Reise 2006). En revanche au sud, elle est présente à 8,4% dans la Ria de Aveiro au Portugal (Russell-Pinto et al. 2006) et est totalement absente à Merja Zerga et sur d'autres sites de la côte atlantique marocaine (de Montaudouin et al. 2009). Cette répartition est en relation avec la distribution de son premier hôte intermédiaire, *Littorina littorea*, gastéropode commun des systèmes côtiers nord-atlantiques. Ayant le même premier hôte, *Himasthla elongata* n'a été recensée ni à Arguin ni à Merja Zerga pendant notre

suivi. Des études montrent cependant sa présence dans le Bassin d'Arcachon (de Montaudouin et al. 2000, Desclaux 2003, Lanceleur 2007).

A Arguin comme à Merja Zerga, nos résultats montrent une forte prévalence (100%) de *Meiogymnophallus minutus*. Desclaux (2003) et de Montaudouin et al (2000) mentionnent des prévalences entre 50 et 70%, et Javanshir (1999) de 9%. Dans la Ria de Aveiro, la prévalence est de 93.3% et dans la mer des Wadden, elle varie entre 1% et 80% (Thielges et al. 2006). A Arguin et pour la cohorte 2006, une diminution de l'intensité moyenne des métacercaires de ce parasite a été notée, aboutissant à la dominance de *H. interrupta*. (Tableau 3.2). *Curtuteria arguinae* est une espèce nouvellement identifiée à Arguin par Desclaux *et al.* (2006). Cette espèce infeste préférentiellement les tissus fins du manteau de la coque à Arguin, mais plutôt le pied pour les coques de Merja Zerga. Elle est plus abondante dans les coques de Merja Zerga que dans celles d'Arguin (Tableau 3.2) et est présente aussi dans la Ria de Aveiro avec une prévalence de 2,5 %. La limite nord actuelle de *Curtuteria arguinae* semble être la Bretagne (de Montaudouin et al. 2009).

Les trématodes digènes, en raison de leur cycle de vie intégrant classiquement trois espèces hôtes et de leur spécificité envers ces hôtes, sont tributaires de la répartition géographique de leurs hôtes. Les oiseaux faisant partie du cycle de vie des trématodes appartiennent le plus souvent aux limicoles, laridés et anatidés. Ces oiseaux, de par leur trait de vie (migrateurs), assurent une large dissémination des stades infestants (œuf, miracidium) des espèces de digènes associées. De plus, la répartition géographique des premiers hôtes intermédiaires, généralement des gastéropodes, limite la distribution de certaines espèces de digènes. Cela explique certainement en grande partie la différence de la répartition des espèces sur la côte atlantique. En ne prenant en compte que la période d'étude 2005-2007, les espèces parasites présentes à Arguin et à Merja Zerga ont été identiques, avec toutefois une différence nette en terme de structure des communautés (Figures 3.15 et 3.16).

IV.2 Richesse spécifique et intensité

Les coques adultes abritent plus d'espèces que les juvéniles. Ceci peut s'expliquer par le temps d'exposition qui augmente avec l'âge et le taux de filtration qui augmente avec la taille. En effet, l'infestation des coques par les cercaires des digènes se fait par inhalation par les siphons (Wegeberg *et al.* 1999). Il est donc évident que les coques adultes accumulent plus de métacercaires (en nombre et en espèces) que les juvéniles. En outre, les coques d'Arguin

montrent une richesse spécifique supérieure à celles de Merja Zerga. Ceci peut être expliqué par la taille supérieure des coques d'Arguin. En effet, les coques à Arguin atteignent une longueur moyenne de 26,7 mm pendant la première année de leur vie et 36,7 mm pendant la deuxième ; alors qu'à Merja Zerga, les coques atteignent une longueur de 21,8 mm à la fin de la première année et 28 mm en deuxième année. Le temps d'exposition des coques entre les deux sites est semblable et ne peut expliquer la différence de la richesse spécifique ou de l'intensité parasitaire. Cette intensité parasitaire des trématodes plus élevée à Merja Zerga qu'à Arguin est paradoxale puisque la densité de la population de coque à Merja Zerga (625 ind.m⁻² en moyenne) est largement supérieure à celle d'Arguin (152 ind.m⁻²). Cette différence de charge parasitaire doit donc être en relation avec des facteurs extrinsèques. La température est l'un des facteurs majeurs dans la transmission des stades larvaires de parasites. L'occurrence d'une température supérieure à 15°C à Merja Zerga toute l'année serait favorable pour des infestations continues contrairement à Arguin où en hiver la moyenne minimale est autour de 9 °C (Figure 3.18).

IV.3 Dynamique d'infestation par les trématodes à Arguin et à Merja Zerga

Une tendance à l'augmentation de l'infestation en période hiver-printemps est observée à Merja Zerga. En effet, la lagune représente l'un des sites d'hivernage les plus importants de la côte atlantique marocaine (Dakki et al. 2001). Ainsi, les épisodes d'infestation observés peuvent être en relation avec la présence des hôtes définitifs dans la lagune. Une relation positive entre la prévalence d'infestation des gastéropodes premiers hôtes intermédiaires et l'abondance des oiseaux (hôtes définitifs) (Fredensborg et al. 2006) peut aussi expliquer cette augmentation de l'infestation. À Arguin l'infestation ne montre pas une saisonnalité nette mais une augmentation est perçue entre février et avril. Cependant, Desclaux et al. (2004) avaient noté une saisonnalité de l'abondance de *H. quissetensis* avec une augmentation de l'infestation en période estivale et une diminution en période hivernale. Une relation directe avec la température optimale d'infestation de cette espèce 17°C avait été établie. Pour les trématodes utilisant la coque comme premier hôte, dans les deux sites, la prévalence a été très faible. Seul *Bucephalus minimus* présente une prévalence élevée avec 8,6% à Arguin, comparable à celles retrouvées antérieurement de 9% par Javanshir (1999) et de 5% par Desclaux (2003).

La structure des communautés de parasites dans les coques à Merja Zerga et à Arguin se rejoint en terme de richesse spécifique, de composition spécifique et de dominance

(*Meiogymnophallus minutus*), mais diffère en terme d'abondance spécifique et de dynamique d'infestation. La variabilité temporelle intrasite exigerait des suivis à plus long terme pour valider les comparaisons intersites et les relier à des différences environnementales identifiées.

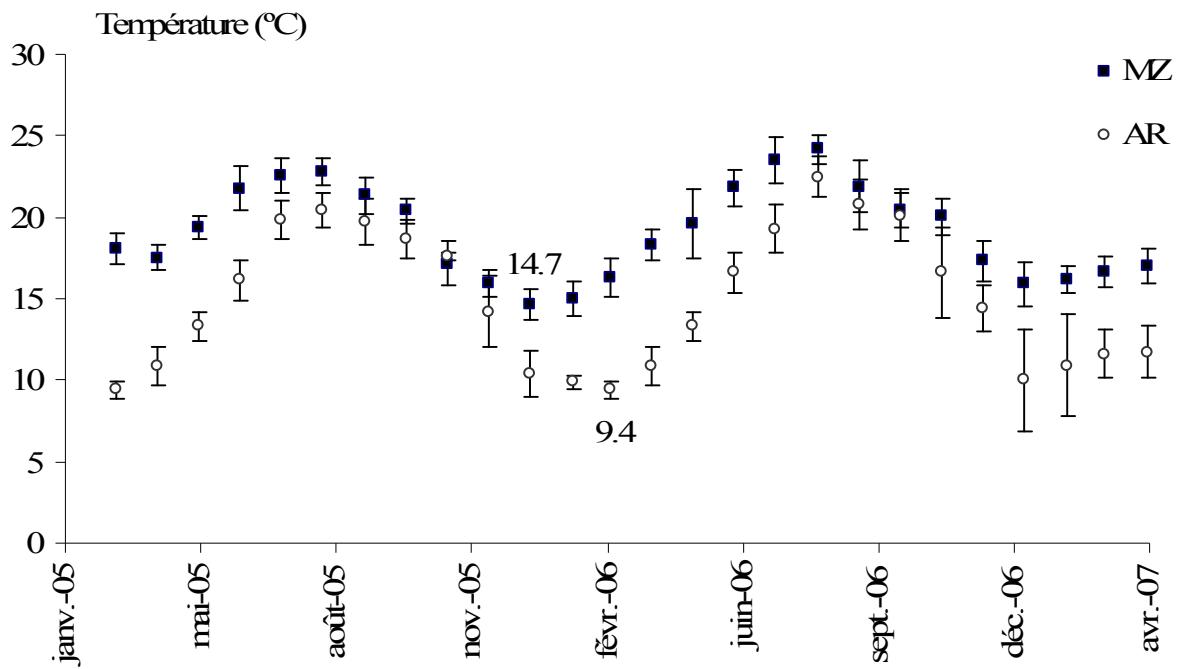


Figure 3.18 : Evolution de la température moyenne mensuelle du sédiment dans les lagunes de Merja Zerga (■) et d'Arcachon (○). Les chiffres représentent les températures moyennes basses enregistrées.

Tableau 3.4 : Composition spécifique des peuplements parasitaires de coque entre cinq stations situées à des latitudes contrastées, et comparée lors d'un programme commun (PNEC, action TAIPAMOR) visant à suivre simultanément la dynamique des systèmes parasites-coques au cours de la vie de la cohorte 2005. Les cases grisées soulignent la présence de l'espèce lors du suivi mené sur un an ; ** espèces citées dans la littérature.

	Sylt	Saint-Brieuc	Arguin	Ria de Aveiro	Merja Zerga
Taxons					
Trematoda					
<i>Meiogymnophallus minutus</i>					
<i>Meiogymnophallus fossarum</i>					**
<i>Meiogymnophallus parvus</i>					
<i>Gymnophallus gibberosus</i>					
<i>Curtuteria arguinae</i>					
<i>Himasthla interrupta</i>					
<i>Himasthla quissetensis</i>					
<i>Himasthla elongata</i>			**		
<i>Himasthla continua</i>			**		**
<i>Renicola roscovita</i>			**		
<i>Diphtherostomun brusinae</i>					
<i>Psilosiomun brevicole</i>	**				
<i>Bucephalus minimus</i>					
<i>Gymnophallus choledochus</i>					
<i>Monorchis parvus</i>					

CHAPITRE 4 : LES PARASITES TREMATODES AFFECTENT-ILS LA PRODUCTION ET L'ELIMINATION SECONDAIRE DES COQUES (*CERASTODERMA EDULE*) ?

Ce chapitre a été traité sous forme d'un article sous presse dans la revue 'Journal of the Marine Biological Association, United Kingdom' :

Gam M, de Montaudouin X & Bazairi H (sous presse) Do trematodes parasites affect cockle (*Cerastoderma edule*) secondary production and elimination ? Journal of the Marine Biological Association, United Kingdom.

Résumé:

Les trématodes digènes sont des parasites omniprésents de la coque *Cerastoderma edule*, un bivalve commun des écosystèmes (semi-)abrités des côtes nord-est atlantiques. Ils peuvent utiliser leur hôte comme second hôte intermédiaire en restant au stade latent de métacercaire. La dynamique de population de coque et des parasites associés a été suivie pendant deux ans sur le banc d'Arguin (Bassin d'Arcachon, France) et la lagune de Merja Zerga (Maroc) à travers la cohorte de coque 2005. La croissance individuelle a été légèrement supérieure dans le Bassin d'Arcachon où la compétition intraspécifique était faible en relation avec une faible biomasse de coque (paramètres de Von Bertalanffy: $K=1,5 \text{ an}^{-1}$ sur les deux sites mais $L_\infty=31,2 \text{ mm}$ à Merja Zerga contre $38,3 \text{ mm}$ au Banc d'Arguin). La production durant la vie de la coque était deux fois plus élevée à Merja Zerga ($48,5$ contre $22,2 \text{ gPS.m}^{-2}$ à Arcachon). L'élimination a compensé la production à Merja Zerga alors que l'élimination était faible à Arcachon ($8,1 \text{ gPS.m}^{-2}$) du fait de la dynamique sédimentaire qui a concentré les coques dans l'aire d'échantillonage. P/B était similaire dans les deux sites ($2,4-2,6 \text{ an}^{-1}$) alors que E/B était plus élevé à Merja Zerga ($2,2 \text{ an}^{-1}$ contre $1,0 \text{ an}^{-1}$).

Les communautés de trématodes étaient similaires dans les deux sites en termes d'espèces et d'abondances. Pendant la vie de la cohorte de coque, trois à cinq événements se sont succédés dans le suivi de l'abondance des parasites, suggérant une mortalité parasito-dépendante. A Merja Zerga, les métacercaires des trématodes n'ont pas affecté P/B ($2,4 \text{ an}^{-1}$) mais ont accru E/B (+14%). A Arcachon, elles n'ont pas eu non plus un effet sur P/B ($2,6 \text{ yr}^{-1}$) et ont accru E/B (+20%). Le seuil d'abondance de métacercaires au-delà duquel les coques sont affectées a été plus bas à Merja Zerga, suggérant une interaction avec d'autres facteurs comme la température qui est plus élevée sur cette limite sud de distribution des coques.

Abstract

Digenean trematodes are omnipresent in the cockle *Cerastoderma edule*, a common coastal bivalve of (semi-)sheltered North-eastern Atlantic coasts. They can utilize their host as second intermediate host where they remain in a relatively latent stage as metacercariae. Cockle population dynamics and trematode parasite load were monitored for two years and in two sites, Arcachon (France) and Merja Zerga (Morocco) through 2005's cockle cohort. Individual growth was slightly higher at Arcachon than at Merja Zerga (Von Bertalanffy parameters: $K=1.5 \text{ yr}^{-1}$ in both sites but $L_\infty = 31.2 \text{ mm}$ at Merja Zerga against 38.3 mm at Arcachon). Production during cockle life was twice higher at Merja Zerga ($48.5 \text{ vs. } 22.2 \text{ gDW.m}^{-2}$ at Arcachon). Elimination compensated production at Merja Zerga while elimination was low at Arcachon (8.1 gDW.m^{-2}) due to sediment dynamics which concentrated cockles within the sampling area. P/B was similar in both sites ($2.4\text{-}2.6 \text{ yr}^{-1}$) while E/B was higher at Merja Zerga (2.2 yr^{-1} vs 1.0 yr^{-1}).

Trematode communities were similar in both sites in term of species and abundance. During cockle cohort's life, there were 3 to 5 events in the parasite abundance survey that suggested parasite-dependent mortality. At Merja Zerga, trematodes metacercariae did not affect P/B (2.4 yr^{-1}) but increased E/B (+14%). At Arcachon, they also had no effect on P/B (2.6 yr^{-1}) and increased E/B (+20%). The threshold of metacercariae abundance beyond which cockles are affected was lower for Echinostomatid trematodes at Merja Zerga, suggesting an interaction with other factors like temperature which is higher at that southern border of cockle distribution.

I INTRODUCTION

Digenean trematodes are common parasites of molluscs (Lauckner 1980, Lauckner 1983, de Montaudouin et al. 2000, Thieltges et al. 2006), especially in coastal systems where they can achieve their complex life cycle within their different potential hosts. Following digenean species, molluscs can serve as first host or second intermediate host. In their first intermediate host, these parasites reproduce asexually, generally in the gonad and the digestive gland of their host, leading at individual scale to growth perturbation (Rothschild 1941, Curtis 1995, Gorbushin 1997, Mouritsen et al. 1999, Probst & Kube 1999, Curtis et al. 2000), reproduction failure (Schulte-Oehlmann et al. 1997, Oliva et al. 1999, Krist 2001, Rice et al. 2006, Lajtner et al. 2008) and sometimes death (Curtis 1995, Jensen et al. 1996). Prevalence is generally low (<5%) (Thieltges et al. 2008) and effects at host population is not measurable (Kube et al. 2006). However, cases of episodic high prevalence begetting host mortalities are cited (Jonsson & André 1992, de Montaudouin et al. 2003, Fredensborg & Poulin, 2006; Thieltges, 2006a). Conversely, digenean parasites using molluscs as second intermediate host can display high prevalence (de Montaudouin et al. 2000, Thieltges et al. 2006, Gam et al. 2008). Their larvae remain in the tissues of their host as metacercariae. This larval stage is often considered as energically inert and cause little or no immediate physiological or behavioural responses in the adult host (Lauckner 1983). They can however impact their host when the number of metacercariae is high (Lauckner 1987a, Desclaux et al. 2004, Desclaux et al. 2006) or when the host is at the juvenile stage (Lauckner 1987b, Wegeberg & Jensen 1999). Nevertheless no study has ever tried to estimate the impact of trematode parasites on the second host bivalve population dynamics.

The most integrative parameters of population health is certainly the secondary production defined as the quantity of matter synthesized per surface and time units and the secondary elimination defined as the quantity of matter lost by the population per surface and time units (Crisp 1984). Indeed production/elimination calculation is based on the different parameters of population dynamics as individual recruitment rate, growth, and mortality.

The edible cockle *Cerastoderma edule* (L.) is one of the most common intertidal bivalves on the sandy shores and estuaries of the NE Atlantic. It ranges from the Barents Sea to the Moroccan coasts (Tebble 1966, Gam et al. 2008, de Montaudouin et al. 2009). Like other suspension feeders, cockles are parasitized mostly through their ventilatory activity

(Wegeberg et al. 1999). The aim of the present study was to calculate the production, elimination, P/B and E/B of two cockle (*Cerastoderma edule*) populations displaying different dynamics patterns through the monthly monitoring of a single cohort (2005's recruitment) and to estimate the share of metacercarial infection in eventual production drop. Anderson & Gordon (1982) and Kennedy (1984) suggested that it would be useful to study metacercarial digenetic stages in hosts to detect parasite-induced host mortality. Cockles are excellent models for digenetic/host studies because they can harbour a wide variety of species (de Montaudouin et al. 2000, Thieltges & Reise 2006) with sometimes very high parasite abundances (Gam et al. 2008, de Montaudouin et al. 2009). The difficulty is that digenetics rarely leave any scar on the host shell (Bartoli 1976), thus preventing inference of their role in host mortality events. Parasite-induced host mortality can however be estimated by monitoring either the variance to mean ratio (Anderson & Gordon 1982, Kennedy 1984) or the mean abundance or prevalence of metacercariae in host cohorts (Lester 1984, de Montaudouin et al. 2003, Desclaux et al. 2004). The decrease of these variables may result from emigration of parasitized animals, recruitment or immigration of unparasitized animals, metacercariae death of the most infected individuals in the host cohort (Anderson & Gordon 1982, Kennedy 1984, Wilson et al. 2002). A decrease of parasite abundance due to mortality can also be balanced by an infection event, and the final result will consequently be misinterpreted. It is therefore necessary to acquire a good knowledge of infection kinetics. Consequently, the study area was also chosen due to good knowledge of parasite and cockle dynamics, and environmental features. Arcachon bay (South-west of France) has been monthly monitored since 1997 and Merja Zerga (North-west Morocco) since 2005.

II MATERIALS AND METHODS

II.1 Study area

This study was conducted at Arcachon (banc d'Arguin) ($44^{\circ}35'N$, $1^{\circ}13'W$) on the SW Atlantic coast of France and at Merja Zerga ($34^{\circ}52'N$, $6^{\circ}17'W$) in the NW coast of Morocco. Banc d'Arguin is a sandy bank situated at the most oceanic part of Bassin d'Arcachon, where salinity remains high year-round (32 to 35 psu) (Robert et al. 1987). Mean surface water temperature usually fluctuates between $7^{\circ}C$ in winter and $23^{\circ}C$ in summer but surface sediment temperature can reach $-1^{\circ}C$ and $32^{\circ}C$, respectively (de Montaudouin et al. 2003). Tide is semi-diurnal with a maximum tidal range of 4.35 m. Sediment is a medium sand (grain-size median = $350 \mu m$). The cockle population was situated 1.9 m above mean low

water level. The sampling station in Merja Zerga, a shallow 37-km² lagoon, was situated also at the most oceanic part where salinity and sediment temperature annual ranges are 8-36 psu (Labbardi *et al.*, 2005) and 11-28°C (Gam *et al.* 2008), respectively. Tides were semi-diurnal and the mean tide ranges between 0.15 and 1.50 m (Gam *et al.* 2008). The grain-size median of the sediment is ca 300 µm.

II.2 Study organisms

II.2.1 Host (Cockles)

Cockles were monthly sampled at Arcachon and Merja Zerga between May 2005 and April 2007, corresponding to the 2005's cohort lifespan in both sites. At each occasion, six 0.25-m² quadrats were used to collect cockles through a 1-mm mesh sieve. Cockle individuals were counted and measured to the nearest mm shell length.

II.2.2 Parasite (Trematodes)

Each month, between 10 and 20 cockles from this cohort were dissected and trematode parasite species were identified and counted under stereomicroscope following de Montaudouin *et al.* (2009). Only digenetic parasites were studied. The parasite abundance of each trematode species was defined as the number of parasite individuals per cockle (Bush *et al.* 1997).

The same six species were found at Merja Zerga and Arcachon (Table 4.1). In both sites, *Meiogymnophallus minutus* was largely dominant (>90% of metacercariae in cockles). At Merja Zerga, the second species was *Curtuteria arguinae* when it was *Himasthla interrupta* at Arcachon. In the calculation of trematode-dependent mortality, it was decided to consider two pools of species gathered by their family status: Gymnophallid (namely *M. minutus*) and Echinostomatids (*Himasthla* spp. and *C. arguinae*), i.e. 99% of metacercariae. Indeed, due to similarity in their level of abundance and the identical ecological equivalents, the different Echinostomatid species are considered as ecological equivalents (Babirat *et al.* 2004, Leung & Poulin 2007a) and can be gathered for the present purpose.

Table 4.1: Mean abundance and mean prevalence (%) of metacercariae of digenetic trematodes of the 2005 cohort of the cockle (*Cerastoderma edule*) at Merja Zerga and Arcachon. 1st int. host: first intermediate host.

Metacercariae species	1 st int. host	Final host	Merja Zerga		Arguin	
			abundance	%	abundance	%
<i>Himasthla quissetensis</i>	<i>Nassarius</i>	bird	1.4	0.2	4.1	0.7
<i>Himasthla interrupta</i>	<i>Hydrobia</i>	bird	0.2	0.0	41.0	7.0
<i>Curtuteria arguinae</i>	?	bird?	23.7	4.1	5.1	0.9
<i>Meiogymnophallus minutus</i>	<i>Scrobicularia</i>	bird	537.1	91.9	530.5	90.7
<i>Psilostomum brevicolle</i>	<i>Hydrobia</i>	bird	0.1	0.0	3.1	0.5
<i>Diphterostomum brusinae</i>	<i>Nassarius</i>	fish	1.1	0.2	1.0	0.2
Total			584.4		584.9	

II.3 Sampling procedure

Cohorts were determined using modal progression analysis (Bhattacharya's method (Bhattacharya 1967)) subroutine (Gayanilo et al. 2005). Each representative component, with a separation index greater than 2, was assumed to be a single cohort. Cohorts were identified using Bhattacharya method on FISAT software and 2005's cohort was extracted for *a posteriori* calculations. For the next step of our analysis (effect of trematodes on cockle production/elimination), determination of growth and mortality was necessary.

Growth parameters of the von Bertalanffy function (VBGF) were estimated from growth increment data produced from linking of the means belonging to the 2005 cohort derived from the Bhattacharya analysis and the Appeldoorn method (Gayanilo et al. 2005). The VBGF was defined as:

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

where L_t is the shell length (mm) at time t , L_∞ is the theoretical asymptotic shell length (mm), K is the curvature parameter (yr^{-1}) and t_0 is the theoretical age at zero length (yr).

The estimates L_∞ and K were used to calculate the growth performance index Φ' (Pauly et Munro, 1984) using the equation:

$$\Phi' = 2 \log(L_\infty) + \log(K)$$

The mortality rate (Z , in yr^{-1}) was estimated by a length converted catch curve method (Gayanilo et al. 2005). It is expressed in the single negative exponential mortality model:

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

$$dN / dt = -Z N$$

where N_t is the number of individuals of a cohort at (relative) age t (yr), N_0 the number of individuals at (relative) age 0, and t the relative age. Z was calculated for individuals older than 6 months, *i.e.* when parasite-dependent mortality began to occur.

II.4 Production

Production P and elimination E of 2005's cockle cohort were assessed according to incremental and removal summation methods reviewed by Crisp (1984) for population with non continuous recruitment and distinguishable year classes:

$$P = \sum_{t=0}^{t=n} [(N_t + N_{t+1})/2 \times (W_{t+1} - W_t)]$$

$$E = \sum_{t=0}^{t=n} [(W_t + W_{t+1})/2 \times (N_t - N_{t+1})]$$

where N_t is the cockle abundance at time t , W_t is the mean individual flesh weight at time t and n the number of sampling occasions at different times t .

The mean biomass was calculated by:

$$B = \left[\sum_{t=1}^{t=n} (N_t \times W_t) \right] / n$$

Size-mass relationship between shell length and meat dry weight ($\log_{10}W = a\log_{10}L + b$) was monthly estimated at Merja Zerga during one year. At Arcachon, we used equations previously established by Madani (1989) in the same area (Table 4.2).

Table 4.2: Parameters of the length (L in mm) – weight (W in g) relationship of cockles *Cerastoderma edule* from Merja Zerga and Arcachon: $\log_{10}(W) = a \log_{10}(L) + b$. r²: determination coefficient; N: number of analyzed cockles. Arcachon data adapted from Madani (1989).

Month	Merja Zerga				Arcachon			
	a	b	r ²	N	a	b	r ²	N
January	3.3869	-5.7434	0.84	40	2.9021	-4.9925	0.94	30
February	3.4877	-5.9632	0.91	40	2.6091	-4.6987	0.52	30
March	2.4331	-4.4435	0.76	40	2.4743	-4.3117	0.93	37
April	2.7290	-4.6975	0.98	38	2.4477	-4.2930	0.85	40
May	2.5400	-45112	0.97	37	2.5843	-4.5167	0.70	40
June	1.4567	-2.9869	0.83	33	2.6370	-4.6717	0.72	33
July	2.7557	-4.5432	0.98	40	2.5049	-4.4811	0.73	30
August	2.7856	-4.8222	0.94	37	3.1883	-5.3929	0.87	37
September	3.2876	-5.4282	0.96	39	2.9141	-4.9593	0.88	30
October	2.8876	-5.0566	0.96	40	3.1677	-5.4208	0.95	30
November	3.7340	-6.1240	0.95	38	2.7861	-4.7104	0.95	30
December	3.5379	-5.8228	0.84	40	2.9616	-5.0087	0.98	30

II.5 Influence of parasites on cockle production and elimination

To calculate the role of parasite in the cockle production *P* and elimination *E*, cockle mortality due to parasites was assessed using Desclaux et al. (2004) method. Assuming that, in a cohort, the decrease of parasite abundance resulted from the mortality of the most infected cockles, we estimated the number of cockles that should have disappeared. Significant decrease between two or more consecutive months were identified for each trematode family (Gymnophallids and Echinostomatids) using Mann-Whitney *U*-test (Statistica 6.0 software). This non-parametric test was preferred to 1-way anova because of strong variance heterogeneity (Sokal & Rohlf 1981). For these dates, a matrix was constructed with the parasite abundance of each cockle. The mean parasite abundance before decline was calculated. Then the cockle with the highest parasite abundance was taken off, simulating the death of this cockle and thus obtaining a new, lower mean parasite abundance. This was sequentially reiterated until the infection abundance calculation reached the value of the following month. Cockles that were theoretically re-introduced in the population were constrained with the growth (*K*, *L*_∞) and the mortality (*Z*) parameters of the natural cohort during the following months until cohort death. It was consequently possible to build a new theoretical data base of what would have been the evolution of the 2005's cohort without

parasite-dependent mortality. With this database, production and elimination calculation was reiterated as previously described.

III RESULTS

III.1 Dynamics and production of 2005's cohort

At Merja Zerga, recruitment (in the sieve) started in March but the peak was in May with 475 ind.m^{-2} (Figure 4.1). The abundance remained high until July 2006 (around 450 ind.m^{-2}). A sudden decrease occurred in August and abundance remained below 100 ind.m^{-2} until April 2007 when the cohort disappeared. The average mortality rate Z (see materials and methods for concerned period) was 3.68 yr^{-1} ($\text{SD} = 0.29 \text{ yr}^{-1}$). VBGF parameters were $K = 1.5 \text{ yr}^{-1}$ ($\text{SE} = 0.5 \text{ yr}^{-1}$) and $L_\infty = 31.2 \text{ mm}$ ($\text{SE} = 2.9 \text{ mm}$) (Figure 4.2). Production and elimination during the life of the cohort were similar (48.5 and 45.0 gDW.m^{-2} , respectively), and P/B and E/B were 2.4 and 2.2 yr^{-1} , respectively (Tabl. 4.3).

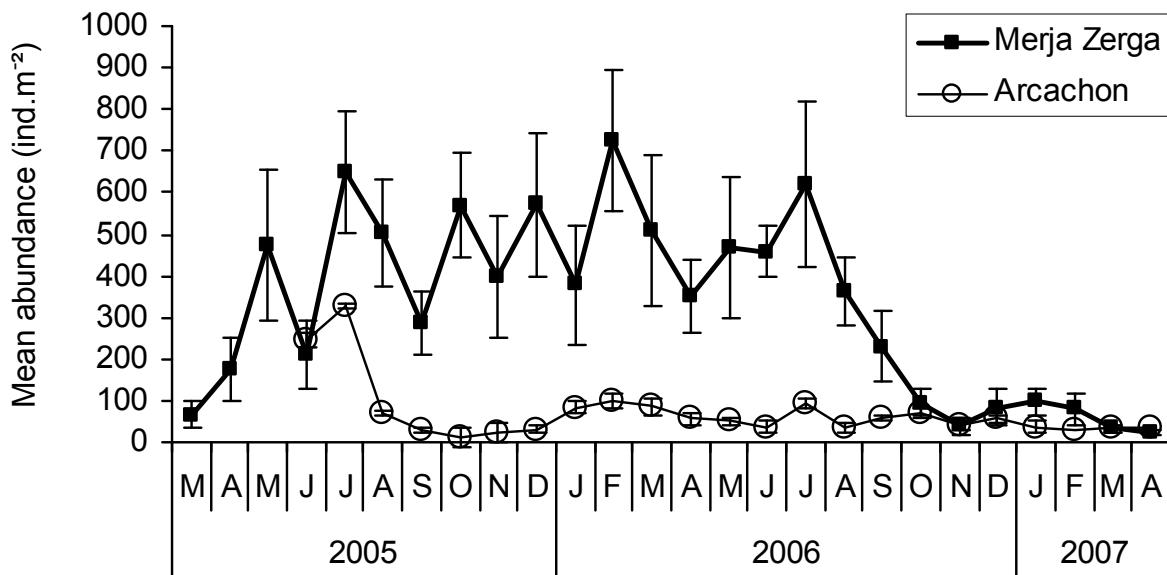


Figure 4.1: Cockle (*Cerastoderma edule*) abundance (ind.m^{-2} , $\pm 1 \text{ SE}$) of the 2005 cohort at Merja Zerga and Arcachon.

At Arcachon, recruitment (in the sieve) started later than at Merja Zerga (June instead of March) and with a lower peak abundance of 326 ind.m^{-2} in July (Figure 4.1). The decrease of the abundance was important during the two following months. The average mortality rate Z was 2.67 yr^{-1} ($\text{SD} = 0.22 \text{ yr}^{-1}$). VBGF parameters were $K = 1.5 \text{ yr}^{-1}$ ($\text{SE} = 0.4 \text{ yr}^{-1}$) and $L_\infty =$

38.3 mm (SE = 4.6 mm) (Figure 4.2). Production and elimination during the life of the cohort were 22.2 gDW.m⁻² and 8.1 gDW.m⁻², and P/B and E/B were 2.6 and 1.0 yr⁻¹, respectively (Tabl. 4.3).

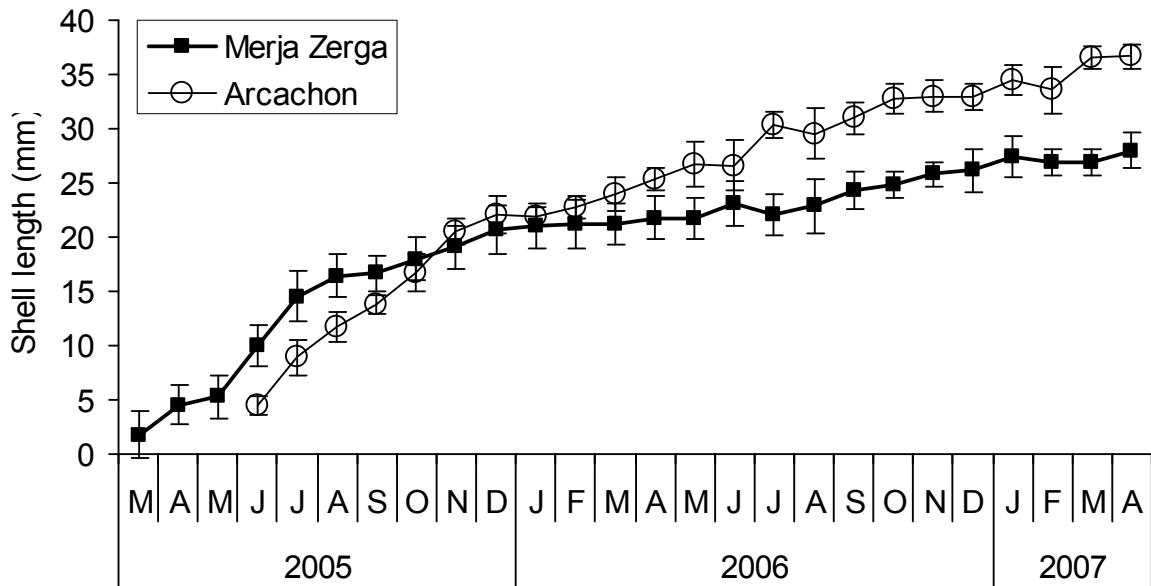


Figure 4.2: Growth curves of cockles (*Cerastoderma edule*) (shell length (L) in mm, SD) from the 2005 cohort at Merja Zerga and Arcachon. Merja Zerga: $L(t)=31.17x(1-e^{1.50t})$, L in mm, t in yr (growth performance: $\Phi'=3.16$). Arcachon: $L(t)=38.31x(1-e^{1.48t})$, L in mm, t in yr (growth performance: $\Phi'=3.33$)

Table 4.3: Mean annual biomass (B, g dry weight.m⁻²), production (P, gDW.m⁻².yr⁻¹), elimination (E, gDW.m⁻².yr⁻¹) and productivity (P/B, E/B, yr⁻¹) of the 2005 cohort of the cockle (*Cerastoderma edule*) at Merja Zerga and Arcachon, from the population data set with and without effect of parasites (Remark: when considering that population dynamics parameters are constant over the years, the unit of the production/elimination can be in gDW.m⁻².cohort-1 or in gDW.m⁻².yr⁻¹).

	With parasite					Without parasite				
	B	P	P/B	E	E/B	B	P	P/B	E	E/B
Merja Zerga	20.6	48.5	2.4	45.0	2.2	31.4	74.9	2.4	60.3	1.9
Arcachon	8.5	22.2	2.6	8.1	1.0	12.9	33.8	2.6	10.4	0.8

III.2 Trematode infestation in cockles

At Merja Zerga, the Gymnophallid infection regularly increased with time to reach ca 1200 metacercariae per cockle (MPC) after 1.5 yr. However, there were three significant

($p<0.05$) decreases of MPC between consecutive months: March (669.4 MPC, SE = 92.3 MPC) /April 2006 (375.9 MPC, SE = 42.7 MPC), June (827.0 MPC, SE = 111.3 MPC)/September 2006 (550.5 MPC, SE = 79.4 MPC), December 2006 (1209.8 MPC, SE = 70.1 MPC)/February 2007 (682.4 MPC, SE = 36.5 MPC) (Fig. 4.3A). For Echinostomatids, the level of infection was lower (< 100 MPC) and there were also three episodes of parasite decreases ($p<0.05$) in February (12.5 MPC, SE = 4.5 MPC) /March 2006 (4.2 MPC, SE = 0.6 MPC), December 2006 (99.2 MPC, SE = 7.3 MPC)/January 2007 (66.1 MPC, SE = 9.1 MPC), February (95.2 MPC, SE = 13.7 MPC)/April 2007 (60.7 MPC, SE = 9.9 MPC) (Fig. 4.3B).

At Arcachon, levels of infection were similar to what was observed in Merja Zerga. There were two significant ($p<0.05$) decreases of Gymnophallid metacercariae abundance between consecutive months: December 2005 (547 MPC, SE = 78.3MPC) /January 2006 (401 MPC, SE = 76 MPC), June (614 MPC, SE = 92 MPC)/July 2006 (396 MPC, SE = 61 MPC) (Fig. 4.4A). For Echinostomatids, there were two episodes of parasite decreases ($p<0.05$) in June (44 MPC, SE = 7 MPC) /July 2006 (21 MPC, SE = 2 MPC), and January (85 MPC, SE = 10 MPC)/February 2007 (59 MPC, SE = 5 MPC) (Figure 4.4B).

III.3 Effect of trematodes on cockle production - elimination

The impact of metacercariae on cockle production and elimination at Merja Zerga were -35 and -25%, respectively (Table 4.3). Effect of parasites on P/B was null in both sites but reached 14% for E/B (2.2 yr^{-1} with parasites and 1.9 yr^{-1} without parasites).

At Arcachon, the impact on production was higher than at Merja Zerga when cockles are parasitized (-34 %) and similar for elimination (-22 % vs. -25% at Merja Zerga) (Tabl. 4.3). Effect on P/B was null and reached 20% for E/B (1.0 yr^{-1} with parasites and 0.8 yr^{-1} without parasites).

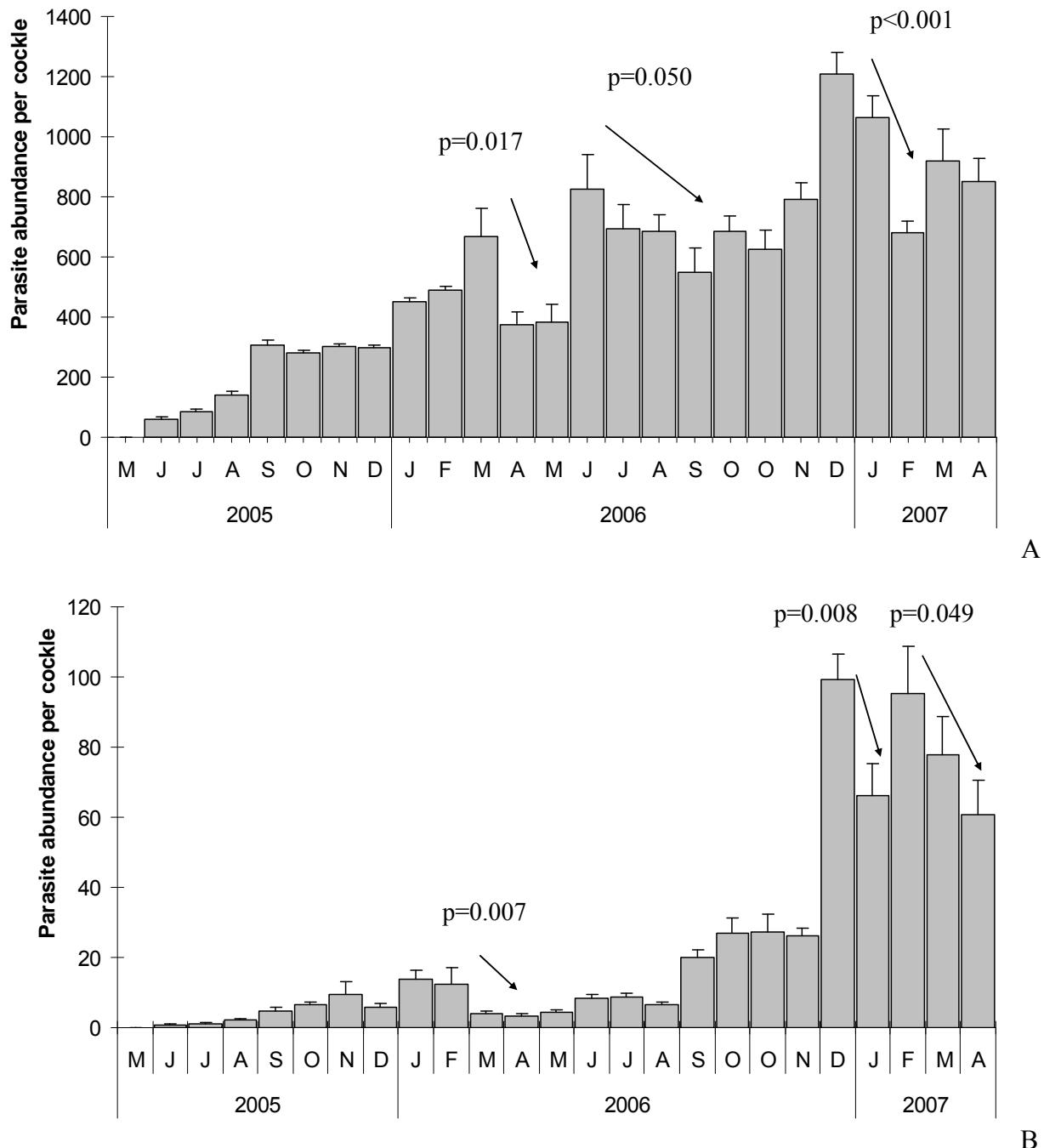


Figure 4.3: Mean abundance of Gymnophallid (A) and Echinostomatid (B) metacercariae per cockle (*Cerastoderma edule*) from Merja Zerga (+ 1 SE). The arrows indicate when the decrease between successive months is significant. *p*-value of Mann-Whitney *U*-test between the highest and the lowest values is indicated.

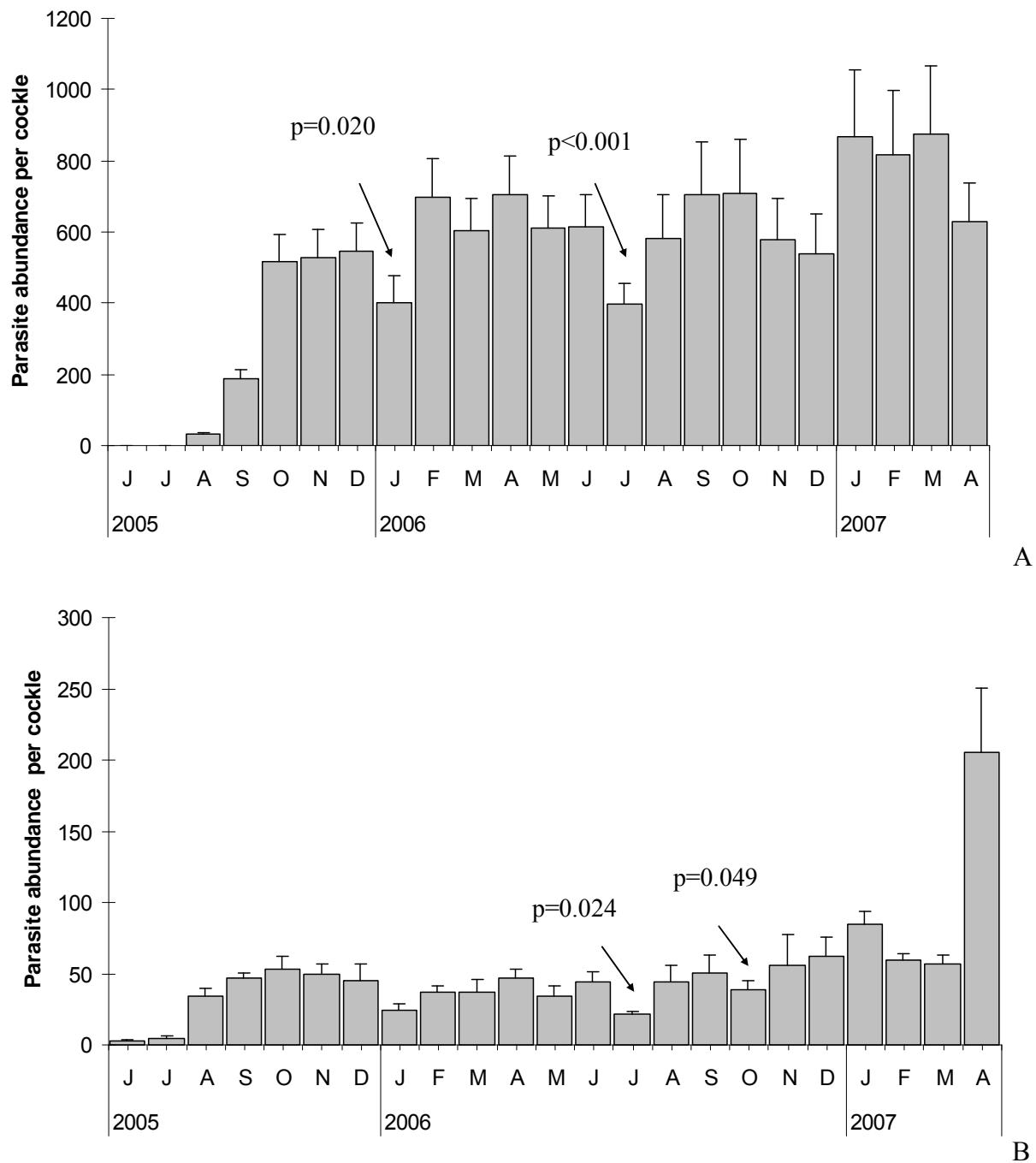


Figure 4.4: Mean abundance of Gymnophallid (A) and Echinostomatid (B) metacercariae per cockle (*Cerastoderma edule*) from Arcachon (+ 1 SE). The arrows indicate when the decrease between successive months is significant. p -value of Mann-Whitney U -test between the highest and the lowest values is indicated.

IV DISCUSSION

This study was the first attempt to evaluate the effect of trematode parasites on host-population dynamics. Results mostly depended from the postulate that the decrease of parasite abundance in a host cohort can be ascribed to the mortality of the most parasitized hosts (Anderson & Gordon 1982, Kennedy 1984, Desclaux et al. 2004). The decrease of the mean parasite abundance in a cockle *Cerastoderma edule* cohort can be due to: (1) immigration of the less heavily infected cockles or emigration of highly parasitized cockles, (2) the death of metacercariae in cockles, or (3) the death of the most heavily infected cockles. Hypothesis 1 can be excluded because of the low locomotive capacity in adult or subadult cockles (Zwarts & Wanink 1989) and the semi-sheltered habitat at both sites. Death of metacercariae could be observed for Echinostomatids because the individuals leave an empty cyst. The number of empty cysts was always very low as mentioned in a previous study (Desclaux et al. 2004). Conversely, Gymnophallid metacercariae are not encysted. However, the colour and the shape change when metacercariae fitness decrease. At Arcachon, such metamorphosis was never observed but at Merja Zerga, a significant number of metacercariae were hyperparasitized, presumably by the pathogenic sporozoan *Unikaryon legeri* (James et al. 1977, Goater 1993, Gam et al. 2008). The effect of hyperparasitized Gymnophallid metacercariae on cockles in comparison with the effect of healthy Gymnophallid metacercariae was unknown and consequently the total number of metacercariae was considered. Hypothesis 2, that decrease of the mean parasite abundance in cockles is due to the death of metacercariae, can be rejected. Therefore, hypothesis 3 is the most likely to explain the decrease in parasite abundance per cockle within a cohort. However, the method has a major inconvenient. When cockles are re-introduced in the data base to compensate parasite dependent mortality, they theoretically continue to grow and they have a mortality rate. Considering that the impact of metacercariae on bivalve growth is poorly documented and generally considered as moderate (Wegeberg & Jensen 2003, Thieltges 2006b), we decided to apply K , L_∞ and Z from the natural cockle population of each site (Arguin and Merja Zerga) to these theoretical cockles.

In both sites, Merja Zerga and Arcachon, parasite communities were similar in species and abundance. As previously observed, cockles were already heavily infected at their first autumn (Desclaux et al. 2004, 2006). Therefore the parasite pressure on the cockle population could be considered intrinsically even in both sites. For each parasite species, the level of

infection was in the average range of what could be observed elsewhere (de Montaudouin et al. 2009).

Conversely, cockle populations displayed contrasted features between sites. At Merja Zerja, cockle growth performances Φ' were slightly lower than at Arcachon Bay, 3.16 vs 3.33. Apart from the different environmental characteristics, the two-fold higher mean biomass at Merja Zerga could explain lower individual growth through intraspecific competition (Jensen 1992, 1993, de Montaudouin & Bachelet 1996). However, these values of Φ' could be considered as high compared to values found elsewhere which are comprised between 2.35 and 2.93 (Brock 1980, Sanchez-Salazar et al., 1987, Iglesias & Navarro 1990, Ramón 2003). P/B and E/B ratios were in the range of what is generally observed (Hibbert 1976, Möller & Rosenberg 1983, Ramón 2003, Beukema & Dekker 2006). It was particularly elevated at Merja Zerga due to low mortality in a high biomass context. At Arcachon, elimination was low compared to production mainly due to increase of cockle abundance in June 2006. This increase was due to sand migration that concentrated cockles within a narrower area.

P/B was not affected by parasites. Conversely, E/B was strongly increased by parasitism at both sites (14 to 20% higher in parasites condition). The parasite-dependent mortality pattern displayed similarities following sites and parasite species. For Gymnophallids in both sites, mortality events occurred at any season and when mean number of metacercariae had reached at least ca. 500 metacercariae per cockle. This parasite was already known to display very high abundances in cockles (de Montaudouin et al. 2009). Echinostomatids were also involved in mortality and usually during the winter/spring period as previously recorded (Desclaux et al. 2004). At Arcachon, parasite-mortality events occurred when mean metacercariae abundance in cockles reached 50. In the same site, previous studies showed that the threshold for mortality was similar for the Echinostomatid *Curtuteria arguinae* (Desclaux et al. 2006), but lower (ca 10) for *Himasthla quissetensis* (Desclaux et al. 2004). At Merja Zerga, the threshold was lower than at Arcachon (15 metacercariae per cockle). The vulnerability of cockles from Merja Zerga compared to Arguin was certainly due to interaction with other factors like temperature (Jensen et al. 1996), Morocco being in the southern border of *C. edule* distribution (Gam et al. 2008).

This study suggested the significant role of digenetic parasites in their second intermediate host populations, and the probable interaction with other environmental factors

(the reaction of Merja Zerga and Arcachon's populations being different for Echinostomatids). Even though the loss of productivity (E/B) remained moderate (-14 to -20 %), that was in a context of normal trematode infestation. It can be expected that the increase of E/B would be even more significant at high metacercariae infestation and of course in the case of mass infestation as first intermediate host (Jonsson & André 1992, Thieltges 2006a).

CHAPITRE 5: LES FACTEURS DE VARIABILITE DE L'INFESTATION PARASITAIRE DE LA COQUE *CERASTODERMA EDULE* DANS LA LAGUNE DE MERJA ZERGA

Ce chapitre se décompose en trois sous-chapitres qui traitent chacun d'un facteur pouvant expliquer la variabilité parasitaire au sein des coques :

- 5.1. Position intertidale vs position subtidale ;
- 5.2. Présence d'un herbier ;
- 5.3. Abondance des coques

5.1 LES PARASITES METAZOAIRES D'UNE POPULATION DE SECOND HOTE INTERMEDIAIRE DANS SA LIMITE SUD DE DISTRIBUTION: LA COQUE (*CERASTODERMA EDULE*) ET SES TREMATODES DANS UNE LAGUNE COTIERE MAROCAINE (MERJA ZERGA)

Ce chapitre a été traité sous forme d'un article publié dans la revue 'Journal of the Marine Biological Association, United Kingdom' :

Gam M, Bazaïri H, Jensen KT, de Montaudouin X (2008) Metazoan parasites in an intermediate host population near its southern border: the common cockle (*Cerastoderma edule*) and its trematodes in a Moroccan coastal lagoon (Merja Zerga). Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom, avril 2008, 88(2), 357-364

Résumé

Les communautés parasitaires de *Cerastoderma edule* ont été étudiées dans la limite sud de l'aire de répartition de l'hôte (la lagune côtière de Merja Zerga, Maroc). Au total, onze espèces métazoaires ont été trouvées dans les coques. Neuf étaient des trématodes utilisant la coque soit comme premier hôte intermédiaire (trois espèces), soit comme second hôte intermédiaire (six espèces). De plus, deux autres espèces endo- métazoaires (*Pinnotheres pisum* et *Paravortex cardii*) ont été recensées dans la lagune. Toutes les espèces trouvées dans la coque l'avaient préalablement été dans des sites au nord de l'Afrique.

Jusqu'à 10% des coques des classes de tailles étudiées servaient de premier hôte intermédiaire à des parasites castrateurs (*Gymnophallus choledochus*, *Labratrema minimus*, *Monorchis parvus*). Parmi les trématodes sous forme de métacercaires dans les coques (second hôte intermédiaire), *Meiogymnophallus minutus* était le plus répandu puisqu'il était observé dans toutes les coques de la lagune à de très fortes intensités. Différentes sous-communautés de trématodes utilisant la coque comme second hôte intermédiaire ont été identifiées (associations subtidales vs intertidales).

La richesse et la composition spécifiques de la communauté de macroparasites des coques du Maroc sont discutées en comparaison des autres observations sur les coques le long de leur aire de répartition. Les poissons et les oiseaux migrateurs (hôtes définitifs) sont généralement responsables de la dispersion à grande échelle des trématodes (dispersion latitudinale). Cependant, l'aire de distribution des hôtes intermédiaires impliqués dans les cycles parasitaires des différentes espèces de trématode dans les coques détermine la richesse et la composition spécifiques observées dans les coques des systèmes côtiers est-atlantiques.

Mots clés : *Cerastoderma edule*, trématode, lagune Merja Zerga, parasites

Abstract

The metazoan parasite community of *Cerastoderma edule* was studied in the southern geographic range of the host (the coastal lagoon Merja Zerga, Morocco). A total of 11 metazoan species was found in cockles. Nine of these were trematodes using cockles as either first intermediate host (three species) or second intermediate host (six species). In addition, two other endo-metazoan species (*Pinnotheres pisum* and *Paravortex cardii*) were recorded from cockles in the studied lagoon. All the observed metazoans in cockles from Merja Zerga have previously been recorded at sites north of Africa.

Up to 10% of the cockles in the studied size groups were first intermediate hosts to castrating parasites (*Gymnophallus choledochus*, *Labratrema minimus*, *Monorchis parvus*). Among trematodes having metacercariae in cockles (second intermediate host) *Meiogymnophallus minutus* was the most widespread as it was observed in all cockles from all the examined habitats in the lagoon and it occurred in record high intensities. Different sub-communities of the trematode fauna using cockles as second intermediate host could be identified (subtidal vs intertidal associations).

The richness and species composition of the macroparasite community in cockles from Morocco are discussed in relation to patterns seen in cockles from other sites along their geographic range. Migratory fish and waterbirds (final hosts) are generally responsible for the large scale spread (latitudinal spread) of trematodes. However, the distributional patterns of involved intermediate hosts in the life-cycles of the different trematode species in cockles are determining the richness and species composition patterns seen in cockles at shallow water sites along the East Atlantic shoreline.

Keywords: *Cerastoderma edule*, trematode, Merja Zerga lagoon, parasites

I INTRODUCTION

Digenean trematodes utilizing benthic invertebrates and fish as intermediate host and birds and fish as final hosts are widespread in marine shallow-water ecosystems where dense stocks of possible intermediate and final hosts co-occur (Thomas et al. 1997, Mouritsen & Poulin 2002, Thieltges & Reise 2007). This has been demonstrated in several studies from temperate to northern subtropical ecosystems along waterbirds migratory route. Less information is available from the southern borders of the intermediate hosts where dense flocks of waterbirds are wintering. In the ongoing discussion of the possible spread of diseases and parasites in marine hosts following climate change (Kutz et al. 2005, Poulin & Mouritsen 2006) knowledge of the occurrence and dynamics of pathogens and parasites along their hosts geographic range could be useful for predicting future scenarios for the role of parasites to marine host populations.

The common cockle *Cerastoderma edule* and its trematode fauna is a convenient model system for studying the importance of parasites to marine intermediate hosts along a latitudinal gradient (climate gradient) as cockles occur in dense stocks along many waterbirds East-Atlantic flyway from boreal areas (Scandinavia) to southern subtropical ecosystems (Northwestern Africa). A rich and diversified helminth fauna in cockles has been reported from many sites along the European Atlantic shoreline (Desclaux 2003, Russell-Pinto et al. 2006, Thieltges et al. 2006). Preliminary data have indicated dense stocks of cockles in the Merja Zerga coastal lagoon in Morocco, where several migratory birds congregate during winter (Bazaïri et al. 2003). To provide knowledge of the parasite community in cockles from its more southern distributional area, we collected cockles from its type habitats in the Merja Zerga lagoon. Cockle individual's load of trematodes was identified and counted, and trematode communities within cockles from the different type sites were compared. Possible factors contributing to the observed diversity and intensity patterns of the trematodes are discussed.

II MATERIALS AND METHODS

II.1 Study area

Merja Zerga is a semi enclosed coastal lagoon located on the northern Moroccan Atlantic coast ($34^{\circ} 47'N$ - $34^{\circ} 52'N$, $6^{\circ} 13'W$ - $6^{\circ} 18'W$ (Figure 5.1). The lagoon is an international important biological reserve due to its avifauna. The lagoon is also important to many exploited fish and shellfish stocks (Bayed et al. 1998). Human activities include summer tourism, fishing, grazing and rush harvesting.

The surface area of the lagoon is 3730 ha (Carruesco 1989). The entrance of the lagoon is a narrow channel. Two permanent freshwater tributaries are connected to the lagoon (account for 1-2% of the turnover, Carruesco 1989). The salinity ranges between 8 and 36 psu (Labbardi et al. 2005). The annual sediment temperature within the lagoon varies between 11 and 28 °C (own recordings, 2 cm below the sediment surface). Tides are semi-diurnal and the mean tide ranges between 0.15 and 1.50 m (Carruesco 1989). The intertidal area represents a surface area of 350 ha (2150 of lower marsh and 1400 of upper marsh) whereas the subtidal area accounts for 180 ha (Qninba 1999). The water depth is generally less than 50 cm but can reach 2 m in some drainage channels at high tide (Ramdani et al. 2001).

II.2 The host and the associated metazoan species

Cockles were sampled in March 2006 both from intertidal and subtidal sites in the inner and outer part of the Merja Zerga lagoon. At the intertidal sites quantitative samples were taken during low tide by sieving sediment (mesh size: 1 mm) *in situ* from randomly placed quadrats (0.25 m^2) within the experimental plots. Additional cockles, all buried, were hand-picked from a larger area at the inner intertidal site to provide enough cockle specimens to examine for metazoan species. To provide cockles from the subtidal site a dredge (mesh size 1 mm) was pulled by man-power from the beach several times. Cockles were brought alive to our laboratory.

In the laboratory, the shell length of each cockle was measured to the nearest mm. Based on the size composition two length groups from the intertidal samples and only one size group of the subtidal cockles were selected for dissection (examination of metazoan species). For each combination of site, length group and tidal level thirty cockles were autopsied.

Cockle tissue was removed from the valves and squeezed between two glass slides. All dissections were performed under a stereomicroscope. Different reports on parasites in cockles were used for species identification (Bowers 1969, Bowers et al. 1996, Bartoli et al. 2000, Desclaux et al. 2006, Russell-Pinto et al. 2006).

II.3 Data analysis

The prevalence (% infected cockle individuals) of each metazoan parasite and mean abundance (mean number of metacercariae or metacercariae of each parasite species per host specimen) were determined for each length group of cockles from the examined sites. To compare the patterns of infections in cockles between sites and length groups we used box plots (median intensity, 25 and 75% quartiles of the number of metacercariae in infected individuals). For statistical tests see Results section.

A correspondence analysis was used to compare the different parasite infracommunities (i.e. parasite communities within an individual host). However, in order to minimize the strong between-individual variation in infection intensity, cockles were randomly pooled in groups of six individuals. Consequently, instead of thirty cockles per station, the analysis considered six cockles per station as a unit giving 5 replicates per site and length group. This analysis uses a “cockle x parasite species” matrix where the data are $\log_{10}(x_i + 1)$ -transformed (x_i = abundance of the species i). It is based on the χ^2 -distance and is recommended to avoid that co-absence of species in two sites is considered as a similarity criterion.

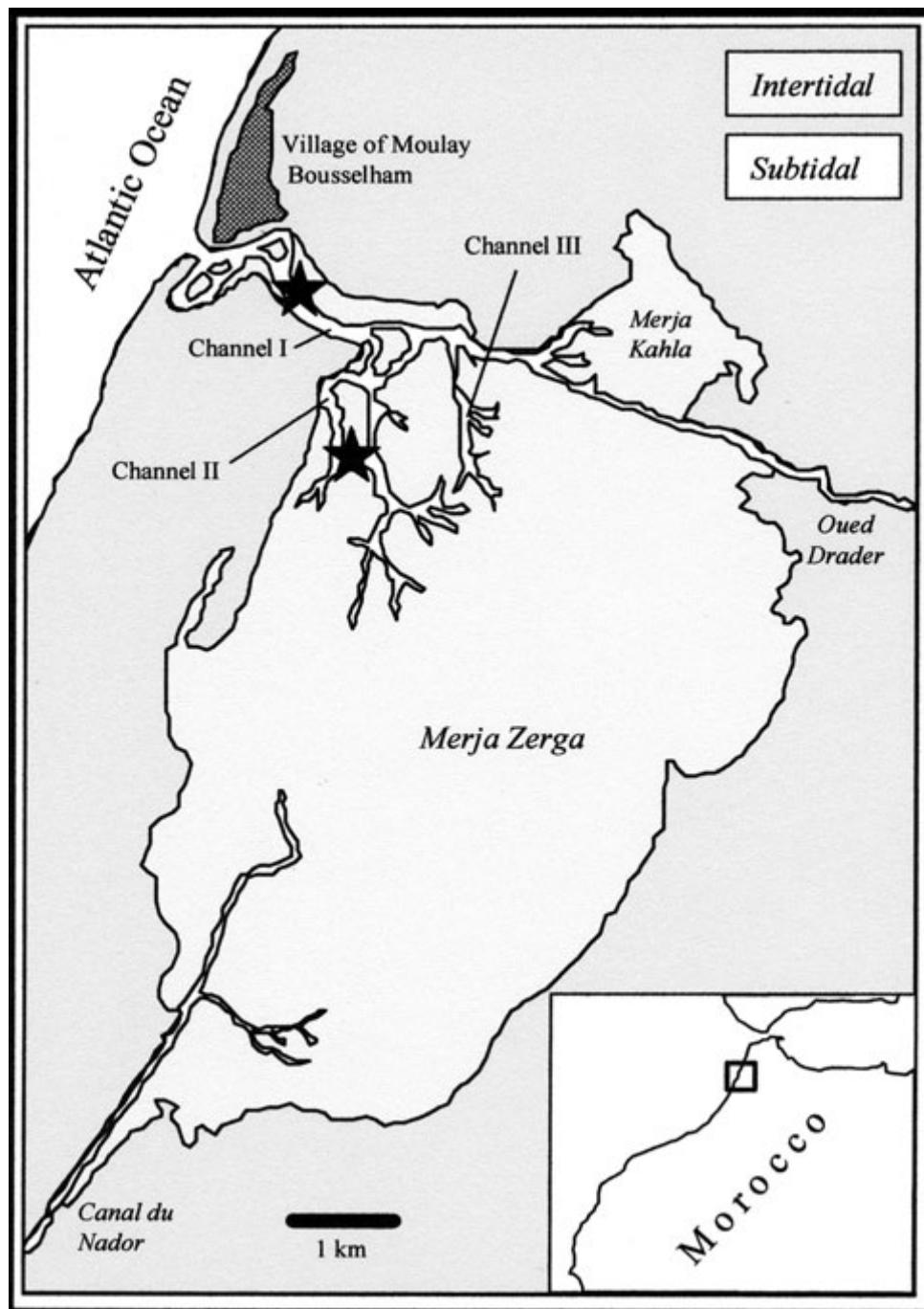


Figure 5.1: Map of Merja Zerga lagoon located near the small village Moulay Bousselham. The intertidal sampling sites are indicated (★). Subtidal specimens were collected from the nearest channels to these sites.

III RESULTS

III.1 Host distribution and density

The density of cockles was higher at the outer intertidal site ($550 \pm SD = 415$ ind m^{-2}) than at the other sites (less than 100 ind m^{-2}). Based on the shell-size composition of the cockle populations we selected two dominant length groups for examination of parasites from the intertidal sites and only one length group for each of the subtidal sites (Table 5.1). At the intertidal site in the outer lagoon, the mean shell lengths ($\pm SD$) of the examined cockles were 22 (± 2) and 27 (± 1) mm, corresponding to age group 1+ and 2+, respectively, according to our unpublished growth data from this site. In the inner lagoon, the mean lengths of the two cockle groups from the intertidal site were smaller, 17 (± 1) and 24 (± 1) mm, respectively. We do not have data on growth patterns from this site, but we assume that the two size groups again correspond to age groups 1+ and 2+. At the inner lagoon the growth rate of cockles is expected to be lower than in the outer lagoon because of less favourable environmental conditions (a slightly higher tidal level, more temperature variation, lower flux of food particles in the water). Cockles from the subtidal sites were larger (their mean lengths were 30 ± 2 and 27 ± 1 mm for the inner and outer lagoon, respectively) and we consider them as 2+ cockles.

III.2 Metazoan species in cockles

Besides one species of Turbellaria (presumably *Paravortex cardii*) and the pea crab (*Pinnotheres pisum*), nine digenetic species were found, six using the cockle as second intermediate host and three using it as first intermediate host (Table 5.1). All digenetic species were found in both the inner and outer lagoon, except *Gymnophallus choledochus* that was lacking from the inner site. The most common parasite species utilizing the cockle as second intermediate host were *Meiogymnophallus minutus*, *Curtuteria arguinae*, *Himasthla quissetensis* and *Diphterostomum brusinae* (Table 5.1, Figures 5.2 and 5.3).

Prevalence and intensity pattern in Merja Zerga

G. choledochus was only found in the large cockles from the intertidal flat in the outer area, where 7% of the cockles were infected by this species. The two other fluke species using cockles as first intermediate host – *Monorchis parvus* and *Labratrema minimus* - were recorded both in the inner and outer area in 3 to 7% of the cockles, respectively.

Table 5.1: Abundance of trematodes (mean number of metacercariae per host individual) or prevalence (% of infected hosts) in *Cerastoderma edule* from the examined study sites and size-groups in Merja Zerga (March 2006). The data from each site and size-group are based on examination of 30 cockles.

	First intermediate host	Final host	Inner area			Outer area		
			inter 1+	Inter 2+	Sub 2+	inter 1+	Inter 2+	Sub 2+
Using <i>C.edule</i> as 2.int.host:								
<i>Curtuteria arguinae</i>	?	Bird	15.5	35.0	1.6	7.2	12.8	5.9
<i>Diphterostomum brusinae</i>	<i>Nassarius</i>	Fish	0.1	0.0	0.1	1.0	1.5	9.3
<i>Himasthla interrupta</i>	<i>Hydrobia</i>	Bird	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.5
<i>Himasthla quissetensis</i>	<i>Nassarius</i>	Bird	0.5	2.3	0.1	0.8	0.2	0.6
<i>Meiogymnophallus minutus</i>	<i>Scrobicularia</i>	Bird	486.5	2016.0	742.3	620.8	502.3	163.4
<i>Psilostomum brevicolle</i>	<i>Hydrobia</i>	Bird	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0
Using <i>C.edule</i> as 1.int.host:								
<i>Gymnophallus choledochus</i> (%)	<i>Cerastoderma</i>	Bird	0	0	0	0	7	0
<i>Labratrema minimus</i> (%)	<i>Cerastoderma</i>	Fish	0	3	3	3	3	7
<i>Monorchis parvus</i> (%)	<i>Cerastoderma</i>	Fish	0	3	0	0	0	3
Other metazoans:								
<i>Paravortex cardii</i> (%)	-	-	14	10	3	14	12	17
<i>Pinnotheres pisum</i> (%)	-	-	10	13	11	20	43	70

In total, flukes using cockles as their first intermediate host infected 10% of the large size cockles in the outer area.

Flukes, that are using a host as their second intermediate host, are generally much more dispersed within the host population than those using the host as their first intermediate host. This is also obvious in our data as all cockles contained a larval stage from at least one fluke species. As an example, all cockles were infected by *M. minutus* (Figure 5.2) and more than half of the cockles in the outer lagoon were infected by *C. arguinae* (> 90%) and *D. brusinae* (> 50%). The large cockles (size group 2+) from the intertidal flat in the inner part of the lagoon harboured the highest numbers of *M. minutus* and *C. arguinae* metacercariae (Figure 5.3). The number of *M. minutus* metacercariae was particularly high (\approx 2000 larvae / cockle) in this length group (Figure 5.3). Metacercariae of *M. minutus* were heavily hyperparasitized in the outer lagoon (90%) by what could be the sporozoan *Unikaryon legeri* (Goater 1993) while almost healthy in the inner lagoon. When hyperparasitized, the metacercariae which resemble black rings when healthy (transmitted light) become grey bowls and progressively merge into a grey mass when pathology progresses. In the 2+ size group, for both *M. minutus* and *C. arguinae* the differences in numbers between sites (inner/outer) and tidal levels (intertidal vs subtidal) were significant (Table 5.2). For *H. quissetensis* the pattern was less clear. Generally there was a low number of *H. quissetensis* metacercariae but again with the highest intensity in cockles from the inner intertidal flat. In contrast, the highest number of *D. brusinae* metacercariae was in subtidal cockles from the outer area, whereas there were few metacercariae in cockles from the other sites. *P. brevicolle* and *H. interrupta* specimens were only found in low numbers in a few cockles.

Flukes with metacercariae in cockles showed a higher intra-site variation in metacercaria numbers in cockles from low-density sites than in cockles from high-density sites (Figure 5.3).

As cockles occurred in higher densities on the studied intertidal site in the outer area than in the inner area the number of metacercariae m^{-2} of the prevalent species was generally much higher in the outer part.

The pea crab *P. pisum* and the flatworm *P. cardii* were found in a high fraction of the cockles. The prevalence of the flatworm varied between 3 and 17% without any obvious

relation to site (Table 5.1). Conversely, the prevalence of the pea crab (*P. pisum*) was higher in the outer area (20-70%) than in the inner area (10-13%).

Community of parasites

A correspondence analysis based on the community of digeneans with metacercariae in cockles (6 species) shows a distinction between different digenean communities with two major forcing environmental parameters (Figure 5.4). Axis one (54.8% inertia) separates outer site digenean communities on the positive part from inner site digenean communities. The subtidal outer community is particularly isolated due to the relatively high *D. brusinae* abundance (9.3 metacercariae per cockle compared to <1.5 in the other situations) (Table 5.1). To a lesser extent, this community also exhibits the highest *H. interrupta* abundances (0.5 metacercaria per cockle against almost none elsewhere). These trends can also be observed in the outer intertidal area for both size groups. Axis two (15 % inertia) gives a rough separation between intertidal and subtidal communities. The distinction is less obvious with the intertidal communities. In the negative part they are characterized by higher *C. arguinae* and to a lesser extent *P. brevicolle* abundances (both in inner and outer locations) (Table 5.1). The most opportunistic parasite is *M. minutus*, at the origin of the axes.

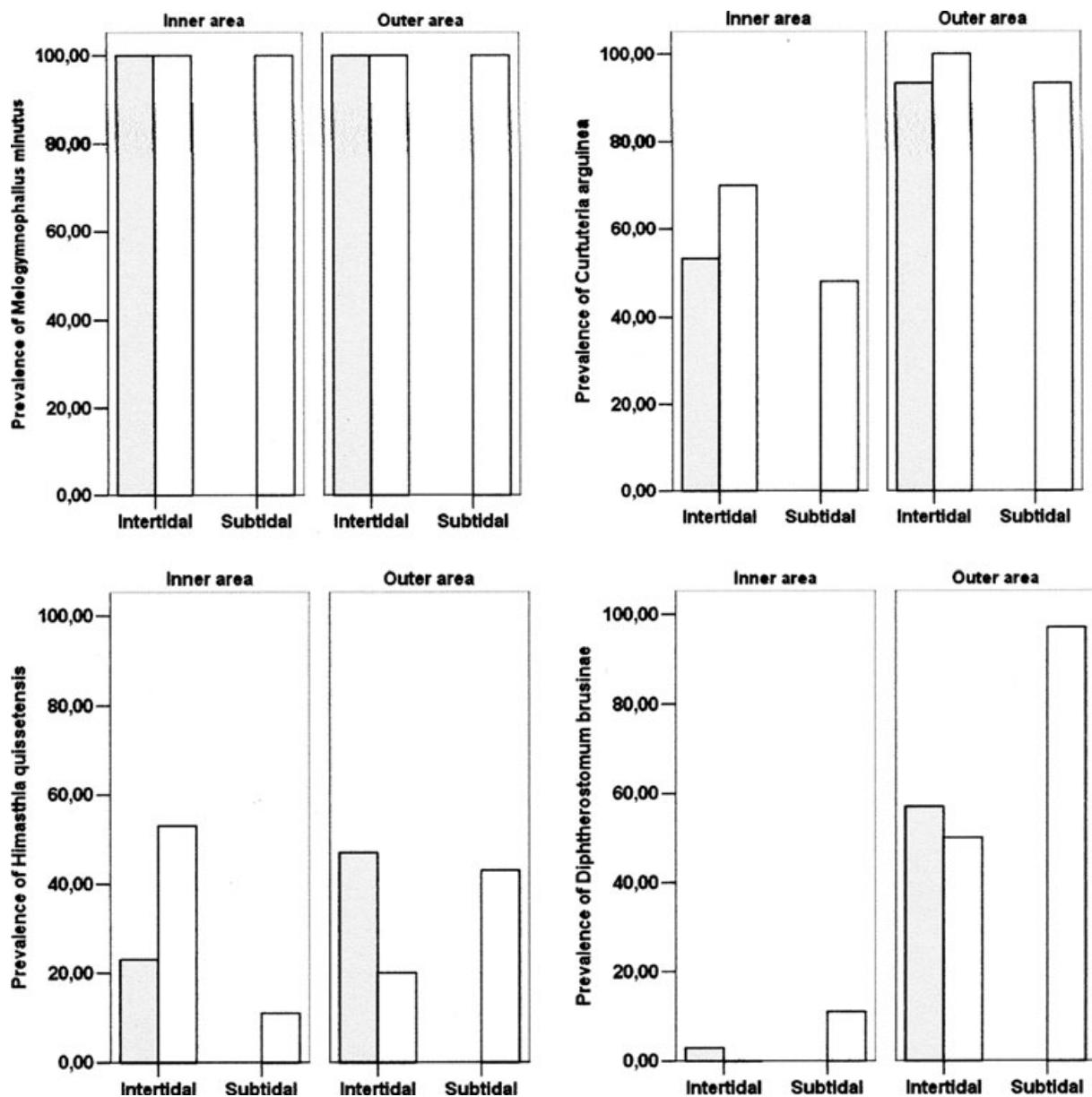


Figure 5.2: Prevalence (%) of 4 trematode species in *Cerastoderma edule* from the different study sites (inner and outer lagoon, inter- and subtidal sites) and age-groups (grey bar, smaller cockles; white bar, larger cockles) in Merja Zerga (March 2006).

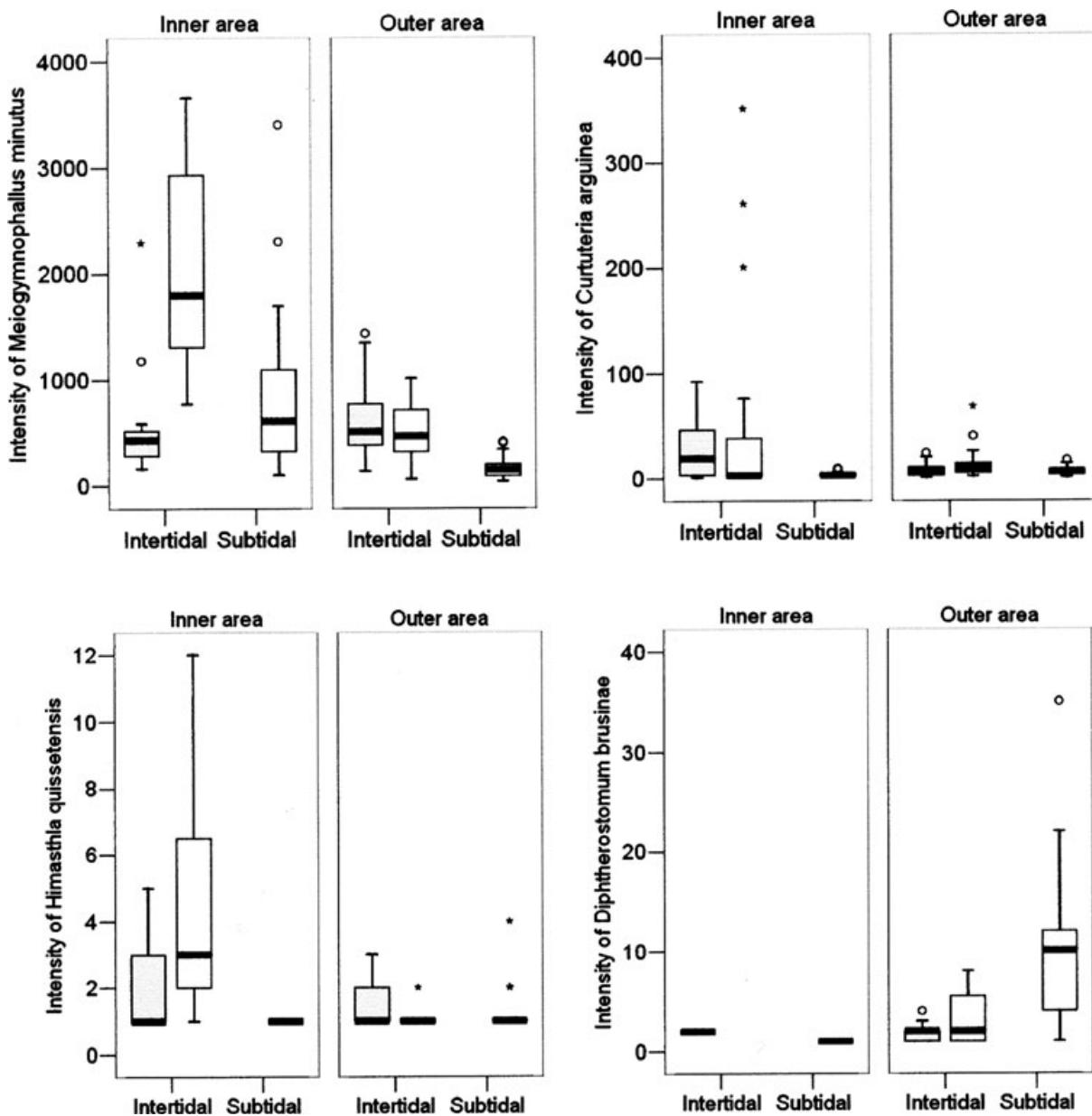


Figure 5.3: Box plots of infection intensities of 4 trematode species in *Cerastoderma edule* from the different study sites (inner and outer lagoon, inter- and sub-tidal sites) and age-groups (grey bar, smaller cockles; white bar, larger cockles) in Merja Zerga (March 2006). Box plots show the median, interquartile range, outliers and extreme case of metacercaria numbers in *C. edule* (box length, interquartile range; vertical line, is drawn from the upper quartile to the point that is within a distance of 1.5 box length of the upper quartile; open circle, values between 1.5 and 3 box lengths; star, values more than 3 box lengths).

Table 5.2: Two-way analyses of variance comparing the parasite abundance of *Cerastoderma edule* (size-group 2b only) as function of site (inner vs outer lagoon) and tidal level (inter- vs subtidal) for the three dominant trematode species. Data were log(x + 1)-transformed prior to analyses.

Species	Source of variation	ddl	F	p
<i>Curtuteria arguinae</i>	Inner/outer (a)	1	17.7	<0.001
	Tidal level (b)	1	13.1	<0.001
	(a) x (b)	1	0.5	ns
	Error	113		
<i>Himasthla quissetensis</i>	Inner/outer (a)	1	3.2	ns
	Tidal level (b)	1	6.6	<0.01
	(a) x (b)	1	21.7	<0.001
	Error	113		
<i>Meiogymnophallus minutus</i>	Inner/outer (a)	1	152.4	<0.001
	Tidal level (b)	1	94.4	<0.001
	(a) x (b)	1	0.1	ns
	Error	113		

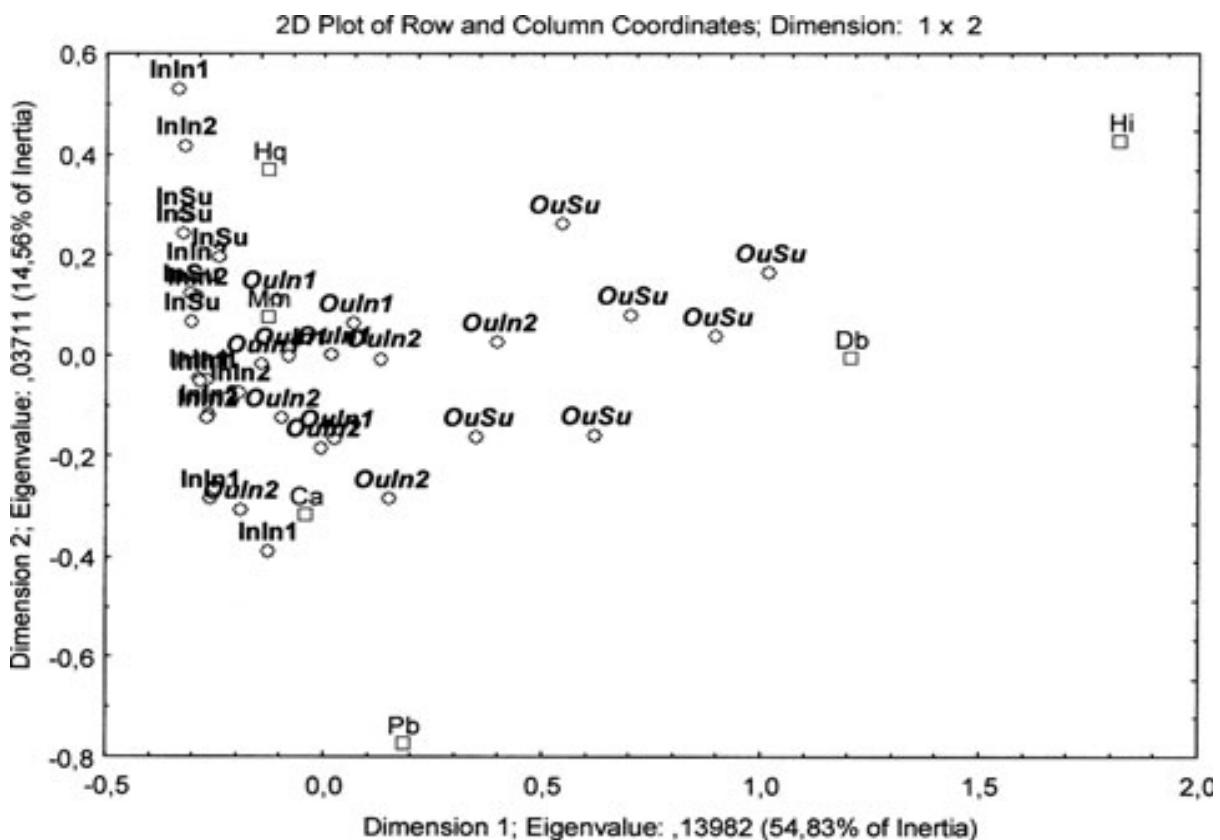


Figure 5.4: *Cerastoderma edule* plots (pooled by five individuals) and parasite species plots of the correspondence analysis along axes 1 and 2 (italic type, outer site; roman type, inner site). Circles represent cockles in relation to site (Inxx, inner site; Ouxx, outer site; xxIn, intertidal site; xxSu, subtidal site; 1, smaller size-class; 2, larger size-class) and squares represent trematode species in cockles (Ca, *Curtuteria arguinae*; Db, *Diphtherostomum brusinae*; Hi, *Himasthla interrupta*; Hq, *Himasthla quissetensis*; Mm, *Meiogymnophallus minutus*).

IV DISCUSSION

This is the first report of metazoan parasites in cockles from a locality near their southern distributional border in North Western Africa. *Cerastoderma edule* is a dominant suspension-feeder in the examined part of Merja Zerga (Bazaïri et al. 2005). In the present study a high-density-population occurred on the intertidal flat in the near oceanic part of the lagoon, whereas the occurrence of cockles in other parts of the lagoon was more scattered. With about 600 individuals m⁻² of adult cockles and a biomass of about 80 g DW m⁻² the high density population represents an important component of the ecosystem. The high numbers recorded in the outer part are probably not a persistent characteristic of the system as the strong currents at the entrance of the lagoon regularly modify the sandflat morphology (Bazaïri 1999).

The richness of trematodes in cockles in Merja Zerga (9 species) is less than reported from Portugal (13 species) (Russell-Pinto et al. 2006), France (12 species) (Desclaux 2003) and Germany (10 species) (Thieltges et al. 2006). However, the relatively low numbers of cockles inspected in the present study could bias the comparison between sites. Nonetheless, the composition of the trematode community in cockles varies along the climate gradient in relation to the distributional patterns of involved intermediate hosts. The same three trematode species using cockle as first intermediate host have been registered in cockle populations along the gradient from Morocco (Merja Zerga) to Germany (northern Wadden Sea).

For the two species using fish as final hosts (*L. minimus* and *M. parvus*) this is an indication that their fish hosts *Dicentrarchus labrax* and *Diplodus sargus* (Maillard 1976, Bartoli et al. 2000) are dispersed along the whole climate gradient, unless other fish species also can be hosts to these trematodes. For flukes using cockles as second intermediate host there are some species with a more limited distribution caused by the absence or presence of their first intermediate host (Thieltges & Reise 2007). Of the six fluke species with metacercariae in cockles in Merja Zerga three species (*P. brevicolle*, *H. interrupta* and *M. minutus*) have been recorded from cockle populations along the whole climate gradient (Merja Zerga to the Wadden Sea). The remaining species (*C. arguinae*, *D. brusinae*, *H. quissetensis*) are not found in the northern part of the climate gradient. In the north, cockles are not found together with *N. reticulatus* on the intertidal flat and as this snail is first

intermediate host to *D. brusinae* and *H. quissetensis* they are missing in cockles at this end of the gradient. So far, there are no reports about macroparasites in subtidal populations of cockles from sites in the northern part of the gradient where *N. reticulatus* could co-occur with cockles. *C. arguinae* is a newly described echinostomatid from Arcachon (Desclaux et al. 2006), whose first intermediate host is unknown. Therefore we do not have any clues to its absence in the northern part of the gradient.

Missing macroparasites in cockles from Merja Zerga include *R. roscovita*, *H. elongata*, *G. gibberosus* and *M. fossarum*. Two of these species (*R. roscovita*, *H. elongata*) use the common periwinkle *L. littorea* as first intermediate host, and *G. gibberosus* uses *Macoma balthica*. As these two host species have a southern distributional limit north of Morocco, their parasites are missing in Merja Zerga. For the missing *Meiogymnophallus* species the situation is less clear, but the distinction between both *M. minutus* and *M. fossarum* is not obvious (Russell-Pinto 1990, Bowers et al. 1996).

There is no overall and clear increase in intensity with size (age) of the examined cockles. Taking *M. minutus* as an example, higher intensities are recorded in the oldest cockles in the inner area but in the outer area the two groups harbour about the same numbers. This could be due to a lack of infection the previous year(s): both size groups were therefore infected during a single year and underwent a similar infection. Another possible explanation could be a higher rate of hyperparasitism on *M. minutus* metacercariae in the outer area. We did observe that roughly 90% of the metacercariae in cockles had an appearance like those infected by the pathogenic sporozoan *Unikaryon legeri* (Goater 1993). This hyperparasite is supposed to infect and kill *M. minutus* metacercariae and might control infrapopulations of this trematode (James et al. 1976).

Generally, we found higher intensities in cockles in the inner intertidal area than in the outer intertidal area. With the same input of infective propagules per unit area in the two sections of the lagoon we might expect such a pattern. The high cockle density in the outer area represents a dilution factor towards parasites – the risk of being infected is less when a potential host is surrounded by a high number of conspecifics (Thielges & Reise 2007). However, the supplies of infective propagules are dependent on the numbers of first intermediate hosts and final hosts. Available evidence indicates that the dominance of *M. minutus* coincides with the dominance of *Scrobicularia plana* amongst potential 1st

intermediate hosts (Bazaïri 1999). The density of this bivalve is higher in the outer part but within a much smaller area than in the inner part of the lagoon.

For *D. brusinae* the situation is different. It reaches its highest prevalence and intensities in cockles in the outer subtidal area. As *D. brusinae* is using a cockle-eating fish as final host and *N. reticulatus*, a rather subtidal gastropod (Eriksson et al. 1975, Bachelet et al. 2004), as first intermediate host the supply of infective propagules can be expected to be highest in the subtidal region. During a quantitative macrozoobenthos survey *N. reticulatus* was only registered in the outer lagoon and in particular in the subtidal sites (Bazaïri 1999).

Considering the evidence indicating that cercariae shedding-rate is strongly temperature-dependent (Poulin 2006) and that the annual period for cercariae production roughly correlated with temperatures $> 12^\circ \text{C}$ (Desclaux et al. 2004), high levels of infection intensities were expected in cockles in Merja Zerga. However, the present data do not reveal particularly high infection levels in cockles compared with data from Arcachon (France) (de Montaudouin et al. 2000), or the Wadden Sea (Germany) (Thielges & Reise 2006). Other factors may have a negative impact on the production of cercariae. The longevity of cercariae shed by host declines with temperature (temperature dependent metabolism and a fixed amount of stored energy in a cercaria – do not feed), the life-span of infected intermediate hosts may be shorter because of higher temperatures (Evans & Gordon 1983, Evans 1985). Generally, we can expect an increased diversity in benthic invertebrate communities along a latitudinal gradient from North to South (Attrill et al. 2001). As a result lower densities of the individual host organisms are expected, resulting in fewer infected first intermediate hosts per unit area. All together these factors will contribute to lowering the total cercariae production in the southern part of the gradient relative to the northern part. Finally, the energetic cost imposed by some parasites on their host might be higher under subtropical conditions than under temperate conditions. In Merja Zerga the annual surface sediment temperature range in 2005 was from 11 to 28 °C (own recordings). A high mortality rate of heavily infected cockles during periods with high temperatures might eliminate the more heavily infected cockles from the population (Desclaux et al. 2004).

We did not find new species in the Moroccan lagoon not already seen in Portugal and France. The long distance seasonal migration of waterbirds implies that the pool of bird parasites is potentially present in the whole East-Atlantic shore region. The fish parasites may have a more limited distribution as fish being ectothermical animals typically have a more

narrow distributional range than birds. So, during the last decade the sea bass *Dicentrarchus labrax* host to *L. minimus* has expanded its northern boundary to the North Sea area probably caused by the increased sea temperatures. As a result, *L. minimus* has recently been observed in cockles from the northern Wadden Sea (Thielges et al. 2006)

5.2 IMPACT DE LA PRÉSENCE D'HERBIERS A ZOSTERA NOLTII SUR L'INFESTATION PARASITAIRE DES COQUES CERASTODERMA EDULE DANS LA LAGUNE DE MERJA ZERGA (MAROC)

Ce chapitre a été traité sous forme d'un article sous presse dans la revue 'Bulletin de l'Institut Scientifique' :

Gam M, Bazairi H, de Montaudouin X (sous presse). Impact de la présence des herbiers à *Zostera noltii* sur l'infestation parasitaire des coques *Cerastoderma edule* dans la lagune de Merja Zerga (Maroc). Bulletin de l'Institut Scientifique.

Résumé

Les parasites trématodes digènes sont omniprésents dans les écosystèmes littoraux à diversité biologique élevée. Leur distribution au sein des coques dépend de plusieurs facteurs de nature abiotique (température, salinité, temps d'immersion, ...) ou biotique (densité des hôtes, couvert végétal, ...). Le présent travail a pour objectif d'examiner l'effet de la présence d'herbier à *Zostera noltii* sur la dynamique des systèmes parasites-hôtes dans la lagune atlantique de Merja Zerga (Maroc).

Un inventaire des parasites trématodes utilisant la coque *Cerastoderma edule* comme deuxième hôte intermédiaire a été réalisé sur les individus de la cohorte 2005, entre juillet 2005 et mars 2006, et a permis de recenser sept espèces.

Le suivi de l'infestation parasitaire dans des stations sous des conditions de substrat différent (sédiment nu et présence d'herbier) a mis en évidence un effet significatif du temps et un effet négligeable du substrat sur la structure des peuplements parasitaires des coques.

L'évaluation de l'infestation parasitaire sur une petite échelle spatiale (quelques mètres) ne permet pas de déterminer les différentes modalités d'infestation des parasites, mais aboutit à la mise en place d'une stratégie d'échantillonnage indépendante de la différence d'habitat.

Mots-clefs : trématodes digènes, parasitisme, *Cerastoderma edule*, *Zostera noltii*

Abstract:

The digenean trematodes parasites are omnipresent in coastal ecosystems characterized by a high biodiversity. The spatial distribution of these macroparasites in cockles depends on several factors, abiotic (temperature, salinity, tidal level...) or biotic (density of host, seagrass presence...). The present work aimed to assess the impact of the presence of *Zostera noltii* meadows on the dynamics of the parasite-host system in the Merja Zerga Atlantic lagoon (Morocco).

A census of parasites trematodes using cockles *Cerastoderma edule* as intermediate host on the individuals of the 2005 cohort from July 2005 to March 2006 revealed the presence of seven species.

The survey of the dynamics of infection of these macroparasites in two stations under different substrate conditions (naked sediment and vegetated sediment) indicates a significant effect of the time and a non significant effect of the substrate on the structure of the parasite community in cockles.

At small spatial scale (few meters), it is not possible to discriminate parasites communities between naked and vegetated sands, but this study suggest that habitat structure, at this scale, is not important to consider in the sampling strategy.

Key words: Digenean trematodes, parasitism, *Cerastoderma edule*, *Zostera noltii*

I INTRODUCTION

Les Trématodes digènes sont les macroparasites qui dominent dans les écosystèmes intertidaux (Mouritsen & Poulin 2002). En raison de leur mode d'infestation par des stades larvaires libres (miracidia et cercaires), ils sont confrontés aux conditions de l'environnement, ce qui rend la réussite de leur cycle de vie difficile en absence de stratégies favorisant la transmission parasitaire. Les mollusques sont très présents dans le cycle biologique des trématodes digènes, en tant que premier hôte intermédiaire infesté par les larves miracidia qui se développent par reproduction asexuée et libèrent les larves cercaires. Ces dernières vont s'enkyster dans le deuxième hôte intermédiaire qui peut aussi être un mollusque. Le passage dans le milieu aquatique est certainement l'étape la plus critique du cycle. Les cercaires ont une durée d'infestation de 10 h (Desclaux 2003) à 24 h (Fingerut et al. 2003) en fonction de leurs réserves énergétiques et de la vitesse des masses d'eau pouvant les transporter à des distances de plus de 2 km (de Montaudouin et al. 1998). L'influence des facteurs biotiques sur les cercaires des endohelminthes est aussi importante que les facteurs abiotiques. En effet, des paramètres environnementaux comme le taux d'oxygène dissous (Chubb 1979, 1980), la température (Fried & Ponder 2003, Desclaux 2003), la teneur en métaux lourds (Pietrock & Marcogliese 2003, Morley & Lewis 2004), ainsi que la nature du sédiment (Ferreira et al. 2005) influencent l'infestation parasitaire dans les milieux côtiers. De même, les facteurs biotiques comme la taille de l'hôte (Wegeberg et al. 1999, de Montaudouin et al. 2005), la densité de la population-hôte amont (Mouritsen et al. 2003, Thieltges 2007), ainsi que la présence des macrophytes (Jensen et al. 2004) peuvent être des facteurs potentiels régissant la répartition et la transmission des trématodes digènes.

L'objectif de cette étude est d'estimer l'effet de la présence d'herbier à *Zostera noltii* sur la dynamique des systèmes parasites-hôtes dans la lagune de Merja Zerga. Le modèle-hôte choisi la coque (*Cerastoderma edule*), largement répandue dans la zone intertidale de cette lagune atlantique marocaine (Bazairi et al. 2003), constitue un hôte privilégié des trématodes digènes (de Montaudouin et al. 2000, Thieltges & Reise 2006, Gam et al. 2008).

II MATERIELS ET METHODES

II.1 Site d'étude

La lagune de Merja Zerga se situe sur la côte atlantique nord marocaine, entre 34°47' et 34°53' latitude Nord et 6°13' et 6°19' longitude ouest (Figure 5.5). Elle constitue l'un des principaux sites d'hivernage des oiseaux migrateurs au Maroc (Qninba et al. 2006). La lagune présente une valeur socio-économique importante, pour une population riveraine de 17000 habitants.

D'une surface de 35 km², elle reçoit des apports d'eau douce de l'Oued Drader et du Canal du Nador (Figure 5.5). Le régime des marées est semi-diurne avec une moyenne de 0,15 à 1,5 m de marnage (Carruesco 1989). La température annuelle du sédiment varie de 11 à 28°C (présente étude). La salinité moyenne annuelle fluctue entre 8 et 36 psu (Labbardi et al. 2005). La partie en aval à proximité de l'embouchure, influencée par les eaux marines, accuse des salinités de 20 à 36 psu (Benbakhta 1994). Les habitats végétalisés (algues et phanérogames) représentent une superficie de 1,4 km² soit 4 % de la superficie de la lagune (Qninba et al. 2006).

Echantillonnage et acquisition des données

L'échantillonnage a été réalisé sur la partie en aval de la lagune de Merja Zerga (Figure 5.5) caractérisée par la présence de deux types de substrat : un substrat sablo-vaseux (médiane granulométrique = 132 µm) recouvert par un herbier à *Zostera noltii* et un substrat sableux nu (médiane = 210 µm). Sur chacun de ces substrats séparés d'environ 50 m, quatre replicats ont été prélevés mensuellement entre juillet 2005 et mars 2006, à l'aide d'un quadrat de 0,25 m² et sur une profondeur de 10 cm. Les coques récupérées après un tamisage sur une maille de 1 mm ont été ramenées au laboratoire afin de compter les individus et de mesurer au mm près la longueur de leur coquille. Afin de mesurer la diversité, l'intensité et la prévalence parasitaires, les individus de la cohorte 2005 ont été sélectionnés et dix coques par mois et par type de substrat ont été disséquées et leurs chairs écrasées entre deux larges plaques de verres. Les espèces de trématodes digènes ont été identifiées et comptés sous loupe binoculaire suivant de Montaudouin et al. (2009). Les parasites appartenant à la famille des Echinostomatidés ont été dékystés afin de pouvoir compter sous microscope le nombre d'épines céphaliques. De plus,

la plupart des espèces de trématodes ont une répartition tissulaire spécifique (microhabitat) et leur localisation in situ aide à leur identification (de Montaudouin et al. 2009).

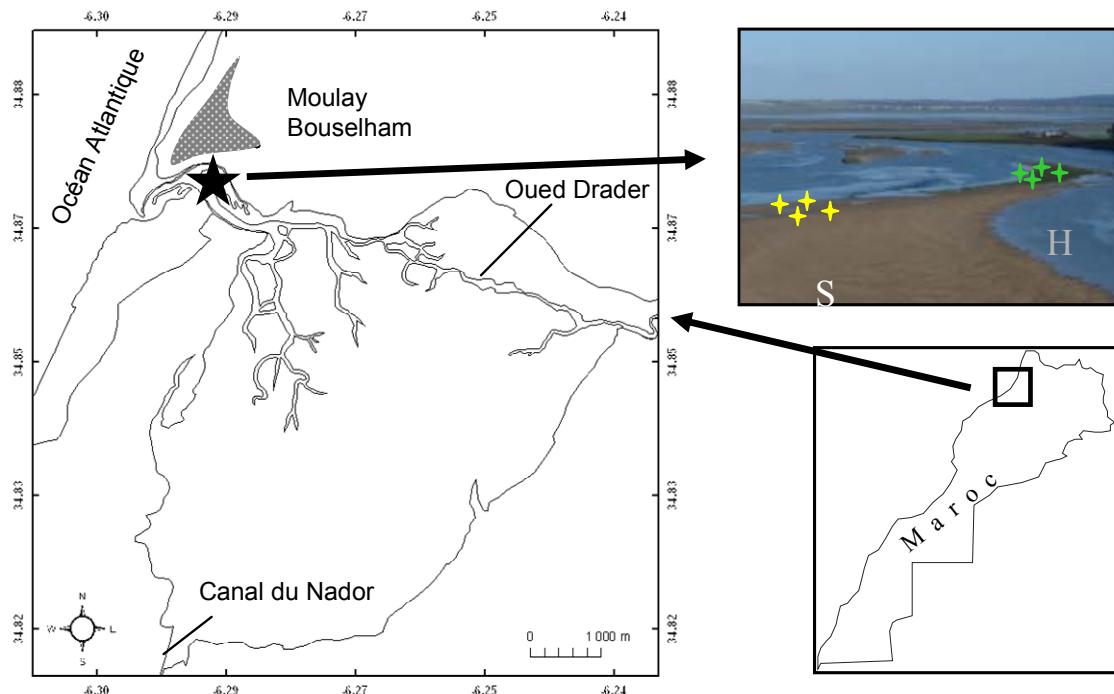


Figure 5.5 : Présentation de la lagune de Merja Zerga, localisation de la zone d'étude et situation des habitats considérés dans cette étude. H : herbier à *Zostera noltii* ; S : substrat nu.

II.2 Analyse statistique

Les données sont présentées sous forme de prévalence (pourcentage des individus infestés par rapport au total des hôtes), d'abondance (moyennes du nombre de parasites par hôte) et d'intensité (moyennes du nombre de parasites par hôte infesté). La longueur des coques a été comparée, pour chaque mois, à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA) à un facteur (substrat) et à deux niveaux (présence ou absence d'herbier). L'évaluation de l'effet du substrat et du temps sur la densité des coques, la richesse spécifique parasitaire, l'intensité parasitaire des parasites dominants et l'intensité parasitaire totale a été réalisée à l'aide d'une ANOVA à deux facteurs, le substrat (deux niveaux : avec et sans herbier) et le temps (neuf niveaux : neuf mois). Avant chaque ANOVA, l'hypothèse d'homogénéité des variances a été testée par le test de Cochran. En cas de non homogénéité des variances, un test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été réalisé.

L'analyse des communautés parasitaires a été réalisée par une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) utilisant l'indice de similarité de Bray-Curtis avec une transformation préalable en log (x+1) des données (abondances). Une analyse de similitude (ANOSIM) a été utilisée pour évaluer si les groupes identifiés par la CAH sont significativement différents entre eux. La procédure SIMPER a été suivie pour l'identification des espèces les plus contributives dans la similarité entre les stations d'un même groupe d'un côté, et celles qui sont les plus contributives dans la dissimilarité entre les stations de deux groupes différents, d'un autre côté.

Les analyses de variances ont été effectuées à l'aide du programme STATISTICA (StatSoft, Inc.) alors que les analyses CAH, ANOSIM et SIMPER ont été réalisées à l'aide du programme PRIMER (Clarke & Gorley 2003).

III RESULTATS

Sur l'ensemble des coques disséquées (360 coques par substrat), neuf espèces de macroparasites dont sept espèces de trématodes digènes, un turbellarié et un crustacé ont été identifiés (Tableau 5.3). Sur les sept espèces de trématodes, six utilisent la coque en tant que deuxième hôte intermédiaire et une espèce en tant que premier hôte intermédiaire. *Meiogymnophallus minutus* et *Curtuteria arguinae* sont les deux parasites dominants.

Tableau 5.3 : Prévalence moyenne (%) des parasites de la coque *Cerastoderma edule* de la cohorte de 2005 dans les deux types de substrat. Nombre total de coques disséquées : 2 x 360. S : sables nus ; H : herbiers à *Zostera noltii*.

	Premier hôte	Hôte définitif	Prévalence (%)	
			S	H
Trématodes digènes				
utilisant la coque comme premier hôte				
<i>Bucephalus minimus</i> Stossicu, 1887	<i>Cerastoderma</i>	poisson	0,0	1,1
utilisant la coque comme deuxième hôte				
<i>Himasthla quissetensis</i> Miller et Northup, 1926	<i>Nassarius</i>	oiseau	34,4	16,7
<i>Himasthla interrupta</i> Loos-Frank, 1967	<i>Hydrobia</i>	oiseau	13,3	5,6
<i>Curtuteria arguinae</i> Desclaux, Russell-Pinto, de Montaudouin et Bachelet 2006	?	oiseau	97,8	95,6
<i>Meiogymnophallus minutus</i> (Cobbold, 1859)	<i>Scrobicularia</i>	oiseau	97,8	100,0
<i>Psilostomum brevicolle</i> Creplin, 1829	<i>Hydrobia</i>	oiseau	2,2	10
<i>Diphterostomum brusinae</i> Stossich, 1889	<i>Nassarius</i>	poisson	11,1	17,8
Turbellariés				
<i>Paravortex cardii</i> Hallez, 1908	-	-	47,8	53,3
Crustacés				
<i>Pinnotheres pisum</i> (Linné, 1767)	-	-	21,1	44,4

La densité des coques de la cohorte 2005 (juillet 2005 à mars 2006) a fluctué autour de 380 ind./m² sans différence en fonction du temps ($p>0,05$) ni du type de substrat ($p>0,05$) (Figure 5.6 A, Tableau 5.4). De même, la taille moyenne des coques est globalement similaire entre la zone d'herbier et la zone de substrat nu (Figure 5.6B, Tableau 5.5).

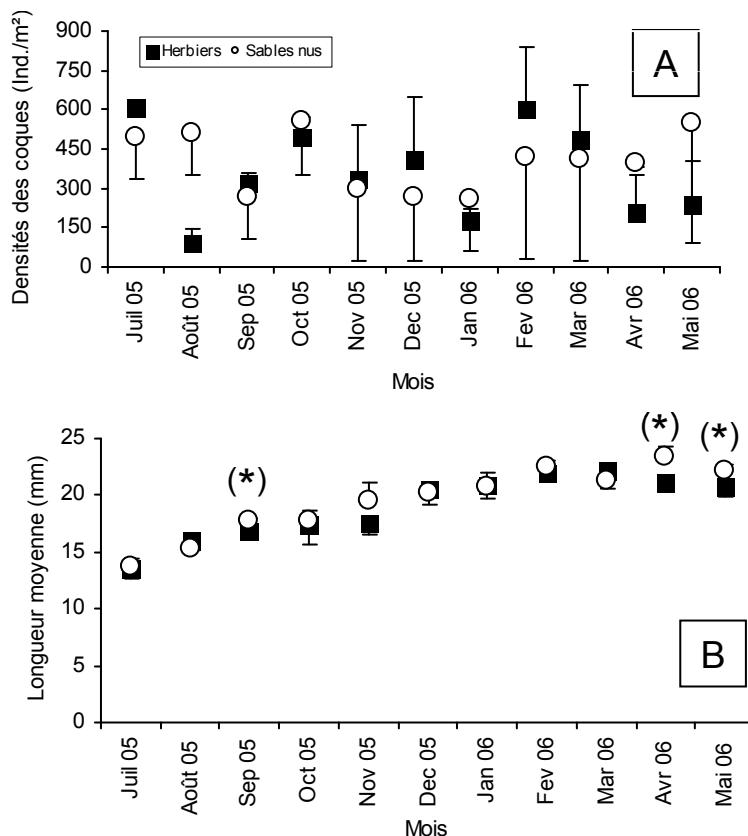


Figure 5.6 : Evolution de la densité des coques (en ind./m²) (A) et de la longueur des coques (B) dans les herbiers (+1 erreur standard) et dans les sables nus (-1 erreur standard). n.s. : non significatif ($p>0,05$) ; * : $p<0,05$.

Tableau 5.4 : ANOVA à deux facteurs comparant la densité (ind./m²) et la richesse spécifique (nombre d'espèces de parasite par hôte) de la coque *Cerastoderma edule* en fonction du substrat (herbiers, sables nus) et du temps (juillet 2005 à mars 2006). n.s. : non significatif ($p>0,05$) ; (*) : $p<0,05$.

Variable	Source de variation	DDL	F	p
Densité de coques	Substrat (a)	1	0,0	n.s.
	Temps (b)	8	0,5	n.s.
	(a) x (b)	8	0,3	n.s.
Richesse spécifique parasitaire	Substrat (a)	1	0,4	n.s.
	Temps (b)	8	13,8	(*)
	(a) x (b)	8	0,8	n.s.

Tableau 5.5 : ANOVA à un facteur comparant la longueur (mm) des individus disséqués de la coque *Cerastoderma edule* par mois en fonction du substrat (herbiers, sables nus). n.s. : non significatif ($p>0,05$) ; (*) : $p<0,05$.

Variable	Source de variation	DDL	F	p
Longueur coque - Juillet 2005	Substrat	1	0,1	n.s.
Longueur coque - Août 2005	Substrat	1	10,1	(*)
Longueur coque - Septembre 2005	Substrat	1	10,7	(*)
Longueur coque - Octobre 2005	Substrat	1	0,1	n.s.
Longueur coque - Novembre 2005	Substrat	1	4,4	n.s.
Longueur coque - Décembre 2005	Substrat	1	0,2	n.s.
Longueur coque - Janvier 2006	Substrat	1	0,6	n.s.
Longueur coque - Février 2006	Substrat	1	1,7	n.s.
Longueur coque - Mars 2006	Substrat	1	1,2	n.s.

La richesse spécifique individuelle moyenne (nombre d'espèces de parasite par hôte) a augmenté dans le temps entre 1 à 2 espèce/coque en juillet 2005 et 4 espèces par coque en mars 2006 ($p<0,05$) sans différence entre substrats ($p>0,05$) (Figure 5.7, Tableau 5.4).

De même, les intensités parasitaires des deux trématodes dominants *Meiogymnophallus minutus* et *Curtuteria arguinae* ainsi que celle du total des métacercaires augmentent dans le temps ($p<0,05$) sans différence entre les substrats ($p>0,05$) (Figure 5.8, Tableau 5.6). Seul *Diphterostomum brusinae* affiche une intensité parasitaire plus élevée dans l'un des substrats (l'herbier) mais sur des valeurs faibles ($p<0,05$).

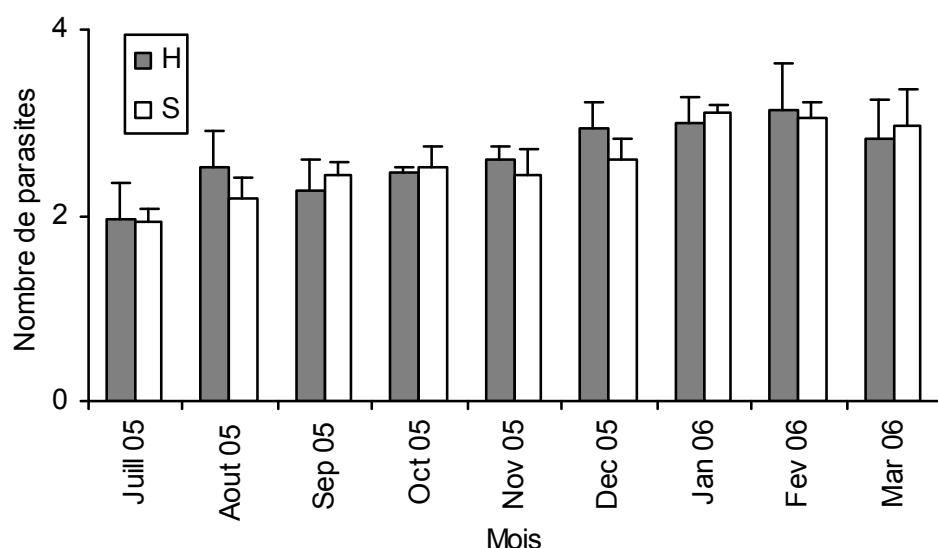


Figure 5.7 : Evolution de la richesse spécifique parasitaire (+1 erreur standard) des coques de la cohorte de 2005 dans les herbiers (H) et dans les sables nus (S).

Meiogymnophallus minutus et *Curtuteria arguinae* sont en général les premières espèces qui infestent la coque. Les intensités moyennes de *Meiogymnophallus minutus* dans les herbiers sont de 320 métacercaires/coque et dans les sables nus de 331 métacercaires/coque. *Curtuteria arguinae*, en deuxième rang d'infestation, accuse dans l'herbier et dans les sables nus des intensités moyennes respectivement de 7,7 et de 5,1.

Tableau 5.6 : Test non-paramétrique de Kruskal-Wallis comparant l'intensité parasitaire totale (moyenne du nombre de parasites par hôtes infestés) et des intensités des deux espèces dominantes de trématodes de la coque *Cerastoderma edule* en fonction du substrat (herbiers, sables nus) et du temps (juillet 2005 à mars 2006). n.s. : non significatif ($p>0,05$) ; (*) : $p<0,05$.

Variable	Source de variation	H	p
<i>Curtuteria arguinae</i>	Substrat	1,4	n.s.
	Temps	35,5	(*)
<i>Meiogymnophallus minutus</i>	Substrat	0,1	n.s.
	Temps	57,1	(*)
Intensité parasitaire totale	Substrat	0,3	n.s.
	Temps	50,6	(*)

La Classification Ascendante Hiérarchique CAH (Figure 5.9) permet de discriminer trois groupes de stations se succédant dans le temps. Ces trois groupes sont constituées respectivement des échantillons prélevés entre juillet à août 2005, suivies de ceux prélevés entre septembre à novembre/décembre 2005 puis de ceux réalisés entre décembre 2005 à mars 2006. En terme de communautés parasitaires, les trois groupes montrent des différences significatives (ANOSIM à un facteur, $R=0,73$, $p<0,01$) témoignant ainsi d'une évolution temporelle dans le temps de la composition parasitaire des coques. De décembre 2005 à mars 2006, les coques sont dominées par les parasites dominants *Meiogymnophallus minutus* et *Curtuteria arguinae* qui contribuent à plus de 90% dans la similarité (procédure SIMPER) observée entre les différentes communautés parasitaires des coques à cette période. D'un autre côté, ce sont les espèces *Curtuteria arguinae* (28%) et *Diphterostomum brusinae* (20%) qui contribuent le plus dans la dissimilarité entre les communautés parasitaires des coques des herbiers et des sables nus à cette même période (procédure SIMPER). Les herbiers semblent plus infestés par *Diphterostomum brusinae* et les sables nus par *Curtuteria arguinae* (Figure 5.8). Cette dissimilarité reste cependant faible et ne dépasse pas 10%.

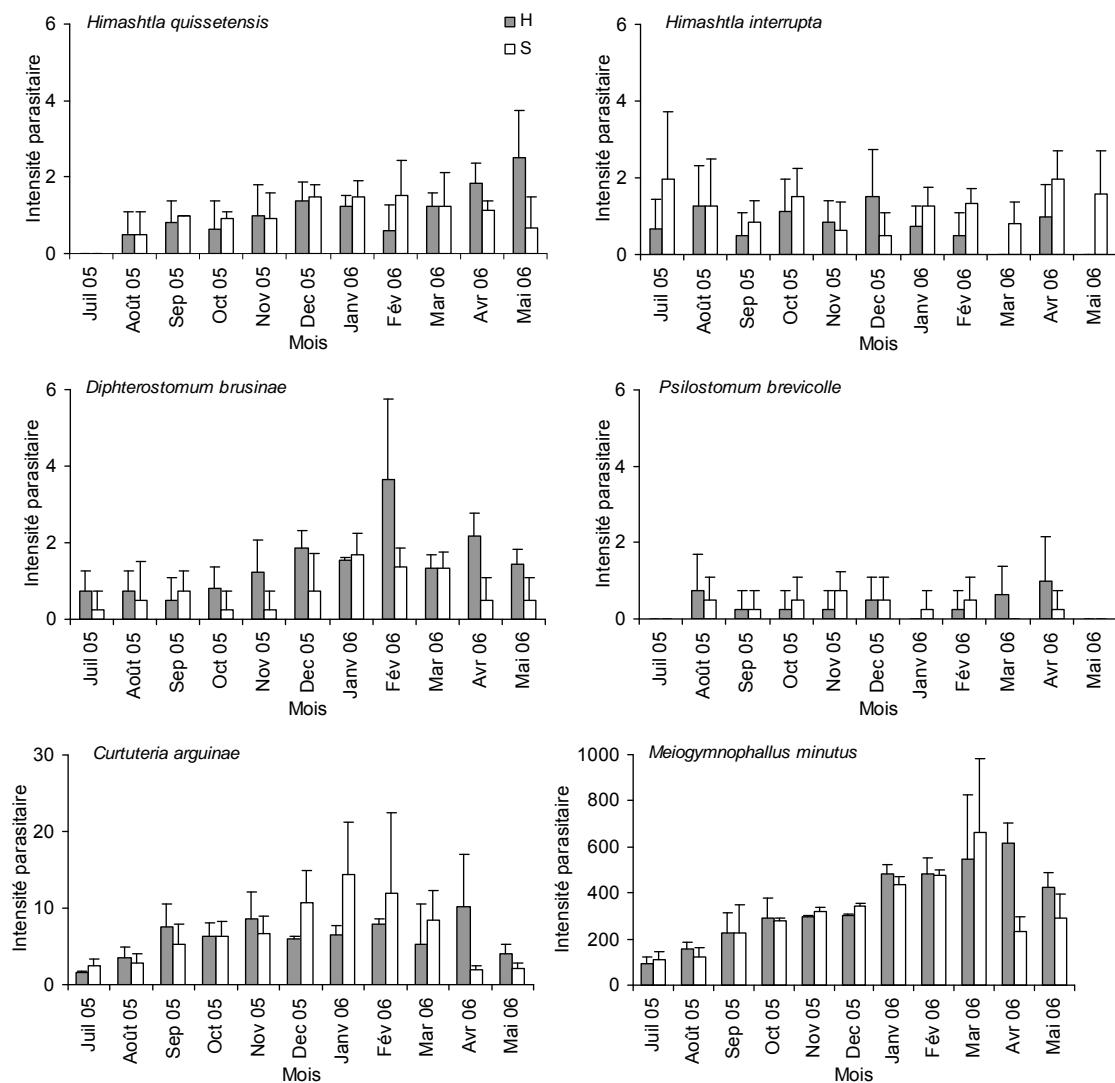


Figure 5.8 : Evolution de l'intensité des trématodes digènes (+ 1 erreur standard) de juillet 05 à mars 06 dans les herbiers (H) et dans les sables nus (S).

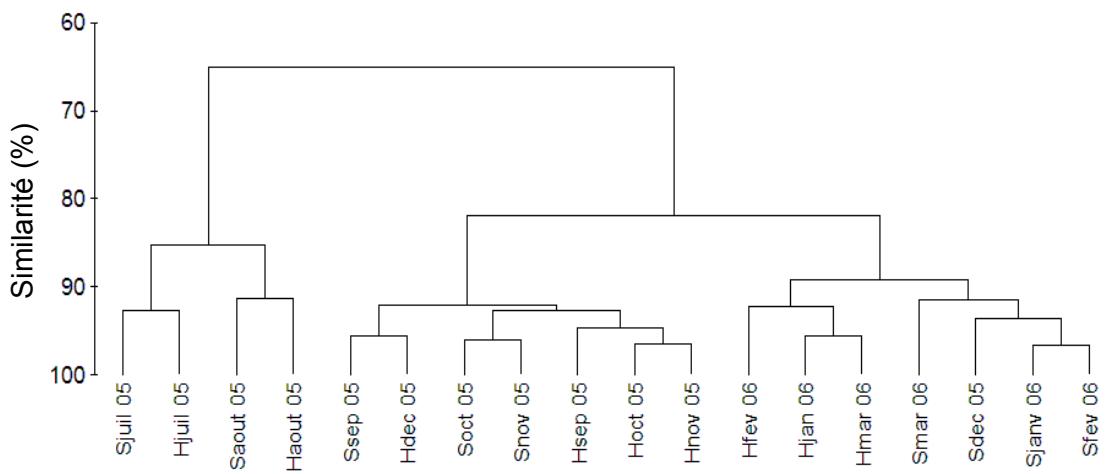


Figure 5.9 : Dendrogramme issu de la Classification Ascendante Hiérarchique appliquée aux stations d'échantillonnage et basée sur l'indice de Bray-Curtis de l'abondance parasitaire transformée en Log ($x+1$). H : herbiers à *Zostera noltii* ; S : sables nus.

IV DISCUSSION

Les parasites trématodes, avec leurs larves pélagiques, sont aussi tributaires des masses d'eau que des caractéristiques de l'environnement benthique. A l'échelle de la même masse d'eau, de nombreux facteurs peuvent cependant interagir et structurer les peuplements parasitaires au sein des hôtes. Notre étude s'est focalisée sur l'impact de la nature du substrat sur la transmission parasitaire, en comparant un milieu végétalisé (herbier à *Zostera noltii*) à un substrat nu (sables envasés) séparés de quelques mètres. L'hypothèse à tester était que les herbes sont susceptibles d'interférer dans la nage des larves cercaires qui n'ont que quelques heures pour trouver et infester leur second hôte intermédiaire (Desclaux 2003, Fingerut et al. 2003). Cette interférence pourrait être directe (gêne mécanique ? exsudat chimique ? (Bartoli & Boudouresque 1997, Ferreira et al. 2005)) ou indirecte (présence d'hôtes amont plus ou moins inféodés à l'herbier). Même s'il s'avère qu'une légère différence dans la composition du sédiment peut causer de profondes variations de l'infestation des trématodes digènes (Ferreira et al. 2005), nous ne disposons pas d'éléments assez précis sur ce sujet et la discussion sera surtout focalisée sur l'influence des hôtes amont. Pour comparer les communautés parasitaires des coques entre les deux habitats il est cependant nécessaire de vérifier si d'autres facteurs ne sont pas susceptibles d'interagir. La taille des coques est un paramètre important qui peut fortement conditionner l'infestation. En effet, le taux de filtration étant proportionnel à la taille de l'individu (Riisgård 2001) et l'infestation utilisant la voie de la filtration (Wegeberg et al. 1999), la taille des coques est souvent liée à l'intensité d'infestation (de Montaudouin et al. 1998, Wegeberg et al. 1999) et apparaît comme un facteur à vérifier. Même si l'étude a pris la précaution de se focaliser sur une même cohorte, la présence de macrophytes aurait pu avoir des conséquences sur la croissance (de Montaudouin 1995). Par ailleurs, une infestation différentielle entre les habitats aurait aussi pu entraîner des croissances différentes (Wegeberg & Jensen 2003). Les comparaisons de longueur de coquille de coque n'ont pas montré de différence significative. La densité des coques aurait pu également être modifiée par la présence de l'herbier, notamment par une pression de prédation différentielle (Nelson 1981, Orth et al. 1984, Ray-Culp et al. 1999). Or la densité des hôtes peut être 'un facteur de dilution' des parasites (Mouritsen et al. 2003, Jensen et al. 2004, Gam et al. 2008). Lors de notre suivi, cette densité est restée similaire dans les deux habitats. La nature du substrat apparaît donc comme le facteur essentiel susceptible

de discriminer les deux communautés parasitaires, celle des coques des herbiers et celle des coques des sables nus.

Dans les deux habitats, le peuplement macroparasitaire est globalement similaire et est fortement dominé par les métacercaires de *Meiogymnophallus minutus*. Cette dominance avait déjà été notée sur ce site avec 620 métacercaires par coque en zone intertidale externe et plus de 2000 métacercaires par coque en zone intertidale interne (Gam et al. 2008). *M. minutus* est la première espèce de trématode qui infeste la coque, dès la taille de 4 mm. Elle est suivie à partir de la taille de 6-7 mm par des espèces de la famille des Echinostomatidae (*Curtuteria arguinae* et *Himasthla interrupta*). Cette observation corrobore les études précédentes, aussi bien dans le cas de suivi sur le terrain (Desclaux et al. 2004) que dans le cas d'infestation expérimentale (Wegeberg et al. 1999, de Montaudouin et al. 2005). Le premier hôte intermédiaire de *M. minutus* est *Scrobicularia plana*. Ce bivalve domine les sédiments sablo-vaseux intertidaux et présente une large répartition dans la lagune de Merja Zerga (Bazairi 1999). Même si ses densités peuvent être plus faibles dans les sables, les densités absolues dans la lagune sont tellement élevées que les parasites (*M. minutus*) inondent de manière relativement homogène les hôtes aval (coques). Rapidement (quelques mois), la richesse spécifique parasitaire atteint 7, avec un cortège d'espèces déjà décrit dans cette lagune (Gam et al. 2008) mais aussi analogue à d'autres sites atlantiques d'Europe méridionale (de Montaudouin et al. 2000, Russell-Pinto et al. 2006).

En cours d'infestation, vers le troisième mois après le recrutement supposé des coques, une légère dissimilarité des peuplements est révélée par la CAH et confirmée par l'ANOSIM. Cette dissimilarité est principalement liée à deux parasites. Le premier est *Diphterostomum brusinae* qui est plus abondant dans les coques de l'herbier. Son hôte amont est *Nassarius reticulatus*, un gastéropode qui présente une affinité plus forte pour les sédiments envasés (par exemple par les herbiers) que pour les sables. Le second parasite est *C. arguinae*, un parasite dont l'hôte amont est encore inconnu (Desclaux et al. 2006), même si un faisceau de présomptions désigne *Hydrobia ulvae* (Lanceleur 2007). Ce gastéropode domine dans l'herbier (Bazairi 1999) tandis que *C. arguinae* parasite plutôt les coques des sables nus. Toutefois, comme pour les scrobiculaires, les densités absolues sont élevées dans les sables nus et l'hypothèse de déplacements différentiels des hôtes infestés par rapport aux hôtes sains pourrait également être avancée (Curtis 1987, 2005, 2007). Curtis (2007) a démontré que les gastéropodes infestés par n'importe quelle catégorie d'espèces couvrent une distance

suffisante pour disperser uniformément les larves de parasite dans tous les habitats disponibles. Si l'importance de la densité et de la répartition spatiale des premiers hôtes intermédiaires est généralement admis comme facteur prédicteur de l'infestation du second hôte intermédiaire (Thieltges & Reise 2006, 2007, Curtis 2007), l'effet de ce paramètre ne peut sans doute s'exprimer que sur une échelle spatiale plus vaste [~300 m (Curtis 2007) ; ~50 km (Thieltges & Reise 2006) ; ~20 km (Thieltges 2007)] que celle testée ici (~50 m).

Ainsi, l'échelle d'échantillonnage considérée dans cette étude est certainement trop petite pour exercer une ségrégation entre les peuplements parasitaires. Le potentiel de dispersion des cercaires, à cette échelle, efface les différences d'infestation des coques qui pourraient être liées à une répartition spécifique des hôtes-amont entre herbiers et sables nus. Cette étude a également contribué à la stratégie d'échantillonnage dans ces milieux sédimentaires caractérisés par une distribution en mosaïque des herbiers et des sables nus : l'homogénéité des peuplements parasitaires permet d'échantillonner indépendamment de la présence/absence des zostères et donc permet de choisir le substrat le plus ‘facile à travailler’ (en l'occurrence les sables nus).

5.3 EFFET DE LA DENSITE DE LA POPULATION HOTE *CERASTODERMA EDULE* SUR L'INFESTATION PARASITAIRE DES TREMATODES DIGENES

I INTRODUCTION

La distribution des parasites dans le double espace des sites et des espèces (Combes 1995) varie largement (Poulin 1998). Les trématodes digènes, parasites communs des écosystèmes côtiers, ont un rôle important dans la structuration et le fonctionnement des communautés intertidales (Sousa 1991, Mouritsen et Poulin 2002). Au sein des seconds hôtes intermédiaires, plusieurs facteurs agissent sur la distribution spatiale et temporelle des métacercaires, et sur l'intensité d'infestation. A l'échelle d'un écosystème, l'hétérogénéité de l'infestation des premiers hôtes (généralement des gastéropodes) est largement régulée par l'hôte définitif (Combes 2001) ainsi que par la taille des gastéropodes (Lauckner 1980, Thieltges et Reise 2007). En parallèle, la distribution des parasites dans ces premiers hôtes contribue fortement à la variabilité de l'infestation et de la prévalence parasitaire observée au niveau des populations en aval du premier hôte intermédiaire (Thieltges et Reise 2007). La coque *Cerastoderma edule*, bivalve suspensivore, est un hôte privilégié des trématodes digènes (de Montaudouin et al. 2000). Lorsqu'elle est deuxième hôte intermédiaire, elle s'infeste en ingérant les cercaires émises par les premiers hôtes intermédiaires (Wegeberg et al. 1999).

Le taux de filtration semble être un facteur important pour expliquer les variations observées de la charge parasitaire entre les individus aussi bien dans un site qu'entre sites (Mouritsen et al. 2003). A une petite échelle spatiale et en relation avec ce mode d'alimentation, il est évident que le temps d'immersion qui est en relation directe avec le temps de filtration augmente donc la probabilité d'infestation (Mouritsen et al. 2003, Thieltges et Reise 2007). Enfin, il existe généralement une corrélation positive entre le poids sec moyen de chair des bivalves et le taux de filtration (Riisgård 2001), le succès de l'infestation augmentant pour des coques de grande taille (Mouritsen et al. 2003).

Cependant, la taille des hôtes et le temps d'immersion ne semblent pas à eux seuls expliquer la variation de l'infestation. Il s'avère que la densité de la population de la coque est également un facteur majeur de régulation de l'infestation (Thieltges et Reise 2007). A une petite échelle spatiale (quelques mètres), l'impact de la densité et surtout de la biomasse de la population hôte sur la richesse spécifique et sur la charge parasitaire a été estimé.

II MATERIELS ET METHODE :

II.1 Echantillonnage et collecte de données

Entre juillet 2005 et octobre 2005, l'échantillonnage a concerné quatre stations sableuses (médiane entre 210 et 300 µm), nommées S1 à S4 (Figure 5.10). Un quadrat de 0,25 m² par station a été prélevé dans 10 cm de sédiments. Les coques récupérées après tamisage sur un vide de maille de 1 mm ont été mesurées au millimètre inférieur et comptées afin de déterminer leur densité.

Chaque mois, les tissus de huit coques (appartenant à la cohorte 2005) ont été écrasés entre deux larges lames de verre sous loupe binoculaire pour identifier et compter les parasites.

La biomasse des coques a été calculée à partir de la relation taille-poids (en poids sec) établie sur la base de 452 coques récoltées pendant un an (voir chapitre 3): $\log_{10} W = 2,55 \times \log_{10} L - 4,53$ ($r^2=0,86$), avec W : poids sec (PS) en g et L : longueur de la coquille en mm.

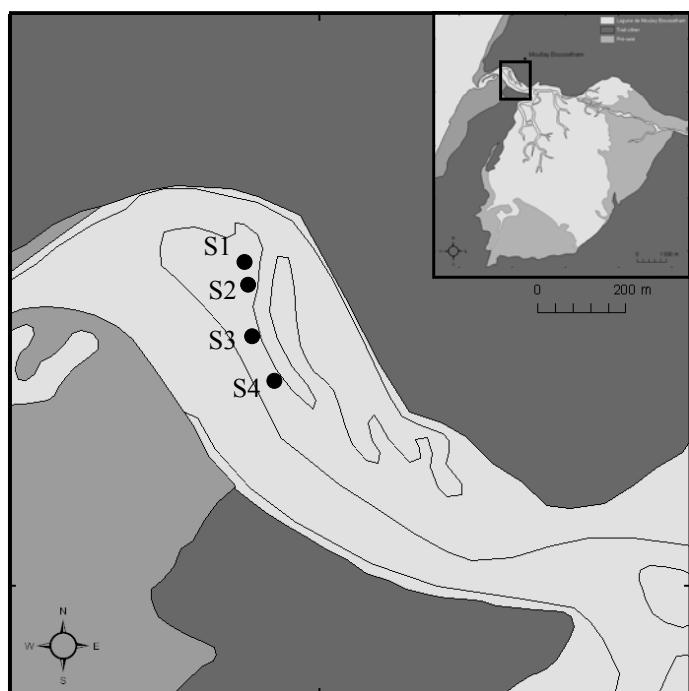


Figure 5.10 : Localisation des stations d'échantillonnage (S1 à S4) dans la zone intertidale en aval de la lagune Merja Zerga.

II.2 Analyse des données

L'effet de la densité de la coque sur la richesse spécifique et sur l'abondance parasitaire a été exploré par une ANOVA à deux facteurs, prenant comme variables dépendantes la richesse spécifique parasitaire individuelle et l'abondance parasitaire et comme facteurs indépendants le temps et les stations (sélectionnées selon leur densité en coques). Les abondances des parasites ont été comparées entre stations pour une même date d'échantillonnage par le test non paramétrique de Kruskal-Wallis (K-W) et entre dates d'échantillonnage consécutives pour chaque station par le test non paramétrique de Kolmogorov-Smirnov (K-S).

III RESULTATS

III.1 Evolution de la densité et de la biomasse des coques dans les quatre stations

Les quatre stations ont des biomasses différentes ($p<0,05$). La biomasse totale de coque de S1 est comprise entre 14,8 et 19,4 g (PS).m⁻². La biomasse en S2 fluctue entre 27,8 et 51,7 g(PS).m⁻², celle de S3 entre 57,6 et 108,0 g(PS).m⁻², et celle de S4 entre 43,9 et 112,2 g(PS).m⁻² (Figure 5.11).

De juillet à octobre, les densités totales de coques étaient comprises entre 184 et 276 ind.m⁻² pour la station S1, tandis que des densités plus importantes ont été notées pour les stations S2 (entre 748 et 792 ind.m⁻²) et S3 (entre 1332 et 1600 ind.m⁻²). La station S4 a présenté une diminution notable au cours du temps, de 1560 à 420 ind.m⁻² (Figure 5.12).

III.2 Richesse spécifique et abondance des trématodes

Pour les 160 coques analysées, six espèces de trématodes digènes utilisant la coque comme deuxième hôte intermédiaire ont été recensées (Tableau 5.7). Les longueurs moyennes des coques concernées par l'analyse parasitaire étaient comprises entre 13 et 19 mm (Tableau 5.8). La richesse spécifique en métacercaires de trématodes a été similaire entre les stations (ANOVA, $F=0,65$, $p=0,58$), avec une augmentation au cours du temps (ANOVA, $F=6,6$, $p<0,001$) (Tableau 5.8)

Tableau 5.7 : Abondance moyenne (\pm écart type) des parasites trématodes digènes utilisant la coque comme deuxième hôte intermédiaire trouvés dans les coques de la cohorte 2005 des quatre stations de la lagune de Merja Zerga (N= 160 coques)

Espèces	Familles	Station			
		S1	S2	S3	S4
<i>Meiogymnophallus minutus</i>	Gymnophallidae	165,3 \pm 88,9	162,6 \pm 83,1	229,1 \pm 140,5	181,5 \pm 79,4
<i>Curtuteria arguinae</i>	Echinostomatidae	5,2 \pm 1,8	3,9 \pm 2,6	4,3 \pm 3,6	2,3 \pm 1,2
<i>Himasthla quissetensis</i>					
<i>Himasthla interrupta</i>					
<i>Diphterostomum brusinae</i>	Zoogonidae	0,2 \pm 0,1	0	0,3 \pm 0,3	0,2 \pm 0,1
<i>Psilostomum brevicole</i>	Psilostomidae	0	0	0	0
Richesse spécifique moyenne		2,3 \pm 0,2	2,3 \pm 0,3	2,3 \pm 0,6	2,1 \pm 0,5

Tableau 5.8 : Longueur moyenne (\pm écart type) des coques analysées dans les quatre stations de la lagune Merja Zerga.

	S1	S2	S3	S4
Juillet 2005	14,3 \pm 0,9	13,9 \pm 2,9	14,0 \pm 1,1	13,0 \pm 1,3
Août 2005	15,9 \pm 0,6	16,6 \pm 0,5	15,5 \pm 0,8	16,1 \pm 0,8
Septembre 05	17,1 \pm 0,8	16,8 \pm 0,7	17,6 \pm 0,6	17,3 \pm 0,9
Octobre 05	18,8 \pm 1	17,9 \pm 1	17,5 \pm 1,3	18,0 \pm 2

Tableau 5.9 : Anova à deux facteurs (Station et date) comparant la richesse spécifique des trématodes de la coque *Cerastoderma edule* de Merja Zerga.

	DDL	F	p
Station	3	0,2	0,59
Date	3	2,6	0,00
Station-date	9	1,1	0,004

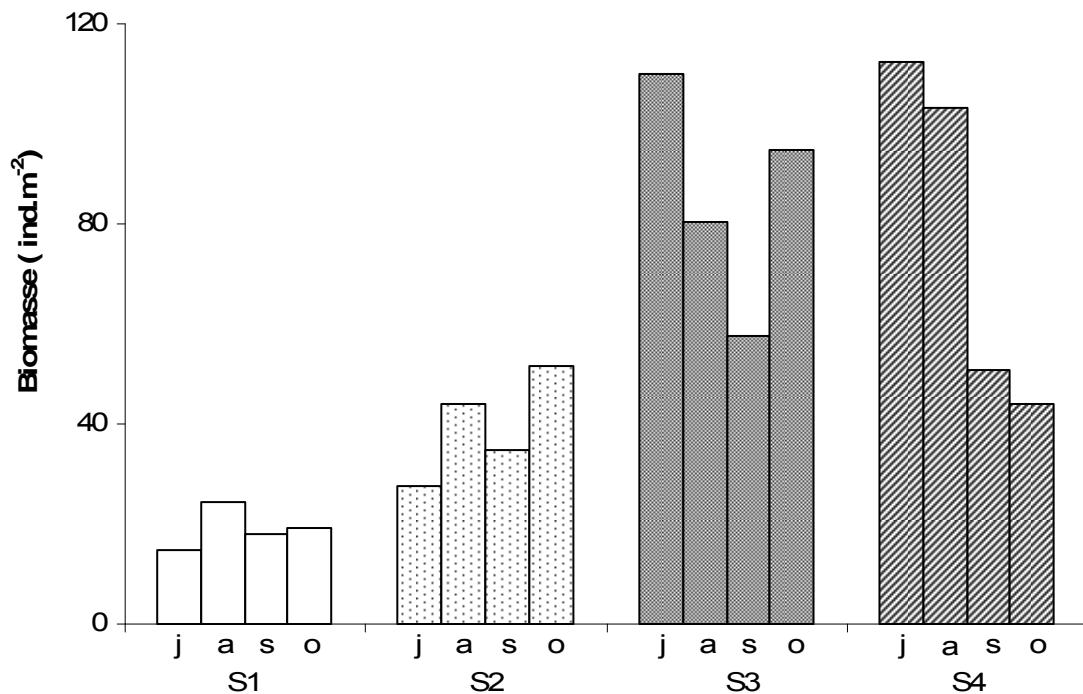


Figure 5.11 : Biomasse des coques dans les quatre stations de la lagune de Merja Zerga en juillet, août, septembre et octobre 2005.

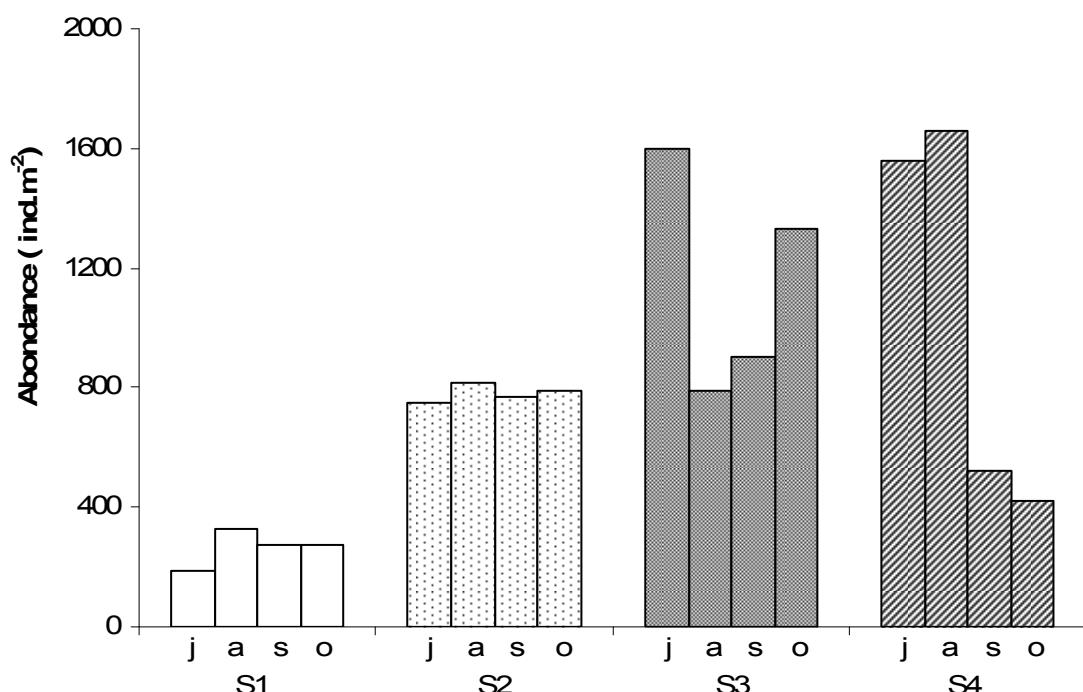


Figure 5.12 : Abondance des coques prélevées dans les quatre stations de la lagune de Merja Zerga en juillet, août, septembre et octobre 2005.

Pour les analyses statistiques ultérieures, les taxons *Curtuteria arguinae*, *Himasthla quissetensis* et *Himasthla interrupta* ont été poolés au niveau de la famille (les échinostomatidés). Les deux espèces *Diphtherostomum brusinae* et *Psilostomum brevicole* n'ont pas été intégrées en raison de leur très faible abondance (Tableau 5.7).

Une corrélation négative entre l'abondance moyenne des métacercaires d'échinostomatidés et la biomasse des coques des stations par mois est apparue (K-W : juillet, $H=11$, $p=0,01$; septembre, $H=15,47$, $p=0.001$; octobre, $H=8,31$, $p=0,04$), sauf pour le mois d'août (KW, $H=3,17$, $p=0,36$). En juillet et septembre, les stations S1 et S2 (faibles biomasses de coque) ont présenté des abondances d'échinostomes supérieures (x_2) à S3 (K-S, $p<0,05$) et S4 (K-S, $p<0,05$). En octobre, l'effet de la biomasse sur l'infestation parasitaire s'est encore fait ressentir sans qu'il ait été possible de discriminer les stations (Figure 5.13).

Pour chaque mois, l'abondance de *Meiogymnophallus minutus* a affiché des différences significatives entre les stations mais sans pour autant montrer d'évolution positive avec la biomasse des coques (K-W : juillet, $H=12,3$, $p=0,006$; août, $H=20,7$, $p<0,001$; septembre, $H=17,78$, $p<0,001$; octobre, $H=18,81$, $p<0,001$). S1 a présenté une abondance en *M. minutus* élevée par rapport à S3 et S4 (K-S, $p<0,05$) seulement pour le mois de juillet. Ensuite, S3 a abrité plus de métacercaires de ce parasite pour les mois de septembre et octobre (Figure 5.14).

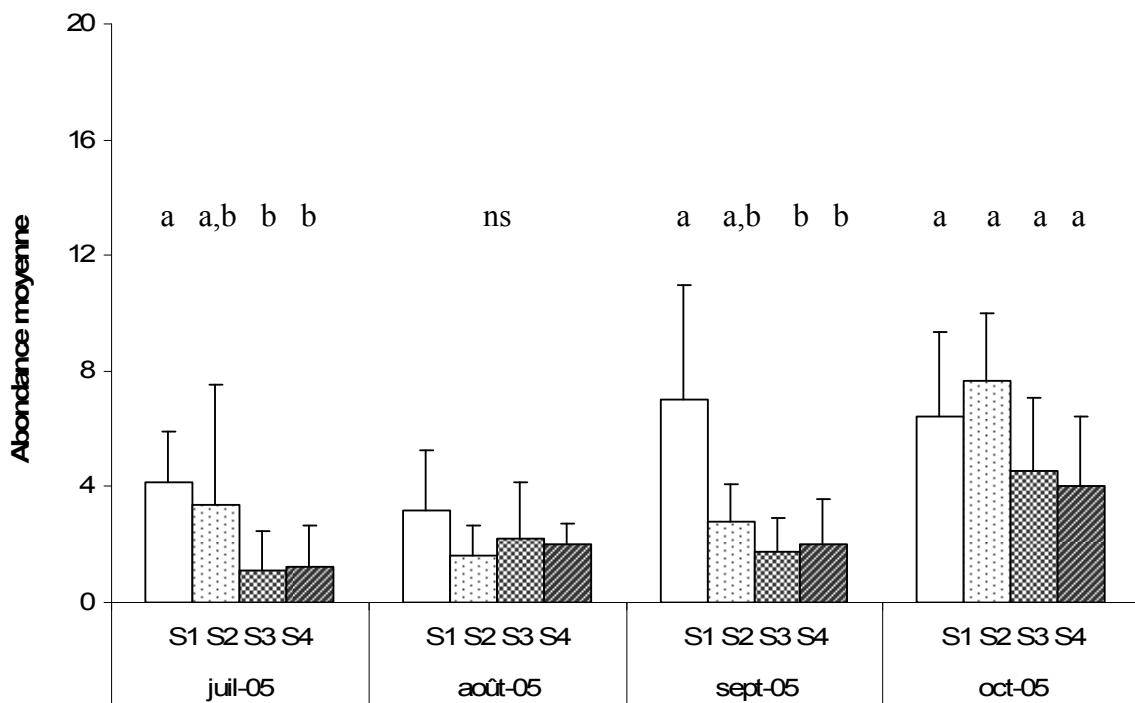


Figure 5.13 : Abondance moyenne (\pm écart type) des métacercaires de la famille des Echinostomatidae dans les quatre stations pour les mois de suivi juillet, août, septembre et octobre 2005. Les lettres a et b correspondent aux groupes (significativement similaires $p>0.05$) constitués à partir des résultats du test de Kolmogorov-Smirnov.

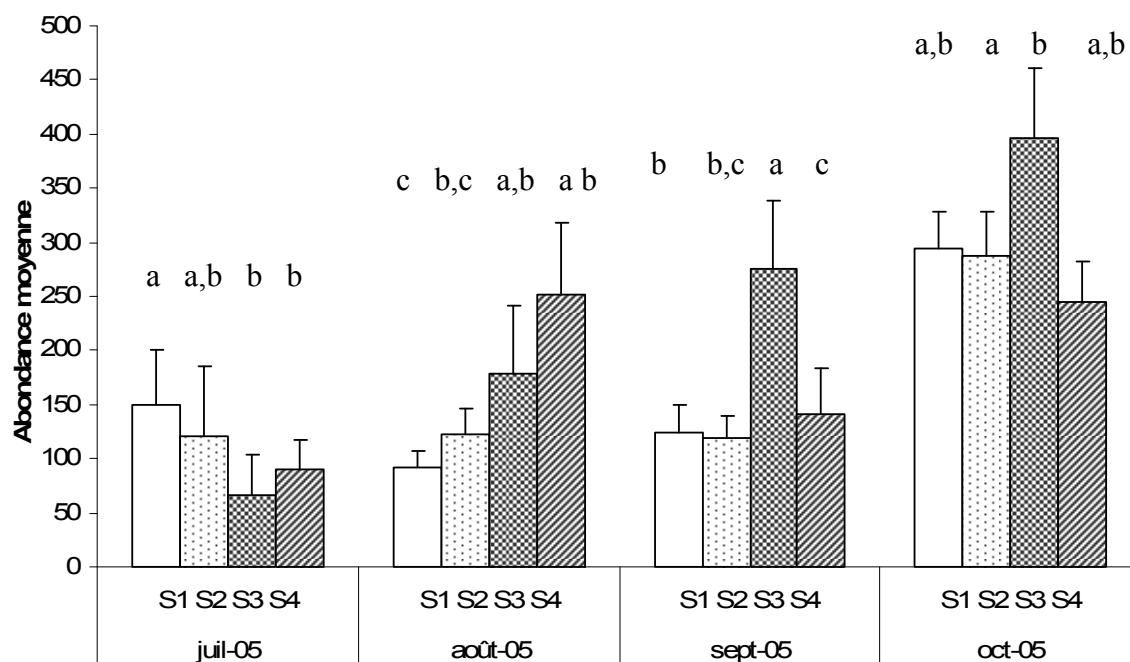


Figure 5.14 : Abondance moyenne (\pm écart type) des métacercaires de *Meiogymnophallus minutus* dans les quatre stations pour les mois de suivi juillet, août, septembre et octobre 2005. Les lettres a, b et c correspondent aux groupes (significativement similaires $p>0.05$) constitués à partir des résultats du test de Kolmogorov-Smirnov

IV DISCUSSION

La période des quatre mois sélectionnés correspondait à une époque où la biomasse totale des coques dans chacune des stations était relativement stable, et pouvait être mise en relation avec l'infestation des coques nouvellement recrutées (2005). L'étude n'a pu être prolongée dans le temps à cause de la disparition des coques de la station S1.

Dans le souci de minimiser les facteurs pouvant interférer avec le facteur ‘densité’ de l’hôte, les stations ont été positionnées au même niveau hypsométrique, les coques appartenaient à la même classe de taille (cohorte 2005) et avaient colonisé le même type d’habitat (sables nus). Bien que les deux stations S3 et S4 soient proches de l’herbier à *Zostera noltii*, ceci ne constituait en aucun cas un facteur de variabilité de l’infestation. En effet, dans la lagune de Merja Zerga et sur une petite échelle (ordre métrique), Gam et al. 2009 (sous presse, chapitre 5.2) n’ont pas montré de différence entre les peuplements parasites pour des stations de même ordre de densité situées dans ces deux habitats différents (sable nu et herbier à zostère).

A une petite échelle (ordre métrique), la densité des coques n’a donc pas eu d’effet sur la richesse spécifique. Les mêmes espèces ont été recensées dans les coques des différentes stations. Le transport des cercaires par les masses d’eau pouvant atteindre deux km (de Montaudouin et al. 1998), il a assuré une certaine homogénéité de l’infestation en terme de diversité parasitaire (Lanceleur 2007).

Les deux autres stations S3 et S4 sont caractérisées par une biomasse en coque largement supérieure à S1 et S2, avec une tendance sur l’infestation parasitaire de la famille des échinostomes. Le calcul du nombre de métacercaires par unité de surface à partir des groupes a et b séparés par le test K-S (Figure 5.13) et à partir des abondances de coques (Figure 5.12), a permis de calculer une densité d’échinostomes, en juillet pour les groupes a et b, de l’ordre de 1746 et 1874 métacercaires.m⁻², respectivement ; et un pool de métacercaires en septembre pour les groupes a et b, de l’ordre de 2027 et 2100 métacercaires.m⁻². La similarité des abondances des métacercaires des coques des groupes a et b témoigne d’une disponibilité d’un nombre limitant de cercaires dans la masse d’eau : ainsi les coques issues des stations de forte biomasse exercent une ‘pression compétitive’ sur leur propre infestation. Nos résultats corroborent les travaux de Thieltges et Reise (2007) (hôte : *Cerastoderma edule*) et Mouritsen et al. (2003) (hôte : coque de la Nouvelle-Zélande, *Austrovenus*

stutchburyi) montrant une diminution du nombre de métacercaires de la famille des échinostomatidés en fonction des densités de l'hôte.

A l'opposé, le parasite *Meiogymnophallus minutus* ne semble pas être affecté par la biomasse des coques. En calculant la densité de métacercaires, on se rend compte que celle-ci n'est pas égale entre les groupes. Par exemple en juillet, pour le groupe a, le pool de métacercaires est de 60 137 métacercaires.m⁻² et celui du groupe b est de 88 071 métacercaires.m⁻². Cette différence pourrait s'expliquer par la proximité du premier hôte (*Scrobicularia plana*). Les deux stations sableuses S3 et S4 sont proches d'un habitat sablo-vaseux abritant une densité élevée de Scrobiculaires (observations personnelles, Bazairi 1999). En effet, l'abondance et la proximité du premier hôte sont positivement corrélées avec l'abondance des métacercaires (Poulin et Mouritsen 2004, Thieltges et Reise 2007).

En conclusion et sur une petite échelle spatiale, la densité de la population de coque semble avoir un effet sur l'intensité de l'infestation par les trématodes digènes. Ce résultat a été démontré expérimentalement par Thieltges et Reise (2007) pour des stations distantes d'approximativement 50 m. Dans le cas d'une plus large échelle spatiale (kilométrique), la densité de la population de la coque devient négligeable par rapport à d'autres facteurs, en l'occurrence la présence des premiers hôtes (Thieltges et Reise 2007).

Ainsi, et en complément de précédents résultats (Gam et al sous presse, chapitre 5.2), l'échantillonnage des coques *Cerastoderma edule* en vue d'une analyse de la communauté parasitaire doit prendre en considération en priorité la distance entre les stations (petite échelle spatiale de l'ordre métrique), puis les abondances de coques et enfin la nature de l'habitat (par exemple présence ou non d'herbier).

6. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les travaux menés au cours de cette thèse constituent au Maroc la première tentative pour évaluer l'importance de la contrainte parasitaire (trématodes digènes) dans la régulation des populations hôtes (coque *Cerastoderma edule*). Nos objectifs étaient d'étudier la dynamique globale du système trématodes digènes – coque dans deux lagunes atlantiques (Merja Zerga et Bassin d'Arcachon) soumises à un climat différent, ce qui sous-entendait une bonne compréhension de la dynamique de l'hôte d'une part et de la phénologie d'infestation d'autre part. En même temps, nous avons tenté de répondre aux questions suivantes : (1) Quelle est la diversité parasitaire de la coque dans sa limite sud de distribution ? (2) Est-ce que le parasitisme affecte les performances (notamment la production) des populations de coque et cela avec la même intensité, selon les deux environnements étudiés (lagune de Merja Zerga *versus* Bassin d'Arcachon) ? (3) Et dans le site pilote de Merja Zerga, quels sont les facteurs affectant l'infestation parasitaire et expliquant la variabilité d'infestation ?

Le premier résultat de ce travail a donc été de caractériser la dynamique de populations des coques, l'originalité résidant en la comparaison des lagunes de Merja Zerga et d'Arcachon (Banc d'Arguin). La diversité des mécanismes de régulation a été mise en évidence et a montré que leur influence variait dans le temps (par exemple le recrutement à Merja Zerga semble être une année contrôlée par la prédation et une autre année par les mouvements sédimentaires) et dans l'espace (nombreux paramètres divergeant entre les deux lagunes). Il est aussi apparu des similitudes, notamment concernant la température au moment du recrutement. Dans les deux lagunes et durant les deux années, le recrutement principal s'opère pour une température de 19°C, et donc avec un décalage temporel avec la position latitudinale de chaque site. A Merja Zerga, le recrutement est précoce entre avril-mai alors qu'il est entre juin-juillet pour Arguin. La production connaît des variations interannuelles en relation avec le succès du recrutement, mais finalement la productivité ne varie guère. Au final, en regroupant années et sites, la variabilité intra- et inter-site de la dynamique de population de la coque a été expliquée en grande partie par quatre facteurs : la température, la prédation, la compétition et la dynamique sédimentaire. A ce stade, la place du parasitisme n'avait pas été prise en compte, comme dans la plupart des études de dynamique des populations.

L'inventaire des trématodes digènes des populations de coque de Merja Zerga est le premier du genre dans cette partie du monde. Il apporte de précieux renseignements sur la diversité parasitaire et permet de compléter le gradient de connaissance qui s'étend du Danemark (Jensen 1999, Lauckner 1984) jusqu'au Portugal (Russell-Pinto 2006). Désormais

la distribution des parasites digènes de la coque s'étend jusqu'au sud du Maroc -la baie de Dakhla- (de Montaudouin et al. 2009). Le long de ce gradient nord-sud de la côte atlantique, il apparaît que parmi les systèmes lagunaires et estuariens où la coque abrite une richesse parasitaire élevée (entre 11 et 13 taxons), on note la Mer des Wadden (Thielges 2006), Arguin (présente étude, de Montaudouin 2000, Desclaux 2003), la Ria de Aveiro au Portugal (Russell-Pinto 2006) et Merja Zerga (présente étude). Trois de ces systèmes (Mer des Wadden, Arguin et Merja Zerga) sont des milieux lagunaires avec une relative conservation des sites. En effet plusieurs études montrent l'importance des lagunes dans la favorisation des cycles parasitaires et ce en raison de leur biodiversité élevée (Thomas 1997, Bartoli 1976). Cependant, la diversité est souvent liée à l'effort de recherche, élevé il est vrai sur ces sites.

Finalement, l'éloignement géographique et climatique n'a eu qu'un faible retentissement sur la structure des peuplements parasitaires au vu des résultats comparés de Merja Zerga et Arguin. Le même hôte, dans un environnement similaire (hormis le climat) et avec des hôtes amont et aval identiques, abrite les mêmes communautés parasitaires. Il semble donc que la composante climatique, tant qu'elle ne bouleverse pas la distribution des hôtes, affecte peu la composition parasitaire. L'abondance relative de chaque espèce est ensuite la résultante de mécanismes plus fins, à petite échelle.

Les deux sites présentent donc deux riches communautés parasitaires regroupant à Merja Zerga et à Arguin, respectivement, 69% et 81% de la richesse parasitaire connue des coques. Des corrélations positives ont été établies entre la diversité des oiseaux et la diversité des trématodes (Hechinger et Lafferty 2005) et entre la richesse spécifique des trématodes et la richesse spécifique des invertébrés benthiques (Hechinger et al. 2007). Ces constats positionnent ainsi les trématodes comme d'excellents bioindicateurs de la biodiversité. De plus, transmis par voie trophique aux hôtes définitifs, ces parasites sont des indicateurs directs des liens trophiques dans un écosystème (Marcogliese et Cone 1998). De ce fait, une nouvelle approche scientifique est en phase de maturation, qui consiste en l'utilisation des trématodes pour la mesure de la biodiversité, en raison des faibles coûts et effort investis (Hechinger et al. 2007). Dans cette perspective, la poursuite de l'étude de l'évolution du système trématodes digènes – coque dans sa limite sud serait un outil pertinent pour évaluer la qualité des milieux. En raison de l'évolution rapide des systèmes lagunaires en relation avec des changements intrinsèques et/ou en relation avec les changements globaux, en particulier le réchauffement climatique, cet outil permettra d'anticiper les variations potentielles pouvant

affecter la biodiversité de ces milieux et par la suite prédire les scénarii éventuels pouvant affecter les sites plus au nord. L'une de ses forces est son côté intégrateur lié à la complexité du cycle de vie des trématodes. Mais sa faiblesse réside aussi dans ce cycle complexe : un parasite qui disparaît est la conséquence d'un dérèglement environnemental qui peut avoir touché l'un des hôtes, l'une des phases de dispersion, ou l'ensemble ! Cette démarche peut néanmoins s'inscrire dans les plans prévisionnels de la gestion et de la conservation de la biodiversité des milieux littoraux.

L'étude du comportement du système parasite-hôte en limite sud de distribution de la coque a permis de relativiser l'importance de la température dans la dynamique de l'hôte et des parasites. La comparaison simultanée avec des SPH similaires au centre de l'aire de distribution de la coque a mis en évidence des augmentations épisodiques de l'infestation parasitaire de la coque en fonction de la température, surtout à Arguin. A Merja Zerga, l'occurrence d'une température optimale pour la libération des cercaires par les premiers hôtes suppose que ces augmentations épisodiques observées pendant l'hiver et le début du printemps sont en relation avec la présence de l'hôte définitif puisque cette lagune constitue l'un des sites d'hivernage important de la côte marocaine. Ainsi dans la limite sud, la température ne semble pas être le facteur limitant contrairement aux sites plus au nord (Europe). Des études antérieures ont montré une très grande importance de la température, en définissant des fenêtres thermiques pour l'infestation parasitaire. Desclaux et al. (2004) avaient observé une infestation des coques par l'espèce *Himasthla quissetensis* en relation avec l'augmentation de la température de la masse d'eau, à des températures dépassant 17°C. Ainsi dans une situation de réchauffement climatique, et si la température des masses d'eau du Bassin d'Arcachon devenait similaire à celle de Merja Zerga, la température pourrait devenir aussi à son tour moins limitante. En revanche, rien ne dit qu'on observerait une augmentation de l'infestation, puisque les abondances parasitaires à Merja Zerga et à Arguin sont du même ordre de grandeur. Une perspective de recherche, dans ce cadre, serait d'estimer sur le terrain et expérimentalement les températures induisant l'émission des cercaires dans les deux sites afin de voir si un même SPH sous deux climats différents est entièrement thermo-dépendant dans son fonctionnement ou si des mécanismes d'adaptation (d'évolution ?) apparaissent.

Cette étude est aussi la première qui a tenté d'estimer l'impact des parasites digènes en situation normale sur la production et la productivité de leur population-hôte. Par 'situation

normale', nous entendons des prévalences et des abondances parasitaires telles qu'observées classiquement, et non des évènements relativement exceptionnels où les prévalences de parasites utilisant leur hôte en premier hôte intermédiaire seraient élevées (Jensen et Mouritsen 1992, Jonsson et André 1992, Blanchet et al. 2003, Thieltges 2006a). Un effet assez modéré a finalement été mis en évidence, cependant un peu plus marqué dans la lagune de Merja Zerga. Cette différence d'effet, bien que légère, dénote d'un gradient positif de virulence en allant du nord vers le sud. En effet, l'augmentation de la température accélère le taux de croissance, le développement et la maturation des organismes. Par conséquent les parasites peuvent compléter leur cycle de vie, aussi complexe soit-il, plus rapidement (Marcogliese 2001). En général, le réchauffement climatique peut causer l'augmentation du développement et la survie des pathogènes, l'augmentation des maladies et la susceptibilité des hôtes (Harvell et al. 2002).

Dans le chapitre 4, deux familles de trématodes (les échinostomatidés et les gymnophallidés) se sont montrées les plus contributives dans la mortalité parasito-dépendante observée. Ces modèles sont intéressants car retrouvés presque similaires à l'autre bout du monde, en Nouvelle-Zélande (Mouritsen et Poulin 2003, Babirat et al. 2004, Leung et Poulin 2006). Des comparaisons pourraient donc être tentées, apportant toujours leur lot d'informations nouvelles. Une association particulière ('non-random pattern of association') a été observée par Poulin (2000), par Leung et Poulin (2007a,b) et par Thomas et al. (1998). En effet, les échinostomatidés, par leur capacité à changer le comportement de la coque, obligent celle-ci à se positionner en surface du sédiment et ainsi la rendre plus vulnérable à la prédation. Les gymnophallidés profitent de cette manipulation pour transmettre leurs larves au prédateur et compléter leur cycle de vie. Une situation presque similaire a été observée pour les coques de Merja Zerga (Figure 6.1). Le scénario proposé montre l'évolution de l'effet des deux familles sur la mortalité des coques. En premier lieu, les échinostomatidés causent des mortalités de coque, ensuite les coques qui restent dans le milieu continuent de s'infester et en deuxième lieu les coques qui sont hautement infestées par les échinostomatidés et les gymnophallidés causent la mort des coques. Finalement, il ne reste dans le milieu que les coques avec peu de gymnophallidés et d'échinostomatidés. Le même scénario a été observé entre novembre 2006 et décembre 2007 pour les coques de la cohorte 2006 et entre février 2005 et avril 2006 pour la cohorte 2005. A ce stade, on ne peut parler d'association entre les deux familles de digènes car on manque encore d'informations mais on peut prévoir de mettre en place des expériences en cage *in situ* pour pouvoir confirmer cette association.

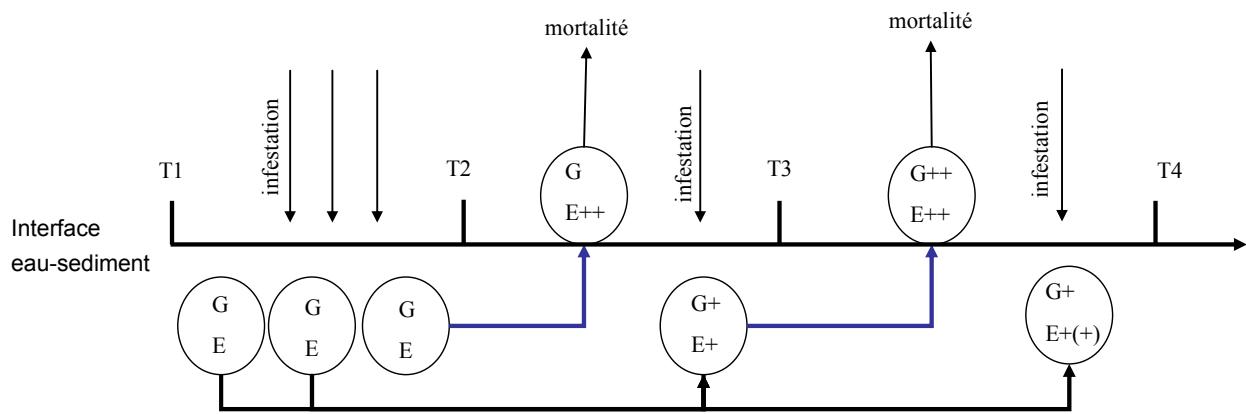


Figure 6.1 : Schéma conceptuel proposant un scénario d'infestations successives des coques par les gymnophallidés et les échinostomatidés et l'évolution de leurs effets sur la mortalité des coques. G: Gymnophalidés, E: Echinostomatidés, T1 à T4: évolution temporelle mensuelle, + : augmentation de l'abondance moyenne des métacercaires des parasites, Les cercles représentent l'hôte (la coque *Cerastoderma edule*), les flèches en bleu représentent la remontée des coques en surface,

Enfin, cette thèse contribue à la compréhension des mécanismes sous-tendant l'infestation parasitaire dans la lagune de Merja Zerga. Un effort particulier a été porté sur trois facteurs très peu explorés dans cette thématique : l'effet de la présence de l'herbier *Zostera noltii*, l'effet de la position subtidale/intertidale et de la position par rapport à la communication avec l'océan, et l'effet de la densité de coque sur l'infestation parasitaire. Bien que l'herbier puisse apporter une diversité élevée d'hôtes potentiels, que l'augmentation du temps d'infestation en relation avec le temps d'immersion (intertidal/subtidal) soit logique, et que des densités faibles devraient favoriser une infestation individuelle élevée, l'effet observé de ces trois facteurs sur l'infestation de la coque par les trématodes est modeste. C'est particulièrement en raison de l'échelle spatiale prise en considération, de l'ordre de quelques mètres, sachant que la dispersion des cercaires peut être de l'ordre kilométrique.

Le changement climatique est certainement sans équivoque et est largement reconnu comme une sérieuse menace pour l'environnement mondial (GIEC 2007). Les observations effectuées sur tous les continents et dans la plupart des océans montrent qu'une multitude de systèmes naturels sont touchés par les changements climatiques régionaux, en particulier par la hausse des températures. Une compréhension des changements de structure de communautés manifestés le long de gradients latitudinaux serait une démarche de grande importance pour une meilleure prévision des effets des changements climatiques sur les

biocénoses marines et côtières. Notre modèle trématodes digènes – coque est donc très important parce qu'il se distribue sur toute la côte nord atlantique. La poursuite de l'étude de ce système à long terme et sur d'autres sites plus au nord, par exemple en Mer des Wadden, permettra d'élaborer des modèles de prédition de l'effet des changements climatiques sur ce modèle en particulier et sur la biodiversité en relation avec chaque parasite en général.

BIBLIOGRAPHIE

- 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.
- André C, Rosenberg R** (1991) Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Series* 71 : 227-234.
- Attrill MJ, Stafford R, Rowden AA** (2001) Latitudinal diversity patterns in estuarine tidal flats: indications of a global cline. *Ecography* 24 : 318-324.
- Azeroual A, Crivelli Aj, Yahyaoui A, Dakki M** (2000) L'ichtyofaune des eaux continentales du Maroc. *Cybium* 24(3) suppl: 17-22.
- Babirat C, Mouritsen KN, Poulin R** (2004) Equal partnership : two trematode species, not one, manipulate the burrowing behaviour of the New Zealand cockle, *Austrovenus stutchburyi*. *Journal of Helminthology* 78 : 195-199.
- Bachelet G, Guillou J, Labourg P-J** (1992) Adult-larval and juvenile interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule* (L.): field observations and experiments. In proceeding of the 25th EMBS, Marine Eutrophisation and Population Dynamics (Ed. Colombo G. et al.), Ulsen & Ulsen : 175-182.
- Bachelet G, Simon-Bouhet B, Desclaux C, Garcia-Meunier P, Mairesse G, de Montaudouin X, Raigné H, Randriambao K, Sauriau P-G, Viard F** (2004) Invasion of the eastern Bay of Biscay by the nassariid gastropod *Cyclope neritea* : origin and effects on resident fauna. *Marine Ecology Progress Series* 276 : 147-159.
- Bartoli P** (1974) Recherche sur les Gymnophallidae F.N. Morozov, 1955 (Digenea), parasites d'oiseaux des côtes de Camargue: systématique, biologie et écologie. Doctorat ès-Sciences, 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, Boudouresque CF** (1997) Transmission failure of parasites (Digenea) in sites colonized by the recently introduced invasive alga *Caulerpa taxifolia*. *Marine Ecology Progress Series* 154 : 253-260.
- Bartoli P, Jousson O, Russell-Pinto F** (2000) The life cycle of *Monorchis parvus* (Digenea: Monorchiidae) demonstrated by developmental and molecular data. *Journal of Parasitology* 86 : 479-489.
- Baudrimont M, de Montaudouin X, Palvadeau A** (2006) Impact of digenean parasites infection on metallothionein synthesis by the cockle (*Cerastoderma edule*): a multivariate field monitoring. *Mar. Poll. Bull.* 52: 494-502.

- Bayed A, Bazairi H, Benhoussa A, Qninba A** (1998) Pêche artisanale dans la lagune de Merja Zerga. Rapport pour l'administration des Eaux et Forêts et de la conservation des sols et Programme MedWet, 70p
- Bazaïri H** (1999) La faune macrobenthique de la lagune de Moulay Bousselham. Structure des peuplements et successions spatio-temporelles. Thèse Doctorat, Université Mohammed V - Agdal, Rabat.
- Bazaïri H, Bayed A, Glémarec M, Hily C** (2003) Spatial organisation of macrozoobenthic communities in response to environmental factors in a coastal lagoon of the NW African coast (Merja Zerga, Morocco). *Oceanologica Acta* 26 : 457-471.
- Bazaïri H, Bayed A, Hily C** (2005) Structure et bioévaluation de l'état écologique des communautés benthiques d'un écosystème lagunaire de la côte atlantique marocaine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 328 : 977-990.
- Benbakhta B** (1994) Structure et dynamique du zooplancton de la lagune de Moulay Bousselham (Maroc). Doctorat 3^{ème} Cycle, Université Mohammed V – Agdal, Rabat.
- Benmessouad F** (1987) Etude de deux mollusques lamellibranches (*Cerastoderma edule* et *Venrupis decussata*) dans l'estuaire du Bou Regreg - Maroc. Doctorat 3^{ème} Cycle, Université Mohammed V – Agdal, Rabat.
- Bergayou H, Moukrim A** (2005) *Cerastoderma edule* (Linné, 1758) et *Scrobicularia plana* (da Costa, 1778): étude comparative de la croissance et des générations annuelles dans l'estuaire de l'Oued Souss (Sud-ouest du Maroc), sous climat aride. *Haliotis* 35 : 19-28.
- Beukema JJ, Dekker R** (2005) Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. *Marine Ecology Progress Series* 287 : 149-167.
- Beukema JJ, Dekker R** (2006) Annual cockle *Cerastoderma edule* production in the Wadden Sea usually fails to sustain both wintering birds and a commercial fishery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 309: 189-204.
- Beukema JJ, Dekker R, Essink K, Michaelis H** (2001) Synchronized reproductive success of the main bivalve species in the Wadden Sea: causes and consequences. *Marine Ecology Progress Series* 211 : 143-155.
- Bhattacharya CG** (1967) A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics* 23 : 115-135.
- Bidet JC, Carruesco C, Gensous B** (1977) Un milieu sédimentaire actuel : la lagune de Moulay-Bou-Salham (côte atlantique marocaine). *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux, 22 : 189-230.
- Blanchet H, Raymond N, de Montaudouin X, Capdepuy M, Bachelet G** (2003) Effects of digenean trematodes and heterotrophic bacteria on mortality and burying capability of

the common cockle *Cerastoderma edule* (L.). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 293 : 89-105.

Bos OG, Hendriks AJ, Strasser M, Dolmer P, Kamermans P (2006) Estimation of food limitation of bivalve larvae in coastal waters of north-western Europe. J. Sea Res. 55 : 191-206.

Bouchet JM (1968) Etude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. Thèse doctorat d'Etat, Université Bordeaux 1.

Bouchet JM (1993) Stratifications, fronts halins dans une lagune mésotidale (Bassin d'Arcachon -France). In: Sorbe JC & Jouanneau (eds)- 3^{eme} Colloque international d'océanographie du Golfe de Gascogne, Station Marine d'Arcachon, 33-39.

Bouma H, Duiker JMC, de Vries PP, Herman PMJ, Wolff WJ (2001) Spatial pattern of early recruitment of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relation to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat. Journal of Sea Research 45 : 79-93.

Bourget E, Brock V (1990) Short-term shell growth in bivalves: individual, regional, and age-related variations in the rhythm of deposition of *Cerastoderma* (=Cardium) *edule*. Mar. Biol. 106: 103-108.

Bowers EA (1969) *Cercaria bucephalopsis haimeana* (Lacaze-Duthiers, 1854) (Digenea: Bucephalidae) in the cockle, *Cardium edule* L. in South Wales. Journal of Natural History 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). Systematic Parasitology 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). Parasitology Research 82 : 505-510.

Boyden CR (1971) A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. Journal of The Marine Biological Association. U.K. 51 : 605-622.

Brey T (ed) (2001) Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. Available:<http://www.awibremerhaven.de/Benthic/Ecosystem/Foodweb/Handbook/main.html>

Brock V (1980) Notes on relations between density, settling, and growth of two sympatric cockles, *Cardium edule* (L.) and *C. glaucum* (Bruguière). Ophelia Suppl. 1 : 241-248.

- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW** (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83, 575-583.
- Caira JN, Littlewood DTJ** (2001) Worms, Platyhelminthes. In: Levin SA (ed) *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol 5. Academic Press, London, 863-899.
- Carruesco C** (1989) Genèse et évolution de trois lagunes du littoral atlantique depuis l'holocène: Oualida - Moulay Bou Salham (Maroc) et Arcachon (France). Thèse Doctorat Université Bordeaux 1.
- Cheggour M, Chafik A, Langston WJ, Burt GR, Benbrahim S, Texier H** (2001) Metals in sediments and the edible cockle *Cerastoderma edule* from two Moroccan Atlantic lagoons: Moulay Bou Selham and Sidi Moussa. *Env. Poll.* 115: 149-160.
- 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*. *Transactions of the American Microscopical Society* 85 : 284-295.
- Ching HL** (1995) Evaluation of characters of the digenetic family Gymnophallidae Morozov, 1955. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52 : 78-83.
- Chubb JC** (1979) Seasonal occurrences of helminths in freshwater fishes. Part II. Trematoda. *Adv. Parasitol.* 17 : 141-3 13.
- Chubb JC** (1980) Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part III, Larval cestoda and nematode. *Advance Parasitology* 18 : 1-120.
- Clarke KR, Gorley RN** (2003) Primer 5 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research). Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, United Kingdom.
- 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. *American Naturalised* 138 : 866-880.
- Combes C** (1995) Interactions durables - Ecologie et évolution du parasitisme, Masson, Paris.
- Combes C, Fournier A, Moné H, Théron A** (1994) Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes. *Parasitology* 109 : 3-13
- Coustaub C, Renaud F, Delay B, Robbins I, Mathieu M** (1991) Mechanisms involved in parasitic castration: *In vitro* effects of the trematode *Prosthorhynchus squamatus* on the gametogenesis and the nutrient storage metabolism of the marine bivalve mollusc *Mytilus edulis*. *Experimental Parasitology* 73 : 36-43.

- Coustaub, C, Robbins I, Delay B, Renaud F, Mathieu M** (1993) The parasitic castration of the mussel *Mytilus edulis* by the trematode parasite *Prosthorhynchus squamatus*: specificity and partial characterization of endogenous and parasite-induced anti-mitotic activities. Comparative Biochemistry & Physiology 104A : 229-233.
- Craig LH** (1975) *Himasthla quissetensis* and *Lepocreadium setiferoides*: emergence patterns from their molluscan host, *Nassarius obsoletus*. Experimental Parasitology 38 : 56-63.
- Creek GA** (1960) The development of the Lamellibranch *Cardium edule* L. Proc Zool Soc Lond 135 : 243-260.
- Cribb TH** (2005) Digenea (endoparasitic flukes). In Rhode, K. (Ed) Marine Parasitology CSIRO Publishing Melbourne, p 76-87.
- Crisp DJ** (1984). Energy flow measurements. In: Holme N.A. & McIntyre A.D (Eds), Methods for the study of marine benthos. IBP book no. 16. Blackwell, Oxford.
- 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.
- Cross MA, Irwin SWB, Fitzpatrick SM** (2005) Effects of host habitat quality on the viability of *Cryptocotyle lingua* (Trematoda:Digenea) cercariae. Parasitology 130 : 195-201.
- Crowden AE, Broom DM** (1980) Effects of die eyefluke, *Diplostomum spathaceum*, on the behaviour of dace *Leuciscus leuciscus*. Anim. Behav. 28 : 287-294.
- Curtis LA** (1985) The influence of sex and trematode parasites on carrion response of the estuarine snail *Ilyanassa obsoleta*. Biological Bulletin 169 : 377-390.
- Curtis LA** (1987) Vertical distribution of an estuarine snail altered by a parasite. Science 235 : 1509-1511.
- Curtis LA** (1995) Growth, trematode parasitism, and longevity of a long-lived marine gastropod (*Ilyanassa obsoleta*). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 75 : 913-925.
- Curtis LA** (2005) Movements of *Ilyanassa obsoleta* (Gastropoda) on an intertidal sandflat. Marine Biology 148 : 307-317.
- Curtis LA** (2007) Larval trematode infections and spatial distributions of snails. Invertebrate Biology, 126 (3) : 235-246
- Curtis LA, Kinley JL, Tanner NL** (2000) Longevity of oversized individuals: growth, parasitism, and history in an estuarine snail population. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 80 : 811-820.

- Dakki M, Qninba A, El Agbani MA, Benhoussa A, Beaubrun PC** (2001) Waders wintering in Morocco: national population estimates, trends and site-assessments. *Wader Study Group Bull.* 96 : 47-59.
- Dame RF** (1996) Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach. CRC Press, Boca Raton.
- de Jong-Brink M, Bergamin-Sassen M, Solis Soto M** (2001) Multiple strategies of schistosomes to meet their requirements in the intermediate snail host. *Parasitology* 123 : 129-141.
- 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 Doctorat, Université Bordeaux 1.
- de Montaudouin X** (1996) Factors involved in growth plasticity of cockles *Cerastoderma edule* (L.) identified by field survey and transplant experiments. *Journal of Sea Research* 36 : 251-265.
- 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*. *Oceanologica Acta* 19 : 449-463.
- de Montaudouin X, Blanchet H, Kisielewski I, Desclaux C, Bachelet G** (2003) Digenean trematodes moderately alter *Hydrobia ulvae* population size structure. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83 : 297-305.
- de Montaudouin X, Jensen KT, Desclaux C, Wegeberg AM, Sajus MC** (2005) Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of *Himasthla quissetensis* (Echinostomatidae, Trematoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85 : 809-812.
- 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.
- de Montaudouin X, Thieltges DW, Gam M, Krakau M, Pina S, Bazaïri H, Dabouineau L, Russell-Pinto F, Jensen KT** (2009) Digenean trematode species in the cockle *Cerastoderma edule*: identification key and distribution along the North-East Atlantic shoreline. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, in press.
- de Montaudouin X, Wegeberg AM, Jensen KT, Sauriau PG** (1998) Infection characteristics of *Himasthla elongata* cercaria in cockles as a function of water current. *Diseases of Aquatic Organisms* 34 : 63-70.
- 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.

- Desclaux C** (2003) Interactions hôtes-parasites: diversité, mécanismes d'infestation et impact des trématodes digènes sur les coques *Cerastoderma edule* (mollusque bivalve) en milieu lagunaire macrotidal. Thèse Doctorat, Université Bordeaux 1.
- Desclaux C, de Montaudouin X, Bachelet G** (2004) Cockle (*Cerastoderma edule*) population mortality: the role of the digenetic parasite *Himasthla quissetensis*. *Marine Ecology Progress Series* 279 : 141-150.
- Desclaux C, Russell-Pinto F, de Montaudouin X, Bachelet G** (2006) First record and description of metacercariae of *Curtuteria arguinae* n. sp. (Digeneta: Echinostomatidae), parasite of cockles *Cerastoderma edule* (Mollusca: Bivalvia) in Arcachon Bay, France. *Journal of Parasitology* 92 : 578-587
- 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.
- Dias MP, Peste F, Granadeiro JP, Palmeirim JM** (2008) Does traditional shellfishing affect foraging by waders? The case of the Tagus estuary (Portugal). *Acta OEcologica* 33 : 188-196.
- Dobson A, Lafferty KD, Kuris AM, Hechinger RF, Walter J** (2008) Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *PNAS* 15 : 11482-11489.
- Donnelly FA, Appleton CC and Schutte CHJ** (1984) The influence of salinity on the cercariae of three species of *Schistosoma*. *International Journal Parasitology* 14 (1) : 13-21.
- Ducrotoy JP, Desprez M, Elkaim B** (1987) Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme. II. Impact de la dynamique biosédimentaire. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 49 : 231-241.
- 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: Elliott M, Ducrotoy J-P (eds) *Estuaries and Coasts: spatial and temporal intercomparisons*. Olsen et Olsen, p 173-184.
- El Agbani MA** (1997) L'hivernage des Anatidés au Maroc. Principales espèces et zones humides d'importance majeure. Thèse Doctorat d'Etat. Université Mohammed V - Agdal, Rabat.
- El Agbani MA, Dakki M, Beaubrun PC, Thévenot M** (1996) L'hivernage des Anatidés (Anatidae) au Maroc: effectifs et sites d'importance internationale et nationale. Intern. Conf. Anatidae 2000, Strasbourg, 5-9 Dec. 1994. Gibier Faune Sauvage, Game Wildl., 13 : 233-249.
- Eriksson S, Evans S, Tallmark B** (1975) On the coexistence of scavengers on shallow, sandy bottoms in Gullmar Fjord (Sweden): Adaptations to substratum, temperature, and salinity. *Zoon* 3 : 65-70.

- 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.
- Evans S** (1977) Growth, production, and biomass release of a non-stable population of *Cardium edule* L. (Bivalvia). *Zoon* 5 : 133-141.
- Fénies 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.
- Ferreira SM, Jensen KT, Pardal MA** (2005) Infection characteristics of a trematode in an estuarine isopod: influence of substratum. *Hydrobiologia* 539 : 149-155.
- Fingerut JT, Zimmer CA, Zimmer RK** (2003) Patterns and processes of larval emergence in an estuarine parasite system. *Biological Bulletin* 205 : 110-120.
- Fredensborg BL, Poulin R** (2006) Parasitism shaping host life-history evolution: adaptative responses in a marine gastropod to infection by trematodes. *Journal of Animal Ecology* 75 : 44-53.
- Fredensborg BL, Mouritsen KN, Poulin R** (2005) Impact of trematodes on host survival and population density in the intertidal gastropod *Zeacumantus subcarinatus*. *Marine Ecology Progress Series* 290 : 109-117.
- Fredensborg BL, Mouritsen KN, Poulin R** (2006) Relating bird host distribution and spatial heterogeneity in trematode infections in an intertidal snail-from small to large scale. *Marine Biology* 149 : 275-283.
- Fried B** (1997) An overview of the biology of trematode. In: Fried B, Graczyk TK (eds) *Advances in trematode biology*. CRC Press LLC, New York, p 1-30.
- Fried B, Craczyk TK** (1997) Advances in trematodes biology. CRC press Boca Raton New york, p 466.
- Fried B, King BW** (1989) Attraction of *Echinostoma revolutum* cercariae to *Biomphalaria glabrata* dialysate. *Journal of Parasitology* 75 : 55-57.
- Fried B, Ponder EL** (2003) Effects of temperature on survival, infectivity and *in vitro* encystement of the cercariae of *Echinostoma caproni*. *Journal of Helminthology*, 77 : 235-238.
- Fried B, Idris N, Ohsawa T** (1995) Experimental infection of juvenile *Biomphalaria glabrata* with cercariae of *Echinostoma trivolvis*. *Journal of Parasitology* 81 : 308-310.
- Fryer SE, Bayne CJ** (1990) *Schistosoma mansoni* modulation phagocytosis in *Biomphalaria glabrata*. *Journal of Parasitology* 76 : 45-52.

- Gam M, Bazaïri H, Jensen KT, de Montaudouin X** (2008) Metazoan parasites in an intermediate host population near its southern border: the common cockle (*Cerastoderma edule*) and its trematodes in a Moroccan coastal lagoon (Merja Zerga). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 88 : 357-364.
- Gaynilo FC, Sparre P, Pauly D** (2005) FAO-ICLARM stock assessment tools II - Revised version., Vol 8. FAO, Rome.
- Gassiat L** (1989) Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune-flèche littorale. Le Bassin d'Arcachon et la flèche du Cap Ferret. Thèse Doctorat, Université Bordeaux 1.
- GIEC** (2007) Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [équipe de rédaction principale, Pachauri, R.K. et Reisinger, A. (publié sous la direction de ~)]. GIEC, Genève, Suisse 103 pages.
- Glé C** (2007) Structure et dynamique des communautés microbiennes autotrophes et production primaire planctonique dans une lagune côtière macrotidale, le Bassin d'Arcachon. Facteurs de contrôle de type bottom-up. Thèse Doctorat, Université Bordeaux 1.
- Goater CP** (1993) Population biology of *Meiogymnophallus minutus* (Trematoda: Gymnophallidae) in cockles from the Exe Estuary. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 73 : 163-177.
- Goñi-Urriza M, de Montaudouin X, Guyonaud R, Bachelet G, De Wit** (1999) Effect of macrofaunal bioturbation on bacterial distribution in marine sandy sediments, with special reference to sulphur-oxidising bacteria. Journal of Sea Research 41 : 269-279.
- Gorbushin AM** (1997) Field evidence of trematode-induced gigantism in *Hydrobia* spp. (Gastropoda: Prosobranchia). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 77 : 785-800.
- Haas W** (1994) Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success. Parasitology 109 : 15-29.
- Haas W** (1997) Host recognition by trematode miracidia and cercariae. In: Fried B, Graczyk TK (eds) Advances in trematode biology. CRC Press, Boca Raton, p 196-227.
- Haas W** (2003) Parasitic worms: strategies of host finding, recognition and invasion. Zoology 106 : 349-364.
- Haberl B, Körner M, Spengler Y, Hertel J, Kalbe M, Haas W** (2000) Host-finding in *Echinostoma caproni*: miracidia and cercariae use different signals to identify the same snail species. Parasitology 120 : 479-486.
- Hakalahti T, Karvonen A, Valtonen ET** (2006) Climate warming and disease risks in temperate regions - *Argulus coegoni* and *Diplostomum spathaceum* as case studies. Journal of Helminthology 80 : 93-98.

- Hancock DA** (1967) Growth and mesh selection in the edible cockle (*Cardium edule* L.). J.Appl. Ecol. 4 : 137-157.
- Hansen EK, Poulin R** (2005) Impact of a microphallid trematode on the behaviour and survival of its isopod intermediate host: phylogenetic inheritance? Parasitology Research 97 : 242-246.
- Harvell CD, Mitchell CE, Ward JR, Altizer S, Dobson AP, Ostfeld RS, Samuel MD** (2002) Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. Science 296 (5576): 2158 – 2162.
- Hayward PJ, Ryland JS** (1990) The Marine Fauna of the British Isles and Nort-West Europe. Clarendon Press, Oxford..
- Hechinger RF, Lafferty KD, Huspeni TC, Brooks JB, Kuris AM** (2007) Can parasites be indicators of free-living diversity? Relationships between species richness and the abundance of larval trematodes and of local benthos and fishes. Oecologia 151 : 82-92.
- Helluy S** (1983a) Relations hôtes-parasite du trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940). II- Modifications du comportement des *Gammarus* hôtes intermédiaires et localisation des métacercaires. Annales de Parasitologie Humaine Comparée 58 : 1-17.
- Helluy S** (1983b) Un mode de favorisation de la transmission parasitaire: la manipulation du comportement de l'hôte intermédiaire. Revue d'Ecologie (Terre Vie) 38 : 211-223.
- Hibbert CJ** (1976) Biomass and production of bivalve community on an intertidal mud-flat. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 25 : 249-261.
- Hiddink JG, Marijnissen SAE, Troost K, Wolff WJ** (2002) Predation on 0-group and older year classes of the bivalve *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic predators. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 269 : 223-248.
- Holmes JC, Bethel WH** (1972) Modification of intermediate host behaviour by parasites. Zoological Journal of the Linnean Society 51 : 123-149.
- Hulscher JB** (1982) The oystercatcher as a predator of *Macoma* in the Dutch Wadden Sea. Ardea 70 : 89-152.
- Humbert E, Coustau C** (2001) Refractoriness of host haemocytes to parasite immunosuppressive factors as a putative resistance mechanism in the *Biomphalaria glabrata-Echinostoma caproni* system. Parasitology 122 : 651-660.
- Hurd H** (2001) Host fecundity reduction: a strategy for damage limitation? Trends in Parasitology 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. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 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. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 185 : 1-17.
- Hyman LH** (1967) The invertebrates Mollusca I (vol. VI). McGraw-Hill, New York.
- Iakovleva NV, Shaposhnikova TG, Gorbushin AM** (2006) Rediae of echinostomatid and heterophyid trematodes suppress phagocytosis of haemocytes in *Littorina littorea* (Gastropoda: Prosobranchia). *Experimental Parasitology* 113 : 24-29.
- I.F.R.E.MER** (1997) Etude intégrée du Bassin d'Arcachon. IFREMER.
- Iglesias JIP, Navarro E** (1990) Shell growth of the cockle *Cerastoderma edule* in the Mundaca estuary (North Spain). *Journal of Molluscan Studies* 56 : 229-238.
- Ivell R** (1981) A quantitative study of a Cerastoderma - Nephthys community in the Limfjord, Denmark, with special reference to production of cerastoderma edule. *J. Moll. Stud.* 47: 147-170.
- 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, 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 Burry Inlet Symposium — Problems of Osmoll Estuary Quadrant, Swansea, University College of Swansea, p 1-16.
- James BL, Sannia A, Bowers EA** (1977) Parasites of birds and shellfish. In: Nelson-Smith A, Bridges EM (eds) Problems of a small Estuary. Publication of the Institute of Marine Studies and Quadrant Press, 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 Doctorat, Paris VI.
- 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. *Netherlands Journal of Sea Research* 28 : 335-345.
- Jensen KT** (1993) Density-dependent growth in cockles (*Cerastoderma edule*): evidence from interannual comparisons. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 73 : 333-342

- Jensen KT, Jensen JN** (1985). The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 89 : 157-174.
- Jensen KT, Mouritsen KN** (1992) Mass mortality in two common soft-bottom invertebrates, *Hydrobia ulvae* and *Corophium volutator* - the possible role of trematodes. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 46 : 329-339.
- Jensen KT, Ferreira SM, Pardal MA** (2004) Trematodes in *Cyathura carinata* population from a temperate intertidal estuary: infection patterns and impact on host. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84 : 1151-1158.
- 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. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 50 : 327-335.
- 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.
- Jones AM** (1979) Structure and growth of a high-level population of *Cerastoderma edule* (Lamellibranchiata). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 59 : 277-287.
- Jonsson PR, André C** (1992) Mass mortality of the bivalve *Cerastoderma edule* on the Swedish west coast caused by infestation with the digenetic 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.
- Karvonen A, Kirsi S, Hudson PJ, Valtonen ET** (2004a) Patterns of cercarial production from *Diplostomum spathaceum*: terminal investment or bet hedging? *Parasitology* 129 : 87-92.
- Karvonen A, Paukku S, Valtonen ET, Hudson PJ** (2003) Transmission, infectivity and survival of *Diplostomum spathaceum* cercariae. *Parasitology* 127 : 217-224.
- Karvonen A, Seppälä O, Valtonen ET** (2004b) Eye fluke-induced cataract formation in fish: quantitative analysis using an ophthalmological microscope. *Parasitology* 129 : 473-478.
- Kater BJ, Geurts van Kessel AJM, Baars JJMD** (2006) Distribution of cockles *Cerastoderma edule* in the Eastern Scheldt: habitat mapping with abiotic variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 318 : 221-227.
- Kennedy CR** (1984) The use of frequency distribution in an attempt to detect host mortality induced by infections of diplostomatid metacercariae. *Parasitology* 89 : 209-220.

- Kersten M, Smit C** (1984) The Atlantic coast of Morocco.In: P.R. Evans, J.D. Goss-Custard & W.G.Hale (eds.) *Coastal waders and wildfowl in winter*: 276-292. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kingston PF** (1974) Studies on the reproductive cycles of *Cardium edule* and *C. glaucum*. *Marine Biology* 28 : 317-323.
- Krist AC** (2001) Variation in fecundity among populations of snails is predicted by prevalence of castrating parasites. *Evolutionary Ecology Research* 3 : 191-197.
- Krist AC, Lively CM** (1998) Experimental exposure of juvenile snails (*Potamopyrgus antipodarum*) to infection by trematode larvae (*Microphallus* sp.): infectivity, fecundity compensation and growth. *Oecologia* 116 : 575-582.
- Kube S, Kube J, Bick A** (2006) A loss of fecundity in a population of mudsnails *Hydrobia ventrosa* caused by larval trematodes does not measurably affect host population equilibrium level. *Parasitology* 132 : 725-732.
- Kunz AK, Pung OJ** (2004) Effects of *Microphallus turgidus* (Trematoda: Microphallidae) on the predation, behavior, and swimming stamina of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Journal of Parasitology* 90 : 441-445.
- Kuris AM, Hechinger RF, Shaw JC, Whitney K, Aguirre-Macedo L, Boch C, Dobson A, Dunham EJ, Fredensborg BL, Huspeni TC, Lorda J, Mababa L, Mancini F, Mora A, Pickering M, Talhouk N, Torchin ME, Lafferty KD** (2008). Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature* 267: 1999–2003.
- Kutz SJ, Hoberg EP, Polley L, Jenkins EJ** (2005) Global warming is changing the dynamics of Arctic host-parasite systems. *Proceedings of the Royal Society B* 272 : 2571-2576.
- Labbardi H, Ettahiri O, Lazar S, Massik Z, El Antri S** (2005) Etude de la variation spatio-temporelle des paramètres physico-chimiques caractérisant la qualité des eaux d'une lagune côtière et ses zonations écologiques: cas de Moulay Bousselham, Maroc. *Comptes Rendus de Géoscience* 337 : 504-5144.
- Lafferty KD** (1993) Effects of parasitic castration on growth, reproduction and population dynamics of the marine snail *Cerithidea californica*. *Marine Ecology Progress Series* 96 : 229-237.
- Lafferty KD, Allesina S, Arim M, Briggs CJ, De Leo G, Dobson AP, Dunne JA, Johnson PTJ, Kuris AM , Marcogliese DJ, Martinez ND, Jane Memmott J, Marquet PA, McLaughlin JP, Mordecai EA, Pascual M, Poulin R, Thieltges DW** (2008) Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters* 11: 533–546.
- Lajtner J, Luciae A, Marušiae M, Erben R** (2008) The effects of trematode *Bucephalus polymorphus* on the reproductive cycle of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* in the Drava River. *Acta Parasitologica* 53 : 85-92.

- Lamrini A, Arid H, Meziane J (2007)** Contribution à l'étude du potentiel aquacole de la lagune de moulay bousselham (maroc) à l'aide de la télédétection et d'un système d'information géographique. *Télédétection* 7 : 111-127.
- Lanceleur L (2007)** Etude de la variabilité spatiale de l'infestation parasitaire des coques du Banc d'Arguin par les trématodes digènes. Master Systèmes Ecologiques, 2^{ème} année Université Bordeaux.
- Lauckner G (1971)** Zur Trematodenfauna der Herzmuscheln *Cardium edule* und *Cardium lamarcki*. *Helgoländer wissenschaft Meeresuntersuchungen* 22 : 377-400.
- Lauckner G (1980)** Diseases of Mollusca: Gastropoda. In: Kinne O (ed) Diseases of Marine Animals, Vol 1. Wiley, Chichester, p 311-424.
- Lauckner G (1983)** Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: Kinne O (ed) Diseases of Marine Animals, Vol 2. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, p 477-961.
- Lauckner G (1984)** Impact of trematode parasitism on the fauna of a North Sea tidal flat. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 37 : 185-199.
- Lauckner G (1987a)** Ecological effects of larval trematode infestation on littoral marine invertebrate populations. *International Journal for Parasitology* 17 : 391-398.
- Lauckner G (1987b)** Effects of parasites on juvenile Wadden Sea invertebrates. In: Tougaard S, Asbjørk S (eds) 5th International Wadden Sea Symposium. The national Forest and Nature Agency and the Museum of Fisheries and Shipping, Esbjerg, p 103-121.
- Lester RJG (1984)** A review of methods for estimating mortality due to parasites in wild fish populations. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 37 : 53-64.
- Leung TLF, Poulin R (2007a)** Interactions between parasites of the cockle *Austrovenus stutchburyi*: hitch-hikers, resident-cleaners, and habitat-facilitators. *Parasitology* 134 : 247-255.
- Leung TLF, Poulin R (2007 b)** Recruitment rate of gymnophallid metacercariae in the New Zealand cockle *Austrovenus stutchburyi*: an experimental test of the hitchhiking hypothesis. *Parasitology Research* 101 : 281-287.
- 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.
- Loker ES, Cimino DF, Hertel LA (1992)** Excretory-secretory products of *Echinostoma paraensei* sporocysts mediate interference with *Biomphalaria glabrata* hemocyte functions. *J. Parasitol.* 78: 104-115.
- Loo LO, Rosenberg R (1989)** Bivalve suspension-feeding dynamics and benthic-pelagic coupling in an eutrophicated marine bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 130: 253-276.

- Loos-Frank B** (1971) Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. IV. Übersicht über die gymnophalliden Larven aus Mollusken der Gezeitenzone. Zeitschrift für Parasitenkunde 36 : 206-232.
- Lopez J** (1979) Biologie, écologie et dynamique de *Galeoides decadactylus* (Bloch, 1795) du plateau continental Sénégambien. Doctorat 3^{ème} cycle, Université Bretagne Occidentale.
- MacInnis AJ** (1976) How parasites find hosts: some thoughts on the inception of host-parasite integration. Ecological Aspects of Parasitology, (ed. Kennedy,C. R.), Amsterdam: North-Holland Publications p 3-20.
- 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 Doctorat, Bordeaux 1.
- Maillard C** (1976) Distomatoses de poissons en milieu lagunaire. PhD Thesis, University Sciences et Techniques du Languedoc.
- Malek EA, Cheng TC** (1974) Medical and economic malacology. Academic Press, New York, NY.
- Marcogliese DJ** (2001) Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environments. Canadian Journal of Zoology, 79 : 1331-1352
- Marcogliese DJ, Cone DK** (1998) Comparison of richness and diversity of macroparasite communities among eels from Nova Scotia, the United Kingdom and Australia. Parasitology 1998 116 : 73-83.
- McArthur VE** (1998) Predation and survival of juvenile *Cerastoderma glaucum* Bruguière (Mollusca: Bivalvia) in a coastal lagoon. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 225 : 79-97.
- McCallum H, Dobson A** (1995) Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems. Trends in Ecology and Evolution 10 : 190-194.
- Miller HM, Northup FE** (1926) The seasonal infestation of *Nassa obsoleta* (Say) with larval trematodes. Biological Bulletin 50 : 490-508.
- Minchella DJ** (1985) Host life-history variation in response to parasitism. Parasitology 90 : 205-216.
- Minchella DJ, Scott ME** (1991) Parasitism: A cryptic determinant of community structure. Trends in Ecology and Evolution 6:250-254.
- Möller P** (1986) Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas. Marine Ecology Progress Series 30 : 33-47.
- Möller P, Rosenberg R** (1983) Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, Western Sweden. Ophelia 22 : 33-55.

- Moore J** (2002) Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press, Inc., New York.
- Morand S, Gonzalez EA** (1997) Is parasitism a missing ingredient in model ecosystems. *Ecological Modelling* 95 : 61-74.
- Moreira F** (1997) The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a south European Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44 : 67-77.
- Morley NJ** (2006) Parasitism as a source of potential distortion in studies on endocrine disrupting chemicals in molluscs. *Marine Pollution Bulletin* 52 : 1330-1332.
- Morley NJ, Lewis JW** (2004) Free-living endohelminths: the influence of multiple factors. *Trends in Parasitology* 20 : 114-115.
- Morley NJ, Irwin SWB, Lewis JW** (2003) Pollution toxicity to the transmission of larval digenarians through their molluscan hosts. *Parasitology* 126 : 5-26.
- Morley NJ, Lewis JW, Hoole D** (2006) Pollutant-induced effects on immunological and physiological interactions in aquatic host-trematode systems: implications for parasite transmission. *Journal of Helminthology* 80 : 137-149.
- 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). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 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, Poulin R** (2003) The risk of being at the top: foot-cropping in the New Zealand cockle *Austrovenus stutchburyi*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83 : 497-498.
- Mouritsen KN, Poulin R** (2005) Parasitism can influence the intertidal zonation of non-host organisms. *Marine Biology* 2005 : 1-11.
- Mouritsen KN, Gorbushin AM, Jensen KT** (1999) Influence of trematode infections on in situ growth rates of *Littorina littorea*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79 : 425-430.
- Mouritsen KN, McKechnie S, Meenken S, Toynbee JL, Poulin R** (2003) Spatial heterogeneity in parasite loads in the New Zealand cockle: the importance of host

- condition and density. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 83 : 307-310.
- Nelson WG** (1981) Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. Marine Ecology Progress Series 5 : 141-149.
- Oertzen J** (1973) Abiotic potency and physiological resistance of shallow and deep water bivalves. Oikos 15 : 261-266.
- Oliva ME, Olivares AN, Diaz CD, Pasten MV** (1999) Parasitic castration in *Concholepas concholepas* (Gastropoda: Muricidae) due to a larval digenean in northern Chile. Diseases of Aquatic Organisms 36 :61-65.
- Orth RJ, Heck KLJ, van Montfrans J** (1984) Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. Estuaries 7 : 339-350.
- Owen SF, Barber I, Hart, PJB** (1993) Low level infection by eye fluke, *Diplostomum* spp., affects the vision of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. Journal of Fish Biology 42 : 803-806.
- Pauly D, Munro JL** (1984) Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. Fishbyte 2, 21.
- Pauly D, Munro JL** (1997) Méthodes pour l'évaluation des ressources halieutiques - Cépaduès- éditions, Toulouse.
- 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.
- Peterson CH, Black R** (1987) Resource depletion by active suspension feeders on tidal flats: influence of local density and tidal elevation. Limnology and Oceanography 32 : 143-166.
- Philippart CJM, van Aken HM, Beukema JJ, Bos OG, Cadée GC, Dekker R** (2003) Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. Limnol. Oceanogr. 48 : 2171-2185.
- Pietrock M, Marcogliese DJ** (2003) Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. Trends Parasitol., 19: 293-299.
- Ponton F, Biron DG, Joly C, Helluy S, Duneau D, Thomas F** (2005) Ecology of parasitically modified populations: a case study from a gammarid-trematode system. Marine Ecology Progress Series 299 : 205-215
- Poppe GT, Goto Y** (1993) European seashells. Vol II : Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda). Hemmen Wiesbaden.

- Poulin R** (1998) Evolutionary ecology of parasites From individuals to communities. Chapman & Hall.
- Poulin R** (1999) The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *The International Journal of Parasitology* 29 : 903-914.
- Poulin R** (2003) Information about transmission opportunities triggers a life-history switch in a parasite. *Evolution* 57 : 2899-2903.
- Poulin R** (2006) Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites. *Parasitology* 132 : 143-151
- Poulin R, Morand S** (2000) The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology* 75 : 277-293.
- Poulin R, Mouritsen KN** (2004) Small-scale spatial variation in rates of metacercarial accumulation by a bivalve second intermediate host. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84 : 1209-1212.
- Poulin R, Mouritsen KN** (2006) Climate change, parasitism and the structure of intertidal ecosystems. *Journal of Helminthology* 80 : 183-191.
- Poulin R, Sleeper M.J, Miller AA** (2000) Non-random patterns of host use by the different species exploiting a cockle population. *Parasitology* 121 : 289-295.
- Price PW** (1980) *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton University Press.
- 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)? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238 : 49-68.
- Qninba A** (1999) Les Limicoles (Aves, Charadrii) du Maroc : synthèse sur l'hivernage à l'échelle nationale et étude phénologique dans le site Ramsar de Merja Zerga. Thèse Doctorat d'Etat. Université Mohammed V - Agdal, Rabat.
- Qninba A, Benhoussa A, El Agbani MA, Dakki M, Thevenot M** (2006) Etude phénologique et variabilité interannuelle d'abondance des Charadriidés (Aves, Charadrii) dans un site Ramsar du Maroc : la Merja Zerga. *Bulletin de l'Institut Scientifique, section Sciences de la Vie* 28 : 35-47.
- Qninba A, Dakki M, El Agbani MA, Benhoussa A, Thévenot M** (1999) Hivernage au Maroc des Gravelots et Pluviers (Aves, Charadrii, Charadriidae) et identification des sites d'importance internationale. *Alauda* 67 : 161-172.
- Ramdani M, Flower RJ, Elkhiati N, Kraiem MM, Fathi AA, Birks HH, Patrick ST** (2001) North African wetland lakes: characterization of nine sites included in the CASSARINA Project. *Aquat Ecol.*, 35: 281–302.

- Ramón M** (2003) Population dynamics and secondary production of the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in a backbarrier tidal flat of the Wadden Sea. *Scientia Marina* 67 : 429-443.
- Ray-Culp M, Davis M, Stoner AW** (1999) Predation by xanthid crabs on early post-settlement gastropods: the role of prey size, prey density, and habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 240 : 303-321.
- Rebecq J** (1964) Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques trématodes de Camargue. Thèse d'Etat, Université Aix-Marseille.
- Reimer LW** (1971) Neue Cercarien der Ostsee mit einer Diskussion ihrer möglichen Zuordnung und einem Bestimmungsschlüssel. *Parasitologische Schriftenreihe* 21 : 125-149.
- Reise K** (1978) Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgol. wiss. Meeresunters* 31 : 55-101.
- Reise K** (1985) Tidal flat ecology. Springer Verlag, Berlin.
- Rice T, McGraw E, O'Brien EK, Reverter A, Jackson DJ, Degnan BM** (2006) Parasitic castration by the digenetic trematode *Allopolocotyle* sp. alters gene expression in the brain of the host mollusc *Haliotis asinina*. *FEBS Letters* 580 : 3769-3774.
- Riisgård HU** (2001) On measurement of filtration rates in bivalves - the stony road to reliable data: review and interpretation. *Marine Ecology Progress Series* 211 : 275-291.
- Robert R, Guillocheau N, Collos Y** (1987) Hydrobiological parameters during an annual cycle in the Arcachon Basin. *Marine Biology* 95: 631-640.
- Robertson AI** (1979) The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia* 38 : 193-202.
- Rothschild M (1941)** The effect of trematode parasites on the growth of *Littorina neritooides* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 25 : 69-80.
- Rueda JL, Smaal AC, Scholten H** (2005) A growth model of the cockle (*Cerastoderma edule* L.) tested in the Oosterschelde estuary (The Netherlands). *Journal of Sea Research* 54 : 276-298.
- 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. *Journal of Parasitology* 76 : 653-659.
- 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. *Parasitology Research* 78 : 617-618.

- Russell-Pinto F, Bartoli P** (2002) *Cercaria sevillana* n. sp., a new cercaria (Digenea: Microphallidae) from *Nassarius reticulatus* (L.) (Mollusca: Prosobranchia) in Portugal. Systematic Parasitology 53 : 175-182.
- Russell-Pinto F, Gonçalves JF, Bowers E** (2006) Digenean larvae parasitizing *Cerastoderma edule* (Bivalvia) and *Nassarius reticulatus* (Gastropoda) from Ria de Aveiro, Portugal. Journal of Parasitology 92 : 319-332.
- 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.). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 111 : 181-193.
- Sannia A, James BL** (1978) The occurrence of *Cercaria cerastodermae* I Sannia, James, and Bowers, 1978 (Digenea: Monorchidae) in populations of *Cerastoderma edule* (L.) from the commercial beds of the Lower Thames Estuary. Zeitschrift für Parasitenkunde 56 : 1-11.
- Sauriau PG** (1992) Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron: estimation et cartographie des stocks non cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de *Cerastoderma edule* (L.). Thèse Doctorat, Université Bretagne Occidentale.
- Sauriau PG, Kang CK** (2000) Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in Marennes-Oléron Bay. Hydrobiologia 440: 317-329.
- Schulte-Oehlmann U, Oehlmann J, Fioroni P, Bauer B** (1997) Imposex and reproductive failure in *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia). Marine Biology 128 : 257-266.
- Seppälä O, Karvonen A, Valtonen ET** (2006) Host manipulation by parasites and risk of non-host predation: is manipulation costly in an eye fluke-fish interaction? Evolutionary Ecology Research 8 : 871-879.
- Smit CJ, Piersma T** (1989) Numbers, mid-winters distribution and migration of waders populations using the East Atlantic Flyway. In Boyd H & Pirot JY, Flyways and reserve networks for waterbirds. IWRB Special Publ., Slimbridge: 24-63.
- Sokal R, Rohlf F** (1981) Biometry. WH Freeman, New York.
- Soriano-Sierra E-J** (1992) Etude écologique des marais salés du Bassin d'Arcachon: structure et évolution des schorres, production et dégradation de leur végétation et

échanges de matières particulières entre les schorres et le bassin. Thèse Doctorat Université Bordeaux1

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. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 73 : 273-296.

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

Sprung M (1993) Estimating macrobenthic secondary production from body weight and biomass: a field test in a non-boreal intertidal zone habitat. *Marine Ecology Progress Series* 100 : 103-109.

Strasser M, Dekker R, Essink K, Günther CP, Jaklin S, Kröncke I, Madsen PB, Michaelis H, Vedel G (2003). How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after severe winter? *Journal of Sea Research* 49 : 47-57.

Stroud DA, Davidson NC, West R, Scott DA, Hanstra L, Thorup O, Ganter B, Delany S, on behalf of the International Wader Study Group (2004) Status of migratory wader populations in Africa and Western Eurasia in the 1990s. *International Wader Studies* 15: 1-259.

Stunkard HW (1938) The morphology and life cycle of the trematode *Himasthla quissetensis* (Miller and Northup, 1926). *Biological Bulletin* 75 : 145-164.

Sullivan J, Cheng TC, Howland K (1985) Studies on parasitic castration: castration of *Ilyanassa obsoleta* (Mollusca: Gasteropoda) by several marine trematodes. *Trans Am Microsc Soc* 104 : 154-171.

Sutherland WJ (1982) Do oystercatchers select the most profitable cockles? *Animal Behaviour* 30 : 857-861.

Szidat L (1969) Structure, development, and behaviour of new strigeatoid metacercariae from subtropical fishes of South America. *J. Fish. Res. Board Can.* 26 : 753-786.

Taskinen J (1998a) Cercarial production of the trematode *Rhipidocotyle fennica* in clams kept in the field. *Journal of Parasitology* 84 : 345-349.

Taskinen J (1998b) Influence of trematode parasitism on the growth of a bivalve host in the field. *International Journal for Parasitology* 28 : 599-602.

Tebble N (1966) British bivalve seashells. Alden Press Osney Mead, London.

Thielges DW (2006a) Parasite induced summer mortality in the cockle *Cerastoderma edule* by the trematode *Gymnophallus choledochus*. *Hydrobiologia* 559 : 455-461.

Thielges DW (2006b) Effect of infection by metacercarial trematode *Renicola roscovita* on growth in intertidal blue mussel *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series* 319 : 129-134.

- Thielges DW** (2007) Habitat and transmission - effect of tidal level and upstream host density on metacercarial load in an intertidal bivalve. *Parasitol.*, 134: 599-605.
- Thielges DW, Reise K** (2006) Metazoan parasites in intertidal cockles *Cerastoderma edule* from the northern Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 56 : 284-293.
- Thielges DW, Reise K** (2007) Spatial heterogeneity in parasite infections at different spatial scales in an intertidal bivalve. *Oecologia* 150 : 569-581.
- Thielges DW, Rick J** (2006) Effect of temperature on emergence, survival and infectivity of cercariae of the marine trematode *Renicola roscovita* (Digenea: Renicolidae). *Diseases of Aquatic Organisms* 73 : 63-68.
- Thielges DW, Krakau M, Andresen H, Fottner S, Reise K** (2006) Macroparasite community in molluses of a tidal basin in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research* 60 : 307-316.
- Thielges DW, de Montaudouin X, Fredensborg BL, Jensen KT, Koprivnika J, Poulin R** (2008) Production of marine trematode cercariae: a potentially overlooked path of energy flow in benthic systems. *Marine Ecology Progress Series* 372: 147-155.
- 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, Renaud F, Rousset, F, Cézilly F, De Meeùs T** (1995) Differential mortality of two closely related host species induced by one parasite. *Proc. R. Soc. B* 260 : 349-352.
- Thomas F, Cezilly F, Meeùs Td, Crivelli A, Renaud F** (1997) Parasitism and ecology of wetlands: a review. *Estuaries* 20 : 646-654.
- Thomas F, Renaud F, de Meeùs T, Poulin R** (1998) Manipulation of host behaviour by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone? *Proceedings of the Royal Society of London* 265 : 1091-1096.
- Thomas F, Poulin R, Renaud F** (1998) Nonmanipulative parasites in manipulated hosts: 'hitch-hikers' or simply 'lucky passengers'. *Journal of Parasitology* 84 : 1059-1061.
- Thomas F, Poulin R, Meeùs Td, Guégan J-F, Renaud F** (1999) Parasites and ecosystem engineering: what roles could they play? *Oikos* 84 : 167-171.
- Thomas F, Fauchier J, Lafferty K** (2002) Conflict of interest between a nematode and a trematode in an amphipod host: test of the "sabotage" hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 296-301.
- Thomas F, Adamo S, Moore J** (2005) Parasitic manipulation: where are we and where should we go? *Behavioural processes*, 68 : 185-199.

- Valderrama K, Oliva ME, Campos B, Brown D** (2004) Parasitic castration of Eurhomalea lenticularis (Bivalvia: Veneridae) by a digenetic trematode: quantitative histological analysis. *Diseases of Aquatic Organisms* 59 : 151-158.
- Valiky JM** (1990) Determination and comparison of growth in bivalves, with emphasis on the tropics and Thailand. PhD, Christian-Albrechts-Universität, Kiel, Germany.
- Van der Veer HW, Feller RJ, Weber A, Witte JIJ** (1998). Importance of predation by crustaceans upon bivalve spat in the intertidal zone of the Dutch Wadden Sea as revealed by immunological assays of gut contents. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 231 : 139-157.
- Walker AJM** (2006) Do trematode parasites disrupt defence-cell signalling in their snail hosts? *Trends in Parasitology* 22 : 154-159.
- Wegeberg AM, Jensen KT** (1999) Reduced survivorship of *Himasthla* (Trematoda, Digenea)-infected cockles (*Cerastoderma edule*) exposed to oxygen depletion. *Journal of Sea Research* 42 : 325-331.
- Wegeberg AM, Jensen KT** (2003) In situ growth of juvenile cockles, *Cerastoderma edule*, experimentally infected with larval trematodes (*Himasthla interrupta*). *Journal of Sea Research* 50 : 37-43.
- 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). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238 : 259-269.
- Williams RJ, Martinez ND** (2004) Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: Theory and data. *American Naturalist* 163 : 458—468.
- Wilson K, Bjørnstad ON, Dobson AP, Merler S, Poglayen G, Randolph SE, Read AF, Skorping A** (2002) Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In: Hudson PJ, Rizzoli A, Grenfell B, Heesterbeek H, Dobson AP (eds) *The ecology of wildlife diseases*, p 6-44.
- Zidane H, Orbi A, Mouradi A, Zidane F, Blair JF** (2008) Structure hydrologique et édaphique d'un site ostréicole: Duna Blanca (la baie de Dakhla sud du Maroc). *Environmental Technology* 29: 1031-1042.
- Zwarts L, Wanink J** (1989) Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Marine Biology* 100: 227-240.

ANNEXES

ANNEXE 2.1 :

Merja Zerga. Données de Fréquences de taille de mars 2005 à mai 2007 de la coque *Cerastoderma edule*. Données en (ind.m⁻²).

Longueur (mm)	2005					2006					2007																	
	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	O'	N	D	J	F	M	A	
1	11	60	3	4	1	1	1			1				9	3	1				1				65	24		1	
2	12	31	25	7	1	1	2		2	1		1	1	30	23	1				5	5	1		143	27		29	
3	7	27	53	1	3	1	3			3		1	1	39	49	1				7	3	1		83	53	1	65	
4	5	36	85	2			1		1	1	1	1	1	37	64	5	1			4	2	1	1	43	33		95	
5	7	42	91	4	3	5	1	1	1					31	75	9	2			2	3	1	1	15	4		89	
6	8	25	71	9	1	1	1		1		1	1		13	70	18	7			1	3	1		2			65	
7	15	15	71	12		3	1		1	1				16	51	27	13				1		1					31
8	9	10	37	22	2	4	1		1		1			14	62	37	17				1	1		1			1	1
9	8	13	41	30	6	5	1	1			1			7	35	23	15				1	1	1	1			2	
10	6	28	26	47	15	4		2			1			7	24	17	13	1	1		1			3	1	4	3	
11	5	31	17	43	49	11	1	1		1	1			2	14	11	7	2			1	1	1		3	3	1	
12	7	35	28	29	77	9	1	3						1	11	7	7		1				1	3	2	3		
13	4	49	25	13	91	27	7	5	1		1			1	6	4		1			1			1	4	2		
14	3	33	25	21	114	40	17	17	3	3	1			1	3	1	3	1	1			1	1	3	1	1		
15	5	25	19	12	95	83	35	50	11	1	1	1		3	2		1	1	1		1		1	1	1	1		
16	3	9	15	27	82	107	59	79	31	11	7	9	2	1	1	1	1	1	2	1		1		1		1		
17	2	5	19	27	67	83	60	92	51	39	15	17	7	3	4	1	4	4	2	1	1		1		1	1		
18	4	6	14	22	50	75	49	107	77	73	39	59	25	10	21	3	23	11	3	1	3	1	1	3	2	1		
19	7	5	13	13	47	68	39	91	62	87	53	82	41	35	41	8	47	20	11	3	6	3	7	2	3	3		
20	10	12	12	20	36	53	43	70	68	104	65	109	86	54	78	23	82	33	25	13	18	7	16	9	9	10		
21	9	25	21	29	37	44	30	63	49	80	66	131	98	63	100	54	125	51	33	22	33	19	27	12	19	12		
22	43	27	39	39	36	46	37	37	28	62	43	125	89	55	85	91	125	47	41	26	44	23	35	20	41	18		
23	75	58	63	37	39	44	26	31	30	53	41	96	63	51	72	97	116	45	53	19	54	21	35	35	39	29		
24	104	94	71	61	37	26	33	25	20	37	31	61	62	35	51	73	82	51	51	22	49	14	26	29	37	46		
25	112	81	83	78	40	35	26	31	25	26	25	46	43	24	26	49	37	41	42	10	26	19	27	33	28	33		
26	89	65	86	57	49	37	27	29	21	14	19	34	27	17	29	29	17	39	28	11	17	10	23	27	25	21		
27	57	39	63	55	45	39	16	24	23	21	13	27	35	17	29	25	21	31	15	3	7	7	14	15	13	9		
28	31	33	32	49	34	33	14	17	27	23	12	27	41	9	18	17	15	27	9	2	1	2	11	17	10	8		
29	19	13	10	28	23	16	17	13	19	17	19	23	25	8	15	16	13	22	5	2	2	1	7	5	3	6		
30	3	16	7	9	9	9	13	17	9	14	15	20	22	8	10	8	8	6	3	1	3	1	5	6	3	4		
31	1	1	5	9	6	4	6	9	9	7	5	11	11	5	6	8	5	3	2	1	1	1	2		1	1		
32	1	1		2	3	2	4	1	5	6	4	9	9	1	3	1	1	1		1	1	1	2		1			
33		1	1	1	2	2	3	1	1	1	3	1	4	1												1		
34		1			1	1	1		1	3		1	1	1														
35										1	2	2		1	1											1		
Total (ind.m ⁻²)	682	950	1172	819	1099	918	575	820	577	689	487	898	698	606	1082	667	806	438	330	157	287	138	244	575	390	237	543	

ANNEXE 2.2:

Arguin. Données de Fréquences de taille de mars 2005 à mai 2007 de la coque *Cerastoderma edule*. Données en (ind.m⁻²).

Longueur (mm)	2005					2006						2007															
	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	
1						1							1	4	2	1											
2				9	31	3							2	1	18	2											1
3		2		61	52	8	1	1					1	1	53	9	1										
4		5		106	31	15	1						1	2	2	145	12	1								1	1
5	1	5	1	57	24	6	1			1			1	1	4	111	10	1								1	2
6	2	4		9	26	4	1	1	1				1	1	1	83	7	1							3	1	
7	1		4		35	9	2							1	1	47	14										2
8		2		1	45	5	2				1		1	2	3	27	37										
9		3	2	1	32	3	5				1		1	1	1	23	45	1									
10		1	1	34	4	1								1	1	11	81										1
11		1	1	1	12	4	1	1						1	1	4	66										1
12		1		4	5	1									3	47	1										
13				3	4	1								1	5	23											
14	1	1		4	1	3	1								7	9	1										1
15	1	1	1	3		1	1							1	7	5	3									1	
16		1	1	1	1	1					1	1		1	1	5	3										1
17	1	1	1	2	1	1	3	1			1	1		1	1	3	3	2	1								
18				1	3	2	1				1	2		1	1	1	3	2	1								
19				1	2	1	3	1	2		1	1		1	1	6	1	3	2								1
20		2	1	3	2	4	2	3	1	1	2		1	1	1	1	3	2	4	1	1	1					
21	3		1	1		3	2	2	2	3	3	1	2	1	1	1	3	2	1	1	1	1					
22	10	3	4	1		2	2	1	2	4	5	1	1	1	2	1	1	1	3	2	2	5	3	1	1	1	
23	19	10	9	1	1	2	2	3	4	1	4	3	1	5	1	1	1	1	3	1	1	3	2	2	2	2	
24	10	11	7	1	1	1	1	3	1		2	1	2	5	2	7						1	2	1	2	1	
25	16	13	14	4	2	3	3	5	4	1	3	5	1	6	3	5	2	1	1	1	1	3	2	4		4	
26	11	8	15	9	10	7	7	3	8	3	6	7	5	3	4	11	1	1	1	2	2	2	2	1	3		
27	19	11	15	13	7	11	7	12	9	4	8	10	1	4	3	6	1	2	1	1	1	1	1	1	3	3	
28	16	11	10	9	12	17	9	12	17	11	15	10	11	5	5	3	5	2	3	4	1	6	3	1	3	2	
29	9	8	14	15	10	17	8	15	15	11	7	17	11	4	3	5	8	3	7	5	1	8	4	1	4	3	
30	9	5	18	14	15	11	13	25	17	13	15	15	22	3	6	2	7	3	11	5	3	7	7	3	5	2	
31	6	5	11	11	7	10	11	22	11	11	8	11	9	7	7	1	7	2	11	13	3	9	5	4	6	3	
32	2	6	11	9	7	15	8	11	7	9	6	8	7	5	2	11	3	7	15	7	15	5	5	5	7		
33	1	2	1	9	5	9	8	5	9	5	7	1	5	5	5	15	7	6	11	7	11	7	7	7	9		
34	2	1	1	5	4	3	1	5	5	3	3	2	3	3	5	19	5	6	7	5	6	7	7	9	5		
35			1	3			3	2		4	2		2	2	2	1	9	5	2	5	5	5	7	4	3	3	
36	1		1	1			1	1		1	1		1	1	1	6	2	2	4	7	4	3	3	3	9		
37			1					1			1		1	1	3	1	1	1	3	3	2	3	3	1			
38			1					1						1	1	2		3	1	1	1	1					
39			1											1												1	
Total (ind.m ⁻²)	140	110	143	360	432	173	130	136	119	91	99	101	91	70	65	73	645	417	89	85	57	95	67	50	69	67	

ANNEXE 3.1 :

Trematode species in the cockle *Cerastoderma edule*: identification key and distribution along the North-East Atlantic shoreline

Xavier De Montaudouin¹, David W. Thieltges², Mériame Gam³, Manuela Krakau⁴, Suzana Pina⁵, Hocein Bazairi³, Laurent Dabouineau⁶, Fernanda Russell-Pinto⁵, K. Thomas Jensen⁷

¹Université de Bordeaux, UMR EPOC 5805, Station Marine d'Arcachon, 2 rue du Pr Jolyet, F-33120 Arcachon, France, ²Department of Zoology, University of Otago, P.O. Box 56, Dunedin 9054, New Zealand, ³ Université Hassan II Aïn Chock, Faculté des Sciences Aïn Chock, Département de Biologie, Km 8 Route El Jadida, B.P. 5366 Maârif, 20100 Casablanca Morocco, ⁴ Foundation Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Wadden Sea Station Sylt, Hafenstraße 43, 25992 List/Sylt, Germany, ⁵ Laboratory of Aquatic Zoology, Dept. of Aquatic Production, ICBAS, Abel Salazar Institute for Biomedical Sciences Lg. Prof. Abel Salazar 2, 4009-003 Porto, Portugal, ⁶ Campus de la Tour d'Auvergne BP 90431, Université U.C.O. Bretagne Nord, 22 204 Guingamp, France, ⁷ Department of Marine Ecology, Institute of Biological Sciences, University of Aarhus, Finlandsgade 14, DK-8200 Aarhus, Denmark

Corresponding author:

X. de Montaudouin

x.de-montaudouin@epoc.u-bordeaux1.fr

ABSTRACT

*We describe the trematode fauna of one of the dominant intertidal hosts of eastern North Atlantic shores, the common cockle *Cerastoderma edule*. Using published and unpublished literature we have prepared an identification key and provide an up-date of the large-scale distributional patterns of trematode species of the common cockle. At least sixteen digenetic trematode species, belonging to seven families, use cockles as intermediate host. Among these species two utilize cockles as first intermediate host only, whereas two other species utilize cockles as both first and second intermediate host. The remaining eleven species have cockles*

as their transport host (second intermediate host). Water birds and fish are the definitive hosts to 12 and 4 species, respectively.

Cockles are infected with trematodes along the latitudinal gradient from southern Morocco to the western region of the Barents Sea often with high infection levels. Whereas some of these trematode species occur along most of the latitudinal gradient others show a more restricted northern or southern distribution mostly caused by an underlying latitudinal gradient of host species.

Knowledge of trematode species and their large-scale distribution pattern may serve as a baseline for future studies dealing with the effects of climate change on parasite-host systems. For such studies the cockle and its trematode community could be an ideal model system.

Keywords: Parasitism, latitudinal patterns, *Cerastoderma edule*, identification key

INTRODUCTION

Although parasite diversity is supposed to be high (Windsor, 1998; Poulin et Morand, 2000), our knowledge of parasite diversity and latitudinal patterns is limited (Littlewood, 2005). In intertidal ecosystems, digenetic trematodes are the dominant parasite group (Mouritsen et Poulin, 2002). They play a double function being part of the living diversity, but at the same time they can also play the role as diversity indicators because their presence is linked to the occurrence of free-living fauna (their hosts) (Mouritsen et Poulin, 2002; Hechinger et Lafferty, 2005; Hudson *et al.*, 2006; Hechinger *et al.*, 2007). Knowledge of parasite diversity is thus not only valuable in itself in assessing a neglected part of biodiversity but it might also serve as a valuable and convenient proxy for ecosystem health (Hudson *et al.*, 2006). As many digenetic trematodes have been shown to affect host individuals, populations and communities (Mouritsen et Poulin, 2002) knowledge of parasite patterns in host populations can contribute to an understanding of their role in shaping patterns and dynamics in their free-living hosts. Parasite-host interactions may be influenced by climate change because parasite transmission and parasite effects on their host closely depend on temperature (Vernberg et Vernberg, 1963; Evans, 1985; Sousa et Gleason, 1989; Jensen *et al.*, 1996; Lo et Lee, 1996; Mouritsen et Jensen, 1997; Ferrell *et al.*, 2001; Meißner, 2001; Mouritsen, 2002; Fingerut *et al.*, 2003; Fried et Ponder, 2003; Thieltges et Rick, 2006). Hence, climate change could disrupt equilibrium in parasite-host relationships and beget serious mortalities (Hayes *et al.*,

2001; Kutz *et al.*, 2005; Mouritsen *et al.*, 2005; Hakalahti *et al.*, 2006; Poulin, 2006; Poulin et Mouritsen, 2006). In addition, the introduction or range expansion of parasite species in the course of warming seas might increase the parasite burden for intertidal hosts. To evaluate future changes, inventories of parasite diversity over the distributional range of a particular host (parasite fauna) will be necessary to serve as a baseline. Today, no such inventories exist for hosts from intertidal systems.

The edible cockle *Cerastoderma edule* from the North-East Atlantic shoreline, probably harbours one of the most diverse trematode (digeneans) faunas of bivalve hosts in intertidal systems (Lauckner, 1983; de Montaudouin *et al.*, 2000; Thieltges *et al.*, 2006). Cockles are 1 or 2 intermediate host to at least 16 parasite species. These trematodes display complex life cycles involving 2-3 host species. The cockle parasites are using either water birds or fish as definitive hosts (for a general description of live cycles of digeneans see Smyth, 1994). By using reported characteristics and morphometric recordings we present an identification key to the trematodes found in cockles along its latitudinal distributional area. Their overall biogeographical distribution is described and we discuss possible causative factors for the observed patterns.

MATERIALS AND METHODS

We searched the literature for information on trematodes using the common cockle *Cerastoderma edule* as host (Table 1). From the papers on species descriptions we prepared a simple identification key. In addition, photos of each parasite species as seen through a dissection microscope are provided as a tool for species identification. About fifty publications provided data about the presence of parasite species in cockles and most of them did also report prevalence and/or abundance data for the parasites. Prevalence is the percentage of parasitized cockles and abundance is the number of parasites per cockle (Bush *et al.*, 1997). For each paper, we selected the maximum mean prevalence for species using the cockle as first intermediate host and the maximum mean abundance for species using the cockle as second intermediate host. The resulting database includes 45 sites ranging from Dakhla (Morocco, 23°N) to Bodø (Norway, 67°N) (Figure 1)

RESULTS

Identification key

In total, sixteen digenetic trematode species have been described from cockles along its north-east Atlantic distributional range and one new hitherto undescribed species has been observed in Dahkla (Morocco). The identification key below is based on the appearance of larval trematodes in cockles as seen through a dissection microscope. To facilitate identification of the trematode, photos of the individual species are presented (Figure 2). Most of the trematodes in cockles have tissue specific infection sites (Figure 3) and hence location in situ can be of additional help in identification. For each species there is a reference to its distributional area.

Distributional maps of the individual trematode species is presented in Figure 4.

Key to larval trematodes in *Cerastoderma edule*

- Isolated, spherical or oval-shaped individuals (= metacercariae), sometimes included in a cyst. Usually gathered in one or two specific tissue(s)..... 1
- Proliferating individuals (x1000), entangled in most tissues when mature. Different forms can be present: small bags (sporocysts or rediae), more or less motile individuals (cercariae) and metacercariae..... 10
- 1 – No cyst, oval shaped..... 2
- Cyst, rather spherical..... 4
- 2 – Occurring along the margin of the mantle or below the hinge, rather dark through transmitted light (well developed system). Body length 120–300 µm..... 3
- Between adductor muscle and shell, whitish through transmitted light (small excretory system). Body length: 208–482 µm..... *Gymnophallus gibberosus* (Fig. 2A)
- 3 – Enclosed in the mantle epithelium below the shell umbo, between the shell and the flesh, Body length 240–350 µm..... *Meiogymnophallus minutus* (Fig. 2B)
Free in the extra-pallial space, or under the hinge ligament, but also in the tissues of the mantle margins.
Body length: 250–330 µm..... *Meiogymnophallus fossarum* (Fig. 2C)
- 4 – Diameter < 160 µm..... 5
Diameter > 160 µm..... 6
- 5 – Dark excretory vesicles across the whole cyst. Sometimes in the foot (proximal part) but more typically in the thin grey part of the mantle (in compound microscope: with 33 oral spines).
Diameter 140–160 µm..... *Curtuteria arguinae* (Fig. 2D)
– Dark excretory vesicle concentrated and looking as dark spot in a light cyst. Diameter: 140 µm..... *Diphterostomum brusinae* (Fig. 2E)
– Light excretory vesicles across the whole cyst. Cysts often in the mantle margin opposite of the siphons (anterior end) (Microscope: 29 oral spines). Diameter: 80–140 µm..... *Himasthla interrupta* (Fig. 2F)
- 6 – Thick cyst wall (6–8 µm). Mostly in the palps. Diameter = 160–180 µm. *Renicola roscovita* (Fig. 2G)
- 7 – No thick cyst wall..... 7
– The whole surface of the cyst is blackish-greyish with a net-like structure of the excretory system. Often associated with the digestive gland. Diameter 200–250 µm *Psilostomum brevicolle* (Fig. 2H)
- Not these characters..... 8
- 8 – Diameter > 210 µm. Mainly located in the foot, but sometimes a few in the mantle (Microscope: 29 oral spines). Diameter: 210–270 µm..... *Himasthla elongata* (Fig. 2I)
– Diameter > 290 µm. Located in digestive gland, gills, mantle.
Diameter: 300–330 µm..... *Asymphylodora demeli* (Lauckner, 1983 – p. 692)
– Diameter < 210 µm. Usually located in the foot but sometimes in the mantle. Two species that are impossible to distinguish from each other by with a binocular microscope..... 9
- 9 – Diameter : 150–210 µm (Microscope: 29 oral spines) *Himasthla continua* (Fig. 2J)
– Diameter : 150–210 µm (Microscope: 31 oral spines) *Himasthla quissetensis* (Fig. 2K)
- 10 – Metacercariae within or near sporocysts and cercariae..... 11
– Cercariae within or near sporocysts 12
- 11 – Conspicuous excretory vesicle. No cyst. Ovoid (350 x 850 µm)..... *Gymnophallus choledochus* (Fig. 2L)
– No conspicuous excretory vesicle. Cyst. Ovoid (183 x 298 µm)..... *Monorchis parvus* (Fig. 2M)
- 12 – Cercariae are ovoid with a little tail (66–81 µm). Body length: 91–120 µm..... *Monorchis parvus* (Fig. 2N)
– Cercariae with a conspicuous tail 13
- 13 – Bifurcate tail..... 14
– Tail not bifurcate. Body length: 300–350 µm Unknown cercariae (Fig. 2P)
- 14 – Tail with a muscular and glandular central stem ended by two long and thin arms.
Body length: 300–350 µm..... *Bucephalus minimus* (Fig. 2Q)
– Rather thick tail, bifurcate from the second half of the tail's.
Body length: 208–282 µm..... *Gymnophallus choledochus* (Fig. 2O)

Host and tissue use

Sixteen digenetic trematodes, belonging to seven families, have been registered in the edible cockle *Cerastoderma edule* from the area spanning from southern Morocco to Norway (Table 1). The Echinostomatidae is represented by most species (5). Two of the parasite species utilize the cockle as first intermediate host only (including an undescribed species found in Dakhla 2007, Morocco), eleven as second intermediate host only, and two species as first and second intermediate host (Table 1). The parasites exhibit an aggregated distribution inside the cockle by showing tissue specific occurrences (Figure 3). Parasite species utilizing the cockle as first intermediate host usually infect the gonads but as they multiply they proliferate to other tissues, especially gills, digestive gland and foot. For parasite species utilizing the cockle as second intermediate hosts, most of them are tissue-specific, but some of the Echinostomatid species may infect both the mantle and the foot. As indicated on Figure 3 the different types of tissues are targeted by varying number of species, the connective tissue in the foot being attractive to 5 species.

Prevalence and abundance

Cockles were infected with parasites at all sites from where data were available (Figure 1). In addition, infection levels observed at the different sites were often high, reaching more than 15% in parasites utilising cockles as first intermediate hosts (Figures 4A to 4D). Parasite species using cockles as second intermediate host often have prevalence near 100% and consequently variability rather concerns metacercariae abundance (Figures 4E to 4O). Some parasite species have generally low abundance, i.e. less than 100 metacercariae per cockle, like *Diphtherostomum brusinae*, *Himasthla continua*, *Gymnophallus gibberosus* and *Psilostomum brevicolle* (Figures 4E, 4H, 4M, 4O). Others may have, in some locations, very high abundance (>100 or 1000) like *Himasthla elongata*, *H. quissetensis*, *H. interrupta*, *Curtuteria arguinae* and *Renicola roscovita* (Figures 4F, 4G, 4I, 4J, 4N). Finally, *Meiogymnophallus minutus* appears as the most abundant and widespread parasite (Figure 4K).

Latitudinal distribution patterns

Although cockles are infected with digenetic trematodes along their entire distributional range, the parasite communities within cockle populations are not the same everywhere. Some

parasites species show restricted latitudinal distribution (Figure 4). The unknown cercariae, *Diphterostomum brusinae* and *Curtuteria arguinae* display a rather southern distribution (<50°N) while *Renicola roscovita*, *Gymnophallus gibberosus* and *Asymphylodora demeli* display a rather northern distribution (>40°N). *Meiogymnophallus minutus* and *Psilostomum brevicolle* occupy the largest latitudinal distribution (40°).

DISCUSSION

Compared to other bivalves co-occurring with cockles within intertidal flat communities the parasite fauna in cockles is particularly diverse and abundant (de Montaudouin *et al.*, 2000; Thieltges et Reise, 2006). Many of the parasites using cockles as second intermediate host may also be found in other bivalves (de Montaudouin *et al.*, 2000; Krakau *et al.*, 2006; Thieltges *et al.*, 2006), whereas those using cockles as their first intermediate host is (more or less) host specific. The relatively large biogeographical area of cockles compared to some of the other bivalves from shallow water ecosystems along the East Atlantic shoreline could contribute to the richness of the ‘compound community’ of digeneans in cockles. In addition cockles occur at a range of habitats within an ecosystem resulting in overlap with many potential first intermediate hosts (*Hydrobia*, *Littorina*, *Scrobicularia*). As an example mussels and clams typically have more specific habitats. Evolutionary age and time since appearance within the East Atlantic shoreline ecosystem are also factors that should be considered for understanding present trematode numbers in bivalves from this system. In comparison to *Mya arenaria* that appeared in Europe before 1300 (Petersen *et al.*, 1992; Strasser, 1999) whereas *C. edule* dates back to the ice. Unrecognized individual traits such as tissue penetrability and variability of tissue types could also be of importance. With an analogy to diversity promoters among free-living organisms, the heterogeneity of appropriate tissue types is important for trematode diversity in bivalves. To what extent cockles are unique in this respect remains unresolved. Generally oysters are hosts to only few larval trematodes and lack of a proper foot might explain absence of some species (Krakau *et al.*, 2006). Substances produced by *Crassostrea gigas* have furthermore been suggested as a mechanism to avoid macroparasites (Aguirre-Macedo et Kennedy, 1999a,b). Cockles may have invested less energy in either structural or chemical defence mechanisms than other molluscs although this remains speculative (Pechenik *et al.*, 2001).

Although cockles are infected with digenetic trematodes along their entire distributional range, the parasite communities within cockle populations are not the same everywhere. Some

parasites species show restricted latitudinal distribution. Generally we can expect bird hosted parasites to be more widespread than fish hosted parasites considering that many waterbirds have longer annual migratory routes than fish. As an example the fish *Dicentrarchus labrax* host to *Bucephalus minimus* has expanded its northern boundary to the North Sea probably caused by increased sea temperature. In accordance *Bucephalus minimus* has now been registered in the German Wadden Sea (Thieltges *et al.*, 2006; Thieltges *et al.*, 2008). Otherwise, the latitudinal distribution of first intermediate hosts, are important for understanding the patterns of trematode species in cockles. For example metacercariae of *Gymnophallus gibberosus*, *Himasthla elongata* and *Renicola roscovita* occur primarily in the northern part of the cockles range while metacercariae of *Diphterostomum brusinae* and *Curtuteria arguinae* occur exclusively in the south (Figure 4). The northern distribution of *G. gibberosus* is correlated with the general distribution of the first intermediate host *Macoma balthica* (north of Gironde estuary, exceptionally Arcachon Bay, France) and of the final host, the eider duck *Somateria mollissima*. For *H. elongata*, and *R. roscovita* the distribution of their first intermediate snail hosts the periwinkle *Littorina littorina* has a more northern distribution. The southern occurrence of *Diphterostomum brusinae* and *Himasthla quissetensis* could be a result of the distribution pattern of their first intermediate host *Nassarius reticulatus*. To the north the dogwhelk is not found on intertidal flats and as a consequence it has not been observed in north where studies of parasites in cockles have been limited to intertidal areas or lagoons without *N. reticulatus*. Besides this, *H. quissetensis* may have been overlooked in the older records as it was not registered along the East Atlantic shoreline before 1990 (Russell-Pinto 1993), unless it is an introduced parasite species (de Montaudouin *et al.*, 2005).

Parasites are potentially important for the dynamics of cockle populations along its entire distributional range in the North-East Atlantic and not just a local phenomenon. Trematodes utilising cockles as first intermediate hosts are known to castrate their hosts and to be involved in cockle mass mortalities when additional stressors are present (Jonsson et André, 1992; Thieltges, 2006). Trematodes utilising cockles as second intermediate host show a range of different effects such as impaired burrowing ability, reduced growth, increased mortality, reduced tolerance of anoxia (Lauckner, 1983; Jensen *et al.*, 1999; Wegeberg et Jensen, 1999; Wegeberg et Jensen, 2003). Hence, studies on cockle populations should include parasites and our identification key will hopefully facilitate inclusion of parasites in future population studies of cockles.

An understanding of the prevalence and abundance patterns requires consideration of a range of local abiotic and biotic factors determining transmission rates such as adverse environmental conditions, distance to and densities of upstream hosts, duration of the transmission window, age- and size distribution of hosts, presence of ambient species interfering with the transmission of the free larval stages etc. (Goater, 1993; de Montaudouin *et al.*, 1998; Jensen *et al.*, 1999; Wegeberg *et al.*, 1999; Thielges, 2007; Thielges et Reise, 2007; Thielges, 2008; Thielges *et al.*, In press). It will be a challenge to examine if climate-related factors or latitudinal patterns in temperature profiles have a superior impact on prevalence and abundance patterns and how global heating will impact such patterns. A fully understanding of this require standardized experimental studies along latitudinal gradients to eliminate the importance of local factors. However, given the present knowledge of the common cockle and its parasite fauna along its latitudinal distributional area, this could be a convenient model for studying the impact of global changes on parasite-host systems.

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out with financial support from “Programme National Environnement Côtier” (PNEC) and was included in the Transversal Action: Impact of Parasites on Marine Organisms and populations and modulation by the environmental factors” (TAIPAMOR) and by the Agence Nationale de la Recherche (Project Multistress). DWT acknowledges support by a fellowship from the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) (Th 1361/1-1).

REFERENCES

- Aguirre-Macedo, M.L. et Kennedy, C.R. (1999) Diversity of metazoan parasites of the introduced oyster species *Crassostrea gigas* in the Exe Estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79, 57-63.
- Bartoli, P., Jousson, O. et Russell-Pinto, F. (2000) The life cycle of *Monorchis parvus* (Digenea: Monorchidae) demonstrated by developmental and molecular data. *Journal of Parasitology* 86, 479-489.
- Baudrimont, M., de Montaudouin, X. et Palvadeau, A. (2006) Impact of digenous parasites infection on metallothionein synthesis by the cockle (*Cerastoderma edule*): a multivariate field monitoring. *Marine Pollution Bulletin* 52, 494-502.
- Bowers, E.A. (1969) *Cercaria bucephalopsis haimeana* (Lacaze-Duthiers, 1854) (Digenea: Bucephalidae) in the cockle, *Cardium edule* L. in South Wales. *Journal of Natural History* 3, 409-422.
- Bowers, E.A. et James, B.L. (1967) Studies on the morphology, ecology and life-cycle of *Meiogymnophallus minutus* (Cobbold, 1859) comb. nov. (Trematoda: Gymnophallidae). *Parasitology* 57, 281-300.
- Bowers, E.A., Bartoli, P. et James, B.L. (1990) A demonstration of allopatric sibling species within the Gymnophallidae (Digenea). *Systematic Parasitology* 17, 143-152.
- Bowers, E.A., Bartoli, P., Russell-Pinto, F. et James, B.L. (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). *Parasitology Research* 82, 505-510.
- Boyden, C.R. (1971) A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 51, 605-622.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. et Shostak, A.W. (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology* 83, 575-583.
- Dang, C., de Montaudouin, X., Bald, J., Lanceleur, L., Paul-Pont, I. et Caill-Milly, N. (Soumis) Trematode parasites in the non indigenous Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Aquaculture*
- de Montaudouin, X., Wegeberg, A.M., Jensen, K.T. et 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. et Desclaux, C. (2000) A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanologica Acta* 23, 453-468.
- de Montaudouin, X., Jensen, K.T., Desclaux, C., Wegeberg, A.M. et Sajus, M.C. (2005) Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of *Himasthla quissetensis* (Echinostomatidae, Trematoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85, 809-812.
- Deltreil, J.P. et His, E. (1972) Evolution d'un gisement de *Cardium edule* LMK dans le Bassin d'Arcachon. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 36, 301-308.
- Desclaux, C. (2003) *Interactions hôtes-parasites : diversité, mécanismes d'infestation et impact des trématodes digènes sur les coques Cerastoderma edule (mollusque bivalve) en milieu lagunaire macrotidal*. PhD thesis, University Bordeaux 1.
- Desclaux, C., de Montaudouin, X. et Bachelet, G. (2002) Cockle emergence at the sediment surface: 'favourization' mechanism by digenous parasites? *Diseases of Aquatic Organisms* 52, 137-149.

- Desclaux, C., de Montaudouin, X. et Bachelet, G. (2004) Cockle (*Cerastoderma edule*) population mortality: the role of the digenetic parasite *Himasthla quissetensis*. *Marine Ecology Progress Series* 279, 141-150.
- Desclaux, C., Russell-Pinto, F., de Montaudouin, X. et Bachelet, G. (2006) First record and description of metacercariae of *Curcuteria arguinae* n. sp. (Digenea: Echinostomatidae), parasite of cockles *Cerastoderma edule* (Mollusca: Bivalvia) in Arcachon Bay, France. *Journal of Parasitology* 92, 578-587.
- Evans, N.A. (1985) The influence of environmental temperature upon transmission of the cercariae of *Echinostoma liei* (Digenea: Echinostomatidae). *Parasitology* 90, 269-275.
- Ferrell, D.L., Negovetich, N.J. et Wetzel, E.J. (2001) Effect of temperature on the infectivity of metacercariae of *Zygocotyle lunata* (Digenea: Paramphistomidae). *Journal of Parasitology* 87, 10-13.
- Fingerut, J.T., Zimmer, C.A. et Zimmer, R.K. (2003) Patterns and processes of larval emergence in an estuarine parasite system. *Biological Bulletin* 205, 110-120.
- Fried, B. et Ponder, E.L. (2003) Effects of temperature on survival, infectivity and *in vitro* encystment of the cercariae of *Echinostoma caproni*. *Journal of Helminthology* 77, 235-238.
- Gam, M., Bazaïri, H., Jensen, K.T. et de Montaudouin, X. (2008) Metazoan parasites in an intermediate host population near its southern border: the common cockle (*Cerastoderma edule*) and its trematodes in a Moroccan coastal lagoon (Merja Zerga). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88, 357-364.
- Goater, C.P. (1993) Population biology of *Meiogymnophallus minutus* (Trematoda: Gymnophallidae) in cockles from the Exe Estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 73, 163-177.
- Goater, C.P. (1995) Population dynamics of two species of intestinal helminth in oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Canadian Journal of Zoology* 73, 296-300.
- Hakalahti, T., Karvonen, A. et Valtonen, E.T. (2006) Climate warming and disease risks in temperate regions - *Argulus coegoni* and *Diplostomum spathaceum* as case studies. *Journal of Helminthology* 80, 93-98.
- Hancock, D.A. et Urquhart, A.E. (1965) The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (*Cardium edule* L.). *Fishery Investigations* 24, 1-40.
- Hayes, M.L., Bonaventura, J., Mitchell, T.P., Prospero, J.M., Shinn, E.A., Van Dolah, F. et Barber, R.T. (2001) How are climate and marine biological outbreaks functionally linked? *Hydrobiologia* 460, 213-220.
- Hechinger, R.F. et Lafferty, K.D. (2005) Host diversity begets parasite diversity: bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts. *Proceedings of the Royal Society B* 272, 1059-1066.
- Hechinger, R.F., Lafferty, K.D., Huspeni, T.C., Brooks, A.J. et Kuris, A.M. (2007) Can parasites be indicators of free-living diversity? Relationships between species richness and the abundance of larval trematodes and of local benthos and fishes. *Oecologia* 151, 82-92.
- Hudson, P.J., Dobson, A.P. et Lafferty, K.D. (2006) Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution* 21, 381-385.
- James, B.L. et Bowers, E.A. (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, B.L., Sannia, A. et Bowers, E.A. (1977) Parasites of birds and shellfish. In A. Nelson-Smith and E.M. Bridges (eds) *Problems of a small Estuary*. Swansea: Publication of the Institute of Marine Studies and Quadrant Press, pp. 1-16.

- Jensen, K.T., Latama, G. et Mouritsen, K.N. (1996) The effect of larval trematodes on the survival rates of two species of mud snails (Hydrobiidae) experimentally exposed to desiccation, freezing and anoxia. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 50, 327-335.
- Jensen, K.T., Fernández Castro, N. et Bachelet, G. (1999) Infectivity of *Himasthla* spp. (Trematoda) in cockle (*Cerastoderma edule*) spat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79, 265-271.
- Jonsson, P.R. et André, C. (1992) Mass mortality of the bivalve *Cerastoderma edule* on the Swedish west coast caused by infestation with the digenetic trematode *Cercaria cerastodermae* I. *Ophelia* 36, 151-157.
- Kesting, V., Gollasch, S. et Zander, C.D. (1996) Parasite communities of the Schlei Fjord (Baltic coast of northern Germany). *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 40, 477-496.
- Krakau, M., Thielges, D.W. et Reise, K. (2006) Native parasites adopt introduced bivalves of the North Sea. *Biological Invasions* 8, 919-925.
- Kutz, S.J., Hoberg, E.P., Polley, L. et Jenkins, E.J. (2005) Global warming is changing the dynamics of Arctic host-parasite systems. *Proceedings of the Royal Society B* 272, 2571-2576.
- Lassalle, G., de Montaudouin, X., Soudant, P. et Paillard, C. (2007) Parasite co-infection of two sympatric bivalves, the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) and the cockle (*Cerastoderma edule*) along a latitudinal gradient. *Aquatic Living Resource* 20, 33-42.
- 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 O. Kinne (eds) *Diseases of Marine Animals*. Hamburg: Biologische Anstalt Helgoland, pp. 477-961.
- Lauckner, G. (1984) Impact of trematode parasitism on the fauna of a North Sea tidal flat. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 37, 185-199.
- Lebour, M.V. (1911) A review of the British marine cercariae. *Parasitology* 4, 416-456.
- Littlewood, D.T.J. (2005) Marine parasites and the tree of life. In K. Rohde (eds) *Marine parasitology*. Oxon: CABI Publishing, pp. 6-10.
- Lo, C.T. et Lee, K.M. (1996) Pattern of emergence and the effects of temperature and light on the emergence and survival of Heterophyid cercariae (*Centrocestus formosanus* and *Haplorchis pumilio*). *Journal of Parasitology* 82, 347-350.
- Loos-Frank, B. (1968) Der Entwicklungszyklus von *Psilostomum brevicolle* (Creplin, 1829) [Syn.: *P. platyurum* (Mühling, 1896)] (Trematoda, Psilostomatidae). *Zeitschrift für Parasitenkunde* 31, 122-131.
- Loos-Frank, B. (1969) Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. I. Die Alternativ-Zyklen von *Gymnophallus choledochus* Odhner 1900. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 32, 135-156.
- Loos-Frank, B. (1971) Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. III. *Gymnophallus gibberosus* n. sp. und seine Metacercarie. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 35, 270-281.
- Maillard, C. (1976) *Distomatoses de poissons en milieu lagunaire*. PhD Thesis, University Sciences et Techniques du Languedoc.
- Malek, M. (2001) Effects of the digenetic parasites *Labratrema minimus* and *Cryptocotyle concavum* on the growth parameters of *Pomatoschistus microps* and *P. minutus* from Southwest Wales. *Parasitology Research* 87, 349-355.
- Markowski, S. (1936) Über die Trematodenfauna der baltischen Mollusken aus der Umgebung der Halbinsel Hel. *Bulletin International de l'Académie Polonaise des Sciences et Lettres* 1936, 285-317.
- Meißner, K. (2001) Infestation pattern of microphallid trematodes in *Corophium volutator* (Amphipoda). *Journal of Sea Research* 45, 141-151.

- 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.
- Mouritsen, K.N. et Jensen, K.T. (1997) Parasite transmission between soft-bottom invertebrates: temperature mediated infection rates and mortality in *Corophium volutator*. *Marine Ecology Progress Series* 151, 123-134.
- Mouritsen, K.N. et Poulin, R. (2002) Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystem. *Parasitology* 124, 101-117.
- Mouritsen, K.N., Tompkins, D.M. et Poulin, R. (2005) Climate warming may cause a parasite-induced collapse in coastal amphipod populations. *Oecologia* 146, 476-483.
- Pechenik, J.A., Fried, B. et Simpkins, H.L. (2001) *Crepidula fornicata* is not a first intermediate host for trematodes: who is? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 261, 211-224.
- Pelseneer, P. (1906) Parasites de mollusques marins. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique* 40, 161-186.
- Petersen, K.S., Rasmussen, K.I. et Heinemeier, R.N. (1992) Clams before Columbus? *Nature* 359, 679.
- Pina, S., Barandela, T., Santos, M.J., Russell-Pinto, F. et Rodrigues, P. (In revision) Identification and description of *Bucephalus minimus* (Digenea: Bucephalidae) life cycle in Portugal: morphological, histopathological and molecular data. *Journal of Parasitology*.
- Pina, S., Tajdari, J., Rodrigues, P. et Russell-Pinto, F. (In preparation) Description of *Diphtherostomum brusinae* (Digenea: Zoogonidae) life cycle by morphological and molecular data, in Aveiro estuary, Portugal. *Journal of Parasitology*
- Poulin, R. (2006) Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites. *Parasitology* 132, 143-151.
- Poulin, R. et Morand, S. (2000) The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology* 75, 277-293.
- Poulin, R. et Mouritsen, K.N. (2006) Climate change, parasitism and the structure of intertidal ecosystems. *Journal of Helminthology* 80, 183-191.
- Prévot, G. (1966) Sur deux trématodes larvaires d'*Antedon mediterranea* Lmk. (Echinoderme): *Metacercaria* sp. (Monorchiidae Odhner, 1911), et métacercaire de *Diphtherostomum brusinae* Stoss., 1904 (Zoogonidae Odhner, 1911). *Annales de Parasitologie* 41, 233-242.
- Reimer, L.W. (1970) Digene Trematoden und Cestoden der Ostseefische als natürliche Fischmarken. *Parasitologische Schriftenreihe* 20, 1-144.
- Reimer, L.W. (1973) Das Auftreten eines Fischtrematoden der Gattung *Asymphylodora* Looss, 1899, bei *Nereis diversicolor* O.F. Müller als Beispiel für einen Alternativzyklus. *Zoologischer Anzeiger* 191, 187-196.
- 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. *Journal of Parasitology* 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 infestaçao.* PhD Thesis, University of Porto, Portugal.
- Russell-Pinto, F. et Bartoli, P. (1992) Sympatric distribution of *Meiogymnophallus minutus* and *M. fossarum* (Digenea: Gymnophallidae) in *Cerastoderma edule* in the Ria de Aveiro estuary in Portugal. *Parasitology Research* 78, 617-618.

- Russell-Pinto, F. et Bowers, E.A. (1998) Ultrastructural studies on the tegument of the metacercariae of *Meiogymnophallus minutus* and *Meiogymnophallus fossarum* (Digenea: Gymnophallidae) in *Cerastoderma edule* from Portugal. *Journal of Parasitology* 84, 715-722.
- Russell-Pinto, F., Gonçalves, J.F. et Bowers, E. (2006) Digenean larvae parasitizing *Cerastoderma edule* (Bivalvia) and *Nassarius reticulatus* (Gastropoda) from Ria de Aveiro, Portugal. *Journal of Parasitology* 92, 319-332.
- Sannia, A. et James, B.L. (1978) The occurrence of *Cercaria cerastodermae* I Sannia, James, and Bowers, 1978 (Digenea: Monorchiidae) in populations of *Cerastoderma edule* (L.) from the commercial beds of the Lower Thames Estuary. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 56, 1-11.
- Sannia, A., James, B.L. et Bowers, E.A. (1978) The morphology of *Cercaria cerastodermae* I nom. nov. (Monorchiidae) (=*Cercaria lepidapedon rachion* (Cobbold, 1858) *sensu* Lebour, 1908) a rare digenetic parasite of the cockle in Britain. *Journal of Natural History* 12, 487-500.
- Sauriau, P.-G. (1992) *Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de Cerastoderma edule* (L.). PhD Thesis, University of Bretagne Occidentale.
- Smyth, J.D. (1994) *Introduction to animal parasitology*, 3rd ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Sousa, W.P. et 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. (1999) *Mya arenaria* an ancient invader of the North Sea coast. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 52, 309-324.
- 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.
- Thieltges, D.W. (2006) Parasite induced summer mortality in the cockle *Cerastoderma edule* by the trematode *Gymnophallus choledochus*. *Hydrobiologia* 559, 455-461.
- Thieltges, D.W. (2007) Habitat and transmission - effect of tidal level and upstream host density on metacercarial load in an intertidal bivalve. *Parasitology* 134, 599-605.
- Thieltges, D.W. (2008) Effect of host size and temporal exposure on metacercarial infection levels in the intertidal cockle *Cerastoderma edule*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88, 613-616.
- Thieltges, D.W. et Reise, K. (2006) Metazoan parasites in intertidal cockles *Cerastoderma edule* from the northern Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 56, 284-293.
- Thieltges, D.W. et Rick, J. (2006) Effect of temperature on emergence, survival and infectivity of cercariae of the marine trematode *Renicola roscovita* (Digenea: Renicolidae). *Diseases of Aquatic Organisms* 73, 63-68.
- Thieltges, D.W. et Reise, K. (2007) Spatial heterogeneity in parasite infections at different spatial scales in an intertidal bivalve. *Oecologia* 150, 569-581.
- Thieltges, D.W., Krakau, M., Andresen, H., Fottner, S. et Reise, K. (2006) Macroparasite community in molluscs of a tidal basin in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research* 60, 307-316.
- Thieltges, D.W., Donas-Botto Bordalo, M., Cabalero Hernández, A., Prinz, K. et Jensen, K.T. (In press) Ambient fauna impairs parasite transmission in a marine parasite-host system. *Parasitology*

- Thielges, D.W., Hussel, B., Hermann, J., Jensen, K.T., Krakau, M., Taraschewski, H. et Reise, K. (2008) Parasites in the northern Wadden Sea: a conservative ecosystem component over 4 decades. *Helgoland Marine Research* 62, 37-47.
- Vaulgeard, A. (1894) Note sur la présence du *Bucephalus haimeanus* (Lacaze Duthiers) dans le *Tapes ducussatus* (Linné) et dans le *Tapes pullastra* (Montagu). *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie* 8, 8-14.
- Vernberg, W.B. et Vernberg, F.J. (1963) Influence of parasitism on thermal resistance of the muflat snail, *Nassarius obsoleta* Say. *Experimental Parasitology* 14, 330-332.
- Wegeberg, A.M. et Jensen, K.T. (1999) Reduced survivorship of *Himasthla* (Trematoda, Digenea)-infected cockles (*Cerastoderma edule*) exposed to oxygen depletion. *Journal of Sea Research* 42, 325-331.
- Wegeberg, A.M. et Jensen, K.T. (2003) In situ growth of juvenile cockles, *Cerastoderma edule*, experimentally infected with larval trematodes (*Himasthla interrupta*). *Journal of Sea Research* 50, 37-43.
- Wegeberg, A.M., de Montaudouin, X. et 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.
- Windsor, D.A. (1998) Most of the species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology* 28, 1939-1941.

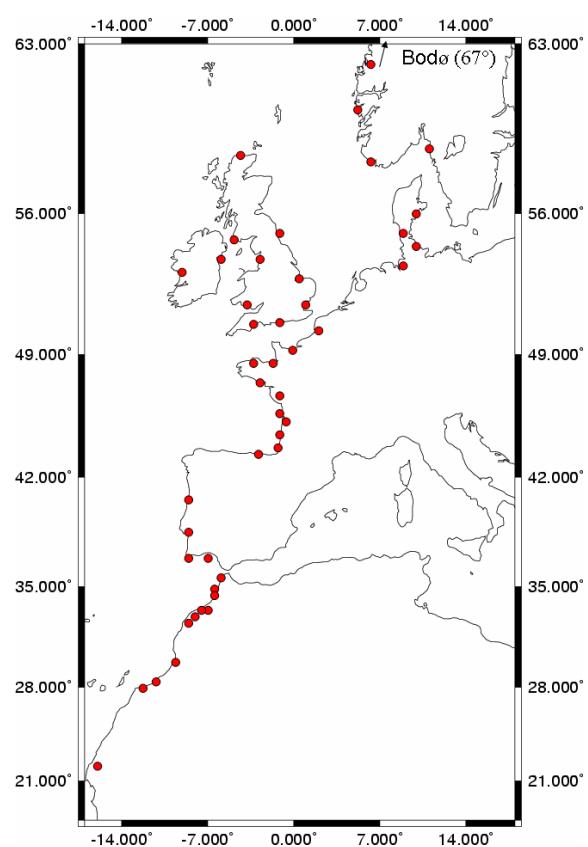


Figure 1 : Locations from where we found data on parasites in cockles *Cerastoderma edule*.

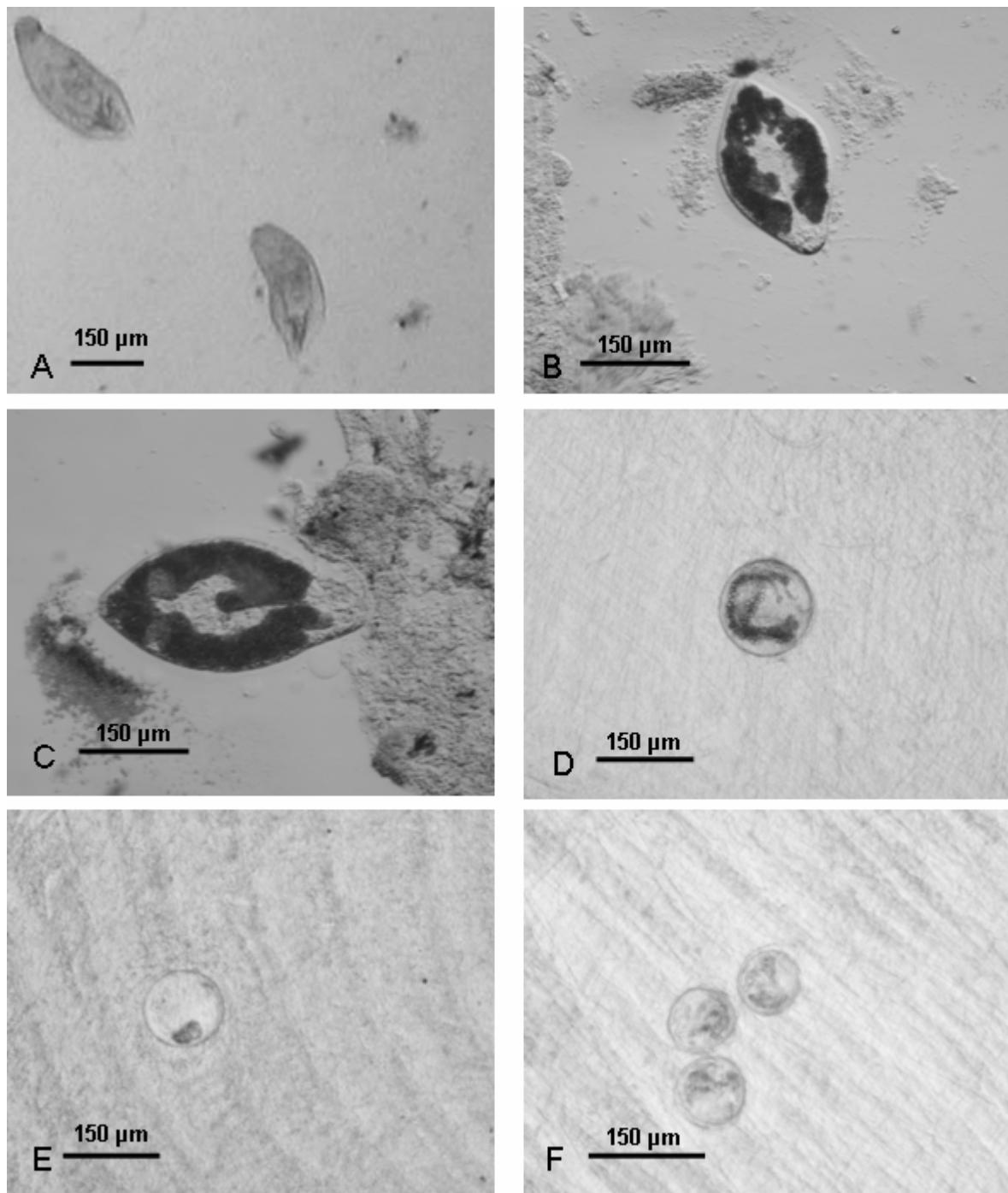


Figure 2 : Photographs of digenous larvae as they can be observed through a dissection microscope with transmitted light, within cockles tissues squeezed between two glass slides.

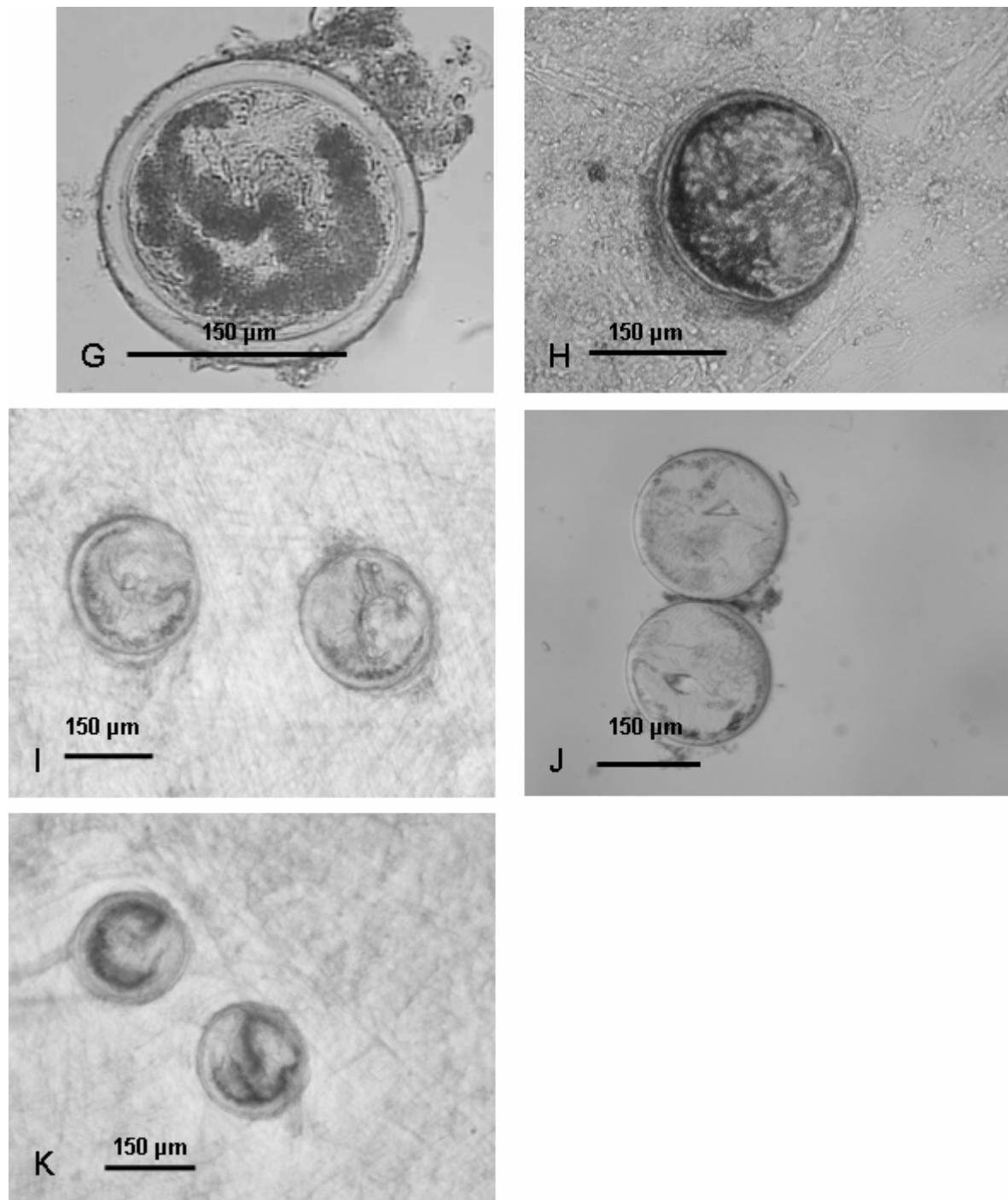


Figure 2 : continued

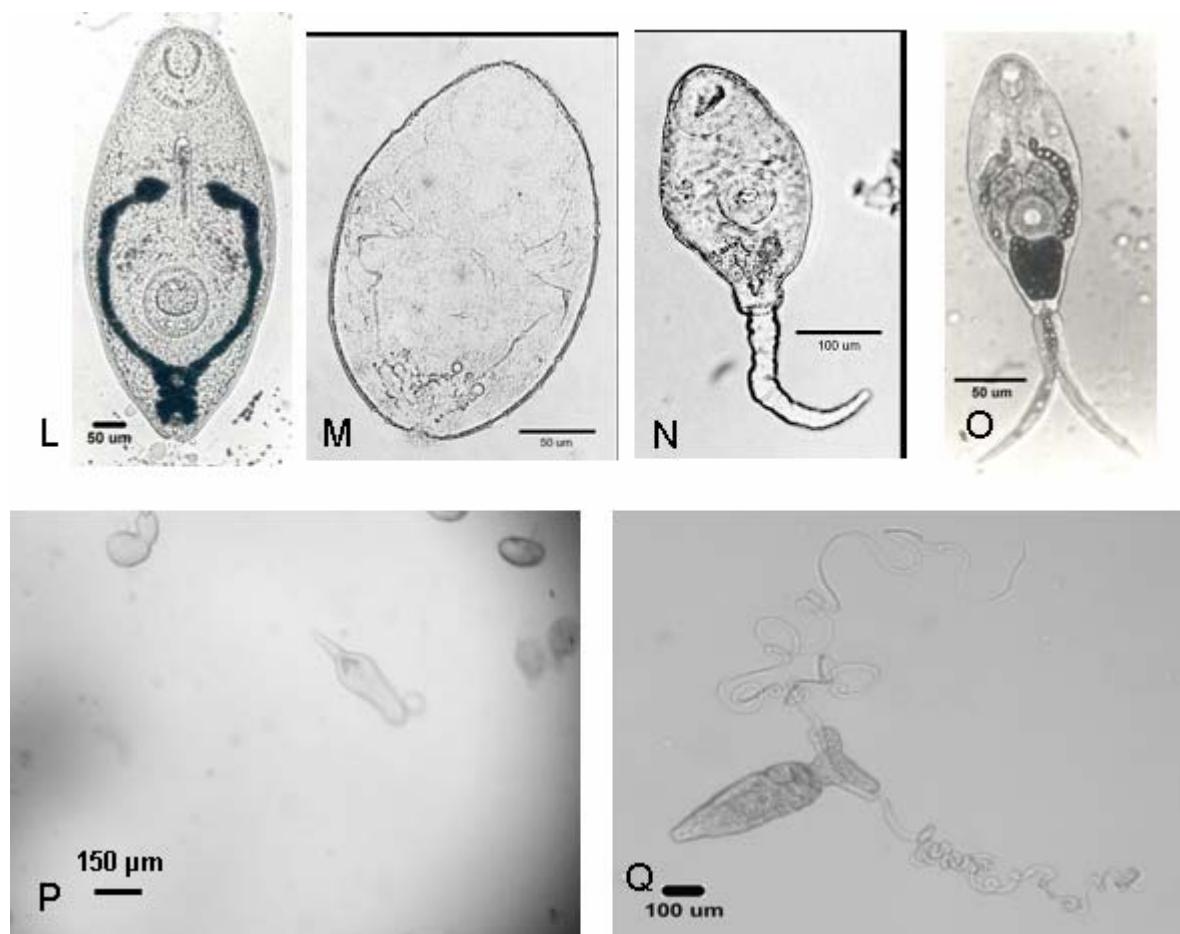


Figure 2 : continued

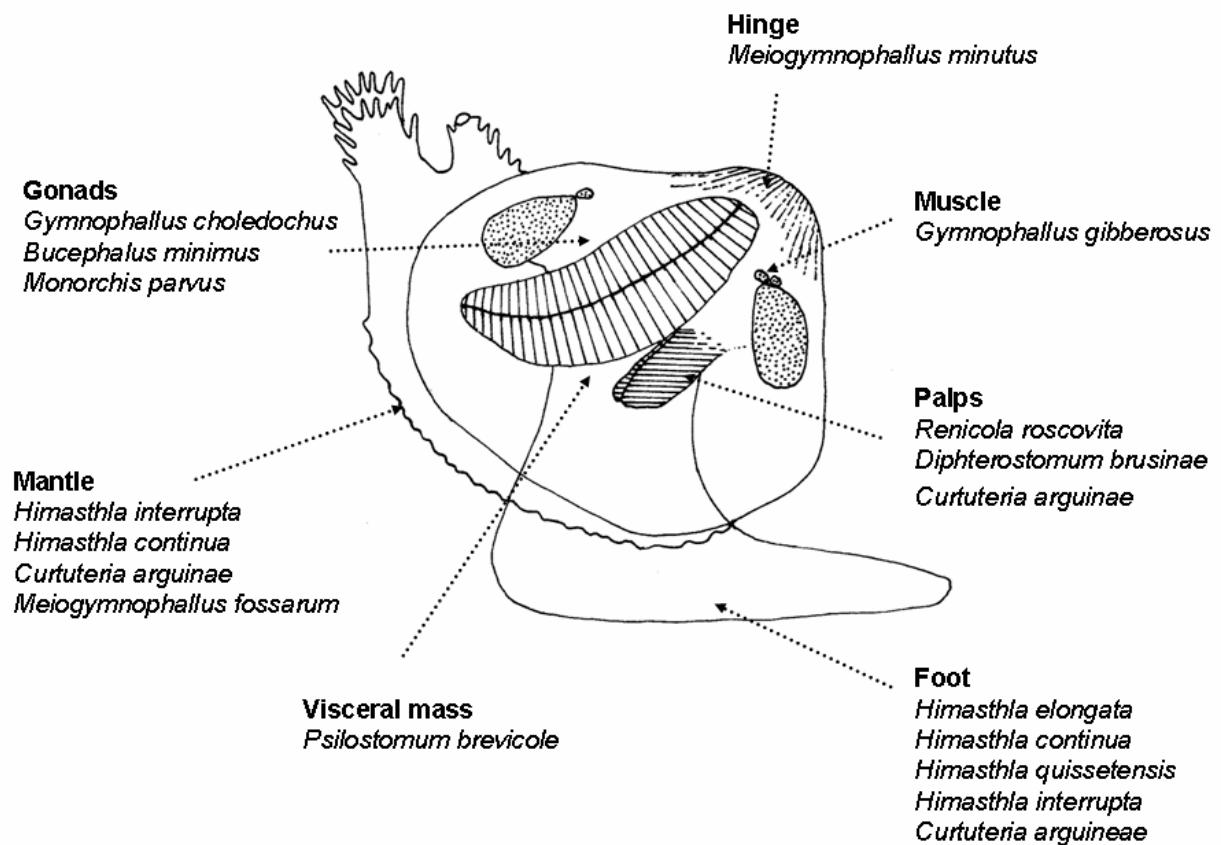


Figure 3 : Location *in situ* of the parasites infecting *Cerastoderma edule*. When mature, *Gymnophallus choledochus*, *Bucephalus minimus* and *Monorchis parvus* can invade most tissues

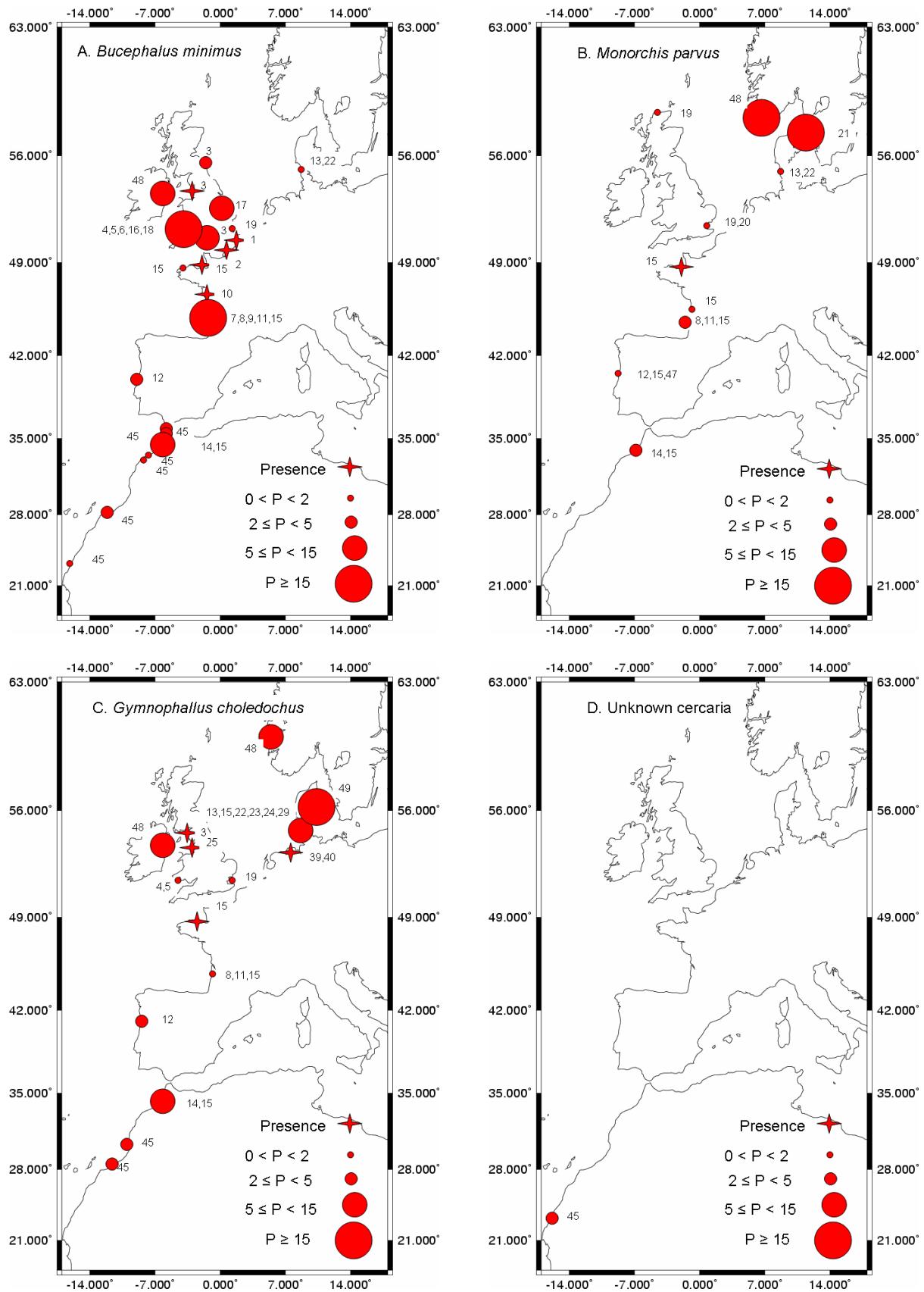


Figure 4:

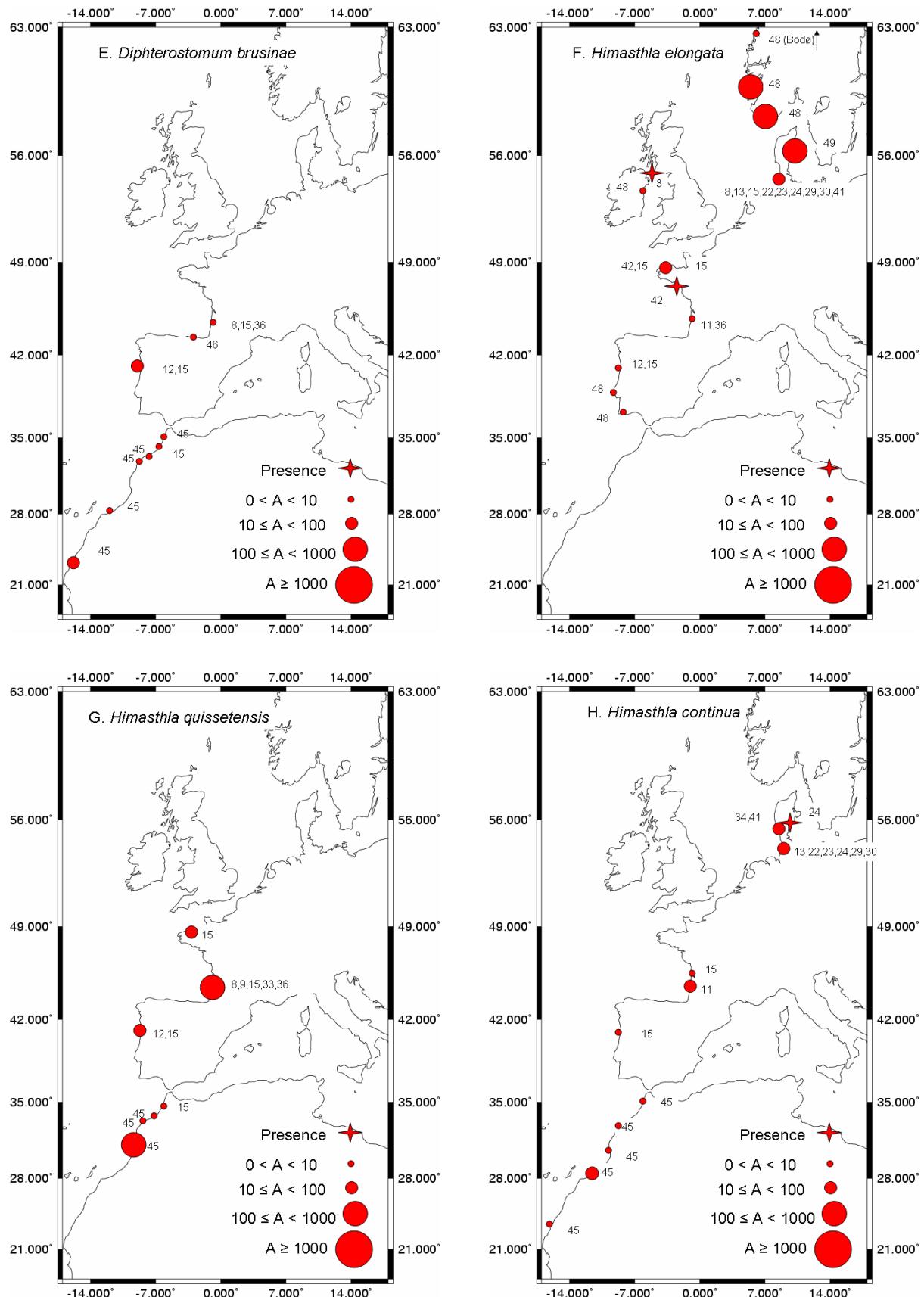


Figure 4 : (continued)

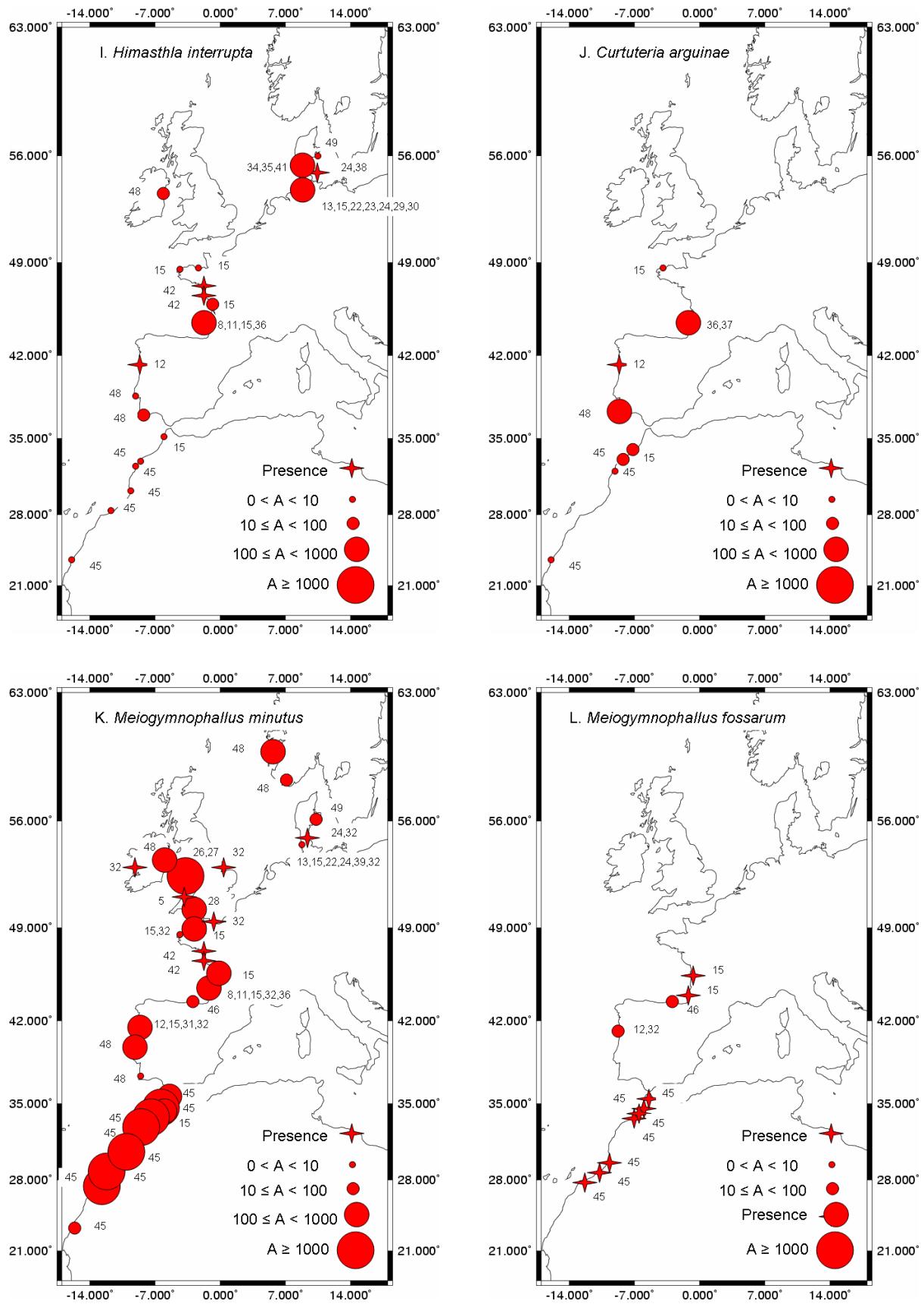


Figure 4
(continued)

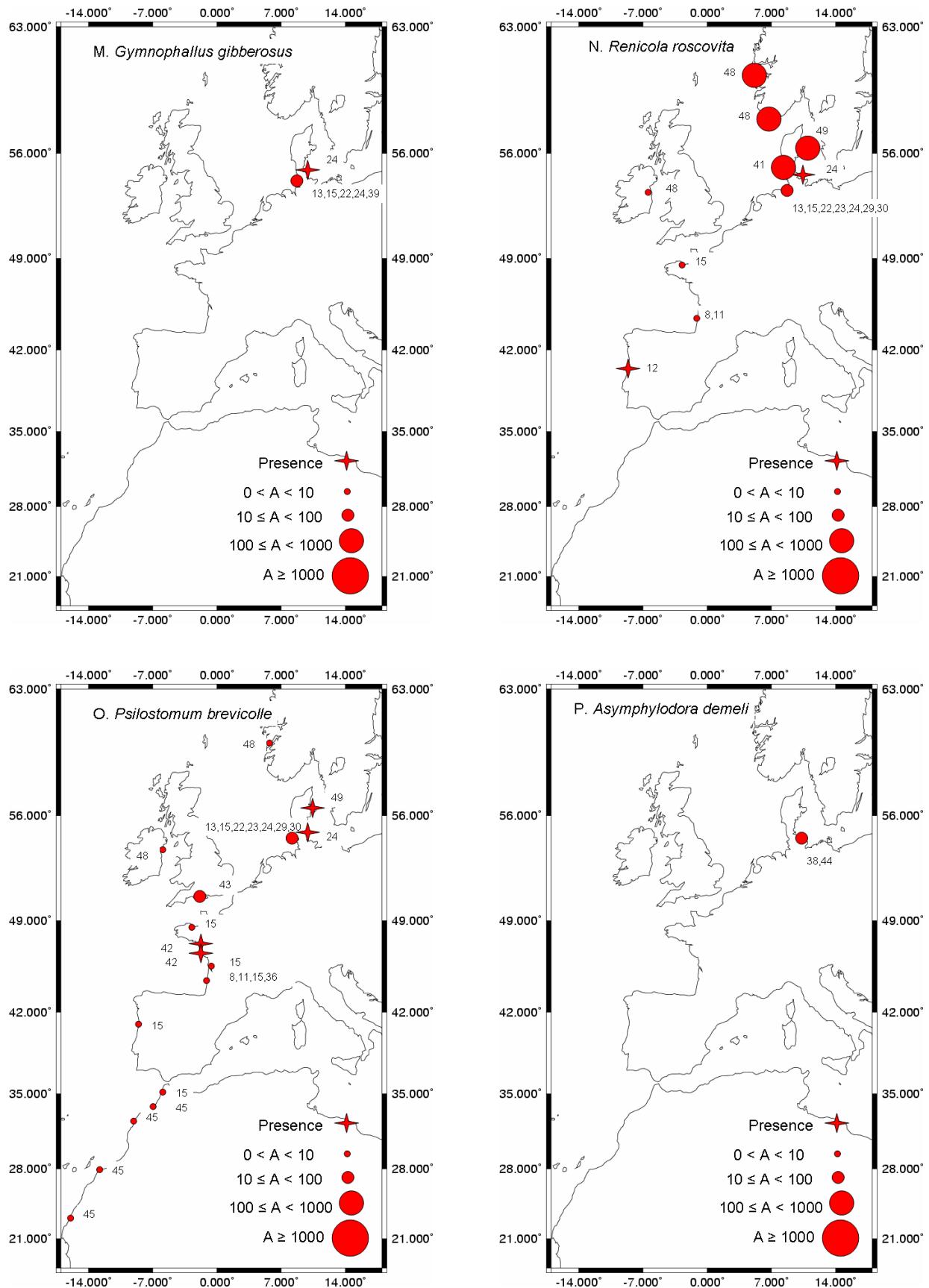


Figure 4: Distribution of digenetic trematode species along the distribution of their cockle *C. edule* host in the north-eastern Atlantic. P: maximum mean parasite prevalence observed; A: maximum mean parasite abundance observed. Numbers correspond to the following references:

1. Pelseneer, 1906; 2. Vaullegard, 1894; 3. Lebour, 1911; 4. James et Bowers, 1967; 5. James *et al.*, 1977; 6. Bowers, 1969; 7. Deltreil et His, 1972; 8. Desclaux *et al.*, 2002; 9. Baudrimont *et al.*, 2006; 10. Sauriau, 1992; 11. de Montaudouin *et al.*, 2000; 12. Russell-Pinto *et al.*, 2006; 13. Thieltges et Reise, 2006; 14. Gam *et al.*, 2008; 15. de Montaudouin, unpublished; 16. Hancock et Urquart, 1965; 17. Boyden, 1971; 18. Malek, 2001; 19. Sannia et James, 1978; 20. Sannia *et al.*, 1978; 21. Jonsson et André, 1992; 22. Thieltges *et al.*, 2006; 23. Thieltges, 2006; 24. Lauckner, 1971; 25. Jonstone, 1904 (in Lebour, 1911); 26. Bowers et James, 1967; 27. Bowers *et al.*, 1990. 28. Goater, 1993; 29. Krakau *et al.*, 2006; 30. Lauckner, 1984; 31. Russell-Pinto, 1990; 32. Russell-Pinto et Bartoli, 1992; 33. Desclaux *et al.*, 2004; 34. Wegeberg et Jensen, 1999; 35. Wegeberg et Jensen, 2003; 36. de Montaudouin *et al.*, 2005; 37. Desclaux *et al.*, 2006; 38. Kesting *et al.*, 1996; 39. Loos-Frank, 1971; 40. Loos-Frank, 1969; 41. Thieltges et Reise, 2007; 42. Lassalle *et al.*, 2007; 43. Goater *et al.*, 1995; 44. Reimer, 1970; 45. Bazairi, unpublished; 46 Dang *et al.*, submitted; 47 Bartoli *et al.*, 2000; 48 Krakau, unpublished; 49 Jensen, unpublished.

Trematode species	Synonyms	Family	Morphometrics ^a	Location ^b	1. int. host	2. int. host	Final host
Cockles 1. int. h. <i>Bucephalus minimus</i>	<i>Labiatrema minimus</i> <i>Bucephalus haimeaeus</i> <i>Cercaria cerastodermae</i> 1 <i>Cercaria dichotoma</i>	Bucephalidae		gonad	<i>C. edule</i>	<i>Pomatostistus</i> spp	(<i>F</i>) <i>Dicentrarchus labrax</i>
<i>Monorchis parvus</i>		Monorchidae		gonad	<i>C. edule</i>	<i>Mugil cephalus</i>	(<i>F</i>) <i>Diplodus</i> spp.
<i>Gymnophallus choledochus</i>		Gymnophallidae		gonad	<i>C. edule</i>		(<i>B</i>) water birds
Undescribed sp	?			gonad	<i>C. edule</i>		?
Cockles 2. int.h. <i>Asymphylodora demei</i>		Echinostomatidae	cyst 300-330 µm	?		<i>Hydrobia ulvae</i>	(<i>F</i>) gobid fish
<i>Curtuteria arguinae</i>		Zoogonidae	cyst 140-160 µm	mantle & foot		<i>Nassarius reticulatus</i>	(<i>B</i>) water birds ?
<i>Dipterostom brusinae</i>			cyst 140 µm				(<i>F</i>) <i>Blennius</i> , <i>Sympodus</i> , Obtata, <i>Sargus</i>
<i>Gymnophallus gibberosus</i>		Gymnophallidae		between the mantle and the shell		<i>Macoma balthica</i>	(<i>B</i>) water birds
<i>Himasthla continua</i>		Echinostomatidae	cyst 150-210 µm			<i>Hydrobia</i> species	(<i>B</i>) water birds
<i>Himasthla elongata</i>	<i>H. secunda</i> , <i>Echinostomum secundum</i>	Echinostomatidae	cyst 250 µm	foot		<i>Littorina littorea</i>	(<i>B</i>) water birds
<i>Himasthla interrupa</i>		Echinostomatidae	cyst 80-140 µm	mantle		<i>Hydrobia</i> species	(<i>B</i>) water birds
<i>Himasthla quissetensis</i>		Echinostomatidae	cyst 150-210 µm	foot		<i>Nassarius reticulatus</i>	(<i>B</i>) water birds (larids)
<i>Meiogrammophallus fossarum</i>		Gymnophallidae		between the muscular folds of the mantle margins		<i>Scrobicularia plana</i>	(<i>B</i>) <i>Haemotopus ostralegus</i>
<i>Meiogrammophallus minutus</i>	<i>Distomum minutum</i> , <i>Gymnophallus oedemia</i>	Gymnophallidae		cavity below the hinge		<i>Cyclope nerita</i>	
	<i>Cercaria margarita</i>						
	<i>Cercaria cambrensis</i>						
<i>Psilosstromum brevicolle</i>		Psilosomatidae	cyst 200-250 µm	digestive gland		<i>C. edule/C. glaucum</i>	(<i>B</i>) <i>Haemotopus ostralegus</i>
<i>Renicola roscoffita</i>		Renicolidae	cyst 160-180 µm	palps & mantle		<i>Hydrobia</i> species	(<i>B</i>) water birds (larids)
						<i>Littorina littorea</i>	(<i>B</i>) water birds (larids)

a: of larval stage in cockle
b: in cockle
F: fish host
B: waterbird host

1: Malliard, 1976; 2: Pina et al., In revision; 3: Russel-Pinto et al., 2006; 4: Bartoli et al., 2000; 5: Jonsson & André, 1992; 6: Lauckner, 1983; 7: Russel-Pinto, 1993; 8: Sannia et al., 1978; 9: Loos-Frank, 1992; 10: Loos-Frank, 1996; 11: Reimer, 1970; 12: Reimer, 1973; 13: Desclaux, 2003; 15: Desclaux et al., 2006; 16: Pina et al., In preparation; 17: Prévot, 1966; 18: Wadding, 1969; 19: Stunkard, 1938; 20: Bowers et al., 1990; 21: Bowe 22 Russel-Pinto & Bartoli, 1992; 23: Russel-Pinto & Bowers, 1998; 24: Russel-Pinto, 1993; 25: Bowers & James, 1967; 26: Loos-Frank, 1971; 27: Loos-Frank, 1968;

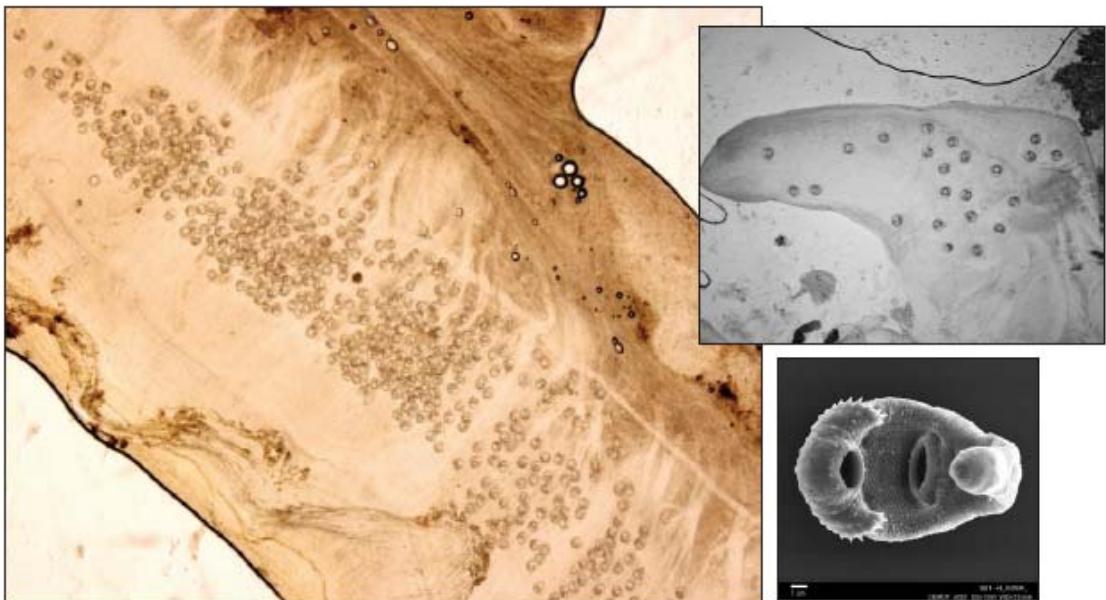
Tableau 2 : List of trematode species utilizing the cockle *Cerastoderma edule* as first and/or second intermediate host, morphometrics and location in cockle tissues, other hosts of the lifecycle and references to papers describing their anatomy.

ANNEXE 3.2:



The edible cockle is one of the three most exploited molluscs in Europe. For ten years, populations underwent severe reductions. Beyond fishing, other possible factors have been recently evoked, including parasitism. Indeed, cockles are the favourite hosts for many parasite worms belonging to a zoological group where no free-living species are known: trematodes. For human health and in continental systems, some of these parasites, like *Fasciola* (liver-fluke disease) or *Schistosoma* (Bilharzias), are well known.





In marine fauna, knowledge is still scarce. Trematodes have a fascinating and complex life-cycle. The adult worm lives and reproduces in vertebrates (mainly birds and fish in marine environments). Eggs are scattered in the water body with host's faeces and develop in larvae which infect a mollusc called the first intermediate host. It spreads throughout the whole host organism and develops into new kind of larvae that will exit through the skin and swim towards a second intermediate host. Sheltered in the host tissues, the parasite will wait or act to facilitate the final host to be eaten. With its new host, the life cycle is achieved. The efficiency of transmission is very dependent on temperature. The cockle can be the first or second host, depending on the trematode species. When parasites are in the cockle as second host, they can force it to migrate out of the sediment and become vulnerable to predators, including final hosts.

In Europe, fourteen species have been described in the cockle, some of them responsible of mass mortalities. Cooperation between Franco-Moroccan scientific organizations (CNRS and CNRST) intends to evaluate the parasite load in cockles living in their southern distribution area (Morocco). A large sampling campaign was performed in eleven ecosystems (lagoons, estuaries, oueds, and bays) situated between 23° and 35° north along the Atlantic coast of Morocco. Twelve species were described, including a new and still unknown specimen in the southern coast (Dakhla). They are harmless for humans.

The parasite richness seems related to the global diversity, due to the necessity for parasites to cross many host species. For this reason, marine trematodes are also considered as good indicators of diverse and healthy ecosystems. Cockle population dynamics studies are now running in Morocco (Moulay Bousselham) and we obtained some evidence that trematodes could be involved in cockle pathologies and even in mortalities. Because Morocco has a warmer climate than Europe,

obtained results give information on what could (or could not) happen in the case of climate change. Although a single Moroccan cockle can harbour up to seven trematode species and several thousand parasite larvae, the situation is neither better nor worse than what is observed in France, Great Britain or Denmark!

Xavier de Montaudouin
Maître de Conférences HDR / Associated Professor STATION MARINE
D'ARCACHON Observatoire Aquitain des Sciences de l'Univers UMR
5805 EPOC, Université Bordeaux 1/CNRS 2, rue du Pr Jolyet F-33120
ARCACHON FRANCE
E-mail: x.de-montaudouin@epoc.u-bordeaux1.fr

Co-authors: Merieme Gam, Hocein Bazairi,
K. Thomas Jensen, Céline Desclaux



RESUME

La dynamique globale des systèmes parasites-hôte (SPH) ‘trématode digènes - coque *Cerastoderma edule*’ a été étudiée simultanément à Merja Zerga (Maroc) et dans le Bassin d’Arcachon (France). La dynamique de populations de la coque a montré une variabilité intra et inter-site et a été expliquée essentiellement par la température, la prédation, la compétition et la dynamique sédimentaire. Dans les deux lagunes, le recrutement s’opère à une température de 19°C avec un décalage temporel en relation avec les positions latitudinales des sites (avril-mai à Merja Zerga et juin-juillet à Arcachon). Les taux de croissance restent comparables pour les deux populations de coque ($K=1,5 \text{ an}^{-1}$) mais les performances de croissance sont plus élevées à Arcachon ($\Phi'=3,3$) qu’à Merja Zerga ($\Phi'=3,1$). La production était plus élevée à Merja Zerga (36-65 g poids sec.m⁻².an⁻¹). P/B est faible sur les deux sites et légèrement plus élevée à Arguin (1,1-1,5 contre 1,0-1,1 an⁻¹).

Les deux sites présentent deux riches communautés parasitaires regroupant à Merja Zerga (11 espèces) et à Arguin (13 espèces), respectivement, 69% et 81% de la richesse parasitaire (digènes) connue des coques. Les communautés parasitaires restent comparables et l’éloignement géographique et climatique n’a eu qu’un faible retentissement sur la structure des peuplements parasitaires. La comparaison latitudinale de la structure et de la dynamique des SPH a permis de relativiser l’importance de la température dans la dynamique de l’hôte et des parasites, du moins dans cet intervalle climatique. A Merja Zerga, la température ne semble pas être un facteur limitant de l’infestation contrairement aux sites plus au nord. Mais finalement, les niveaux d’infestation des coques adultes sont similaires. Les échinostomatidés et les gymnophallidés ont été les plus contributives dans la mortalité parasito-dépendante observée. L’impact des parasites digènes en situation normale se traduit par une augmentation de E/B, cependant plus marqué à Merja Zerga. Cette différence d’effet dénote d’un gradient positif de virulence en allant du nord vers le sud. La présence d’herbiers, la situation ‘intertidal versus subtidal’ et la densité des coques ont un effet modéré sur l’infestation parasitaire.

Mots clés: *Cerastoderma edule*, trématodes digènes, dynamique de population, parasitisme, production, mortalité, Merja Zerga, Arcachon

ABSTRACT

The global dynamics of the parasites-host systems (PHS) ‘digenean trematodes – cockle *Cerastoderma edule*’ was simultaneously studied in Merja Zerga (Morocco) and Arcachon Bay (France). Cockle population dynamics exhibited an intra- and inter-site variability mostly explained by temperature, predation, competition and sedimentary dynamics. In both lagoons, recruitment occurred at 19° C, with a temporal delay due to latitudinal position (April-May at Merja Zerga, and June-July at Arcachon). Growth rates were similar in both cockle populations ($K=1.5 \text{ an}^{-1}$) but growth performances were higher at Arcachon ($\Phi'=3.3$) than at Merja Zerga ($\Phi'=3.1$). Production was higher at Merja Zerga (36-65 g dry weight.m⁻².yr⁻¹). P/B was low in both sites and slightly higher at Arguin (1.1-1.5 contre 1.0-1.1 yr⁻¹).

Both sites exhibited rich parasite communities with 11 species at Merja Zerga and 13 species at Arguin, corresponding to 69 and 81% of the identified cockle parasite species richness (digeneans). Great distances and climate differences did not alter the structure of parasite communities. Structure and dynamics of PHS related to latitude showed the moderate effect of temperature, within this climate range. At Merja Zerga, temperature was not a limiting factor for parasite infestation, in contrast with what happens in northern countries. But eventually, parasite loads in adult cockles were similar in both sites. Echinostomatids and gymnophallids were the most contributive families explaining parasite-dependent mortality. Digenean impact on cockle resulted in an increasing of E/B, with a higher effect at Merja Zerga. This difference could be linked to a higher virulence in southern sites. The presence of seagrass beds, the position between subtidal and intertidal and the cockle density remained secondary factors in controlling parasite infestation.

Key words: *Cerastoderma edule*, digenean trematodes, population dynamics, parasitism, production, mortality, Merja Zerga, Arcachon