

Impact de la présence d'herbiers à *Zostera noltii* sur l'infestation parasitaire des coques *Cerastoderma edule* dans la lagune de Merja Zerga (Maroc)

Mériame GAM¹, Hocein BAZAIRI^{1*} & Xavier de MONTAUDOUIN²

1. Université Hassan II Ain Chock, Faculté des Sciences, Département de Biologie, B.P. 5366 Maârif, 20100 Casablanca, Maroc.

* Auteur correspondant : hoceinbazairi@yahoo.fr

2. Université Bordeaux I, CNRS, UMR EPOC 580., Station Marine d'Arcachon ; 2, rue du Pr. Jolyet, F33120 Arcachon, France.

Résumé. 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 clés : trématodes digènes, parasitisme, *Cerastoderma edule*, *Zostera noltii*.

Effect of presence of *Zostera noltii* seagrass on parasite infection of cockles *Cerastoderma edule*, in Merja Zerga lagoon (Morocco).

Abstract. The present work aimed at assessing 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 parasite 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 these macroparasites in two stations under different substrate conditions (naked sediment and vegetated sediment) indicates a significant effect of 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 suggests that habitat structure, at this scale, is not important to consider in the sampling strategy.

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

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 l'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 (Desclaux 2003, Fried & Ponder 2003), la teneur en métaux lourds (Pietroock & 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).

MATERIELS ET METHODES

Site d'étude

La lagune de Merja Zerga se situe sur la côte atlantique nord marocaine, entre 34°47' et 34°53' Nord et 6°13' et 6°19' Ouest (Fig. 1). 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 17 000 habitants.

D'une surface de 35 km², elle reçoit des apports d'eau douce de l'oued Drader et du canal du Nador (Fig. 1). Le régime des marées est semi-diurne avec une moyenne de

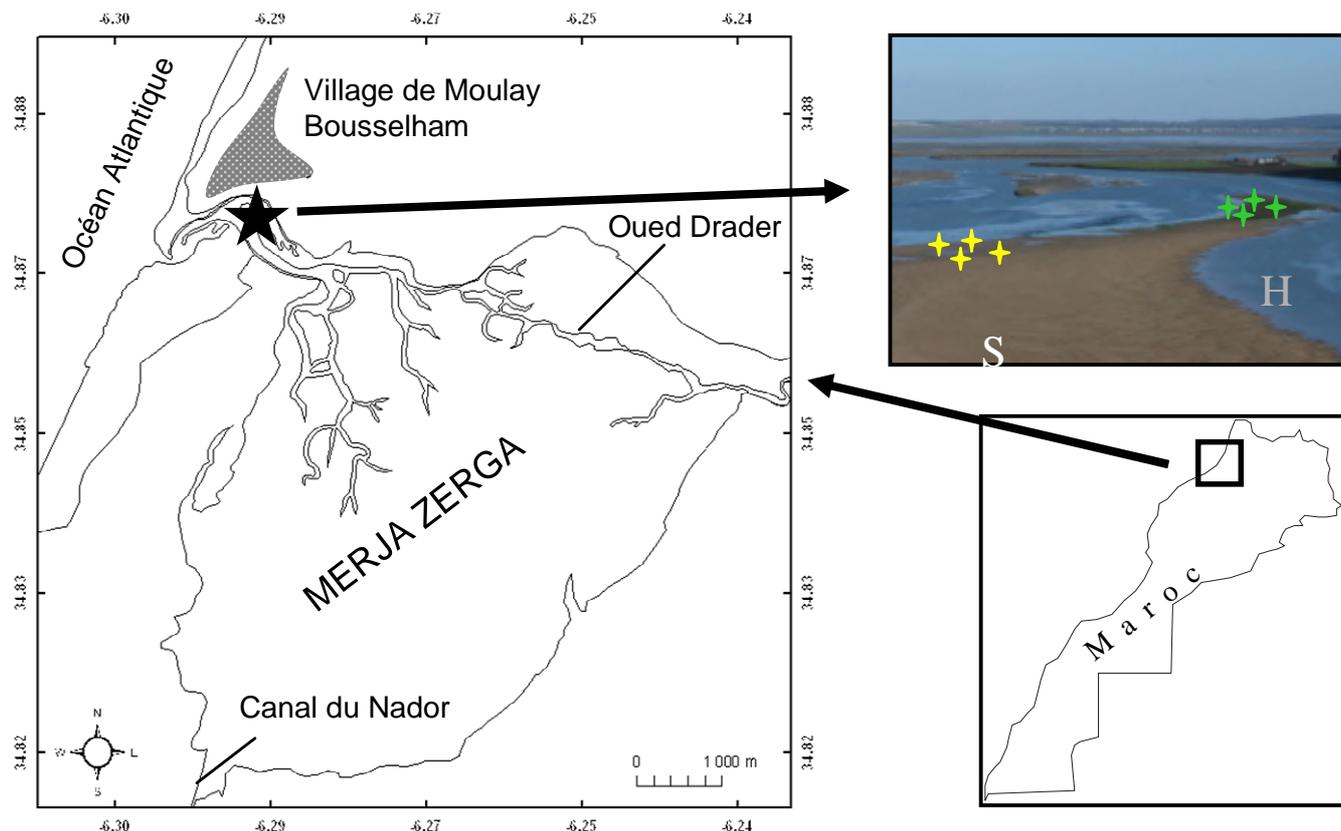


Figure 1. Présentation de la lagune de Merja Zerga, localisation de la zone d'étude et situation des habitats considérés dans cette étude. H : herbier à *Zostera noltii* ; S : substrat nu.

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 (Labardi *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 (Fig. 1) 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 comptées sous loupe binoculaire suivant la procédure 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).

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

Tableau I. 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 | 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>Meiogygnophallus minutus</i> (Cobbold, 1859) | <i>Scrobicularia</i> | oiseau | 97,8 | 100 |
| <i>Psilostomum brevicolle</i> Creplin, 1829 | <i>Hydrobia</i> | oiseau | 2,2 | 10 |
| <i>Diphtherostomum 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>Pimnotheres pisum</i> (Linné, 1767) | - | - | 21,1 | 44,4 |

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).

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 (Tab. I). 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. *Meiogygnophallus minutus* et *Curtuteria arguinae* sont les deux parasites dominants.

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 ($p > 0,05$) (Fig. 2A, Tabl. II). De même, la taille moyenne des coques est globalement similaire entre la zone d'herbier et la zone de substrat nu (Fig. 2B, Tabl. III).

La richesse spécifique individuelle moyenne (nombre d'espèces de parasite par hôte) a augmenté dans le temps

Tableau II. 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. |

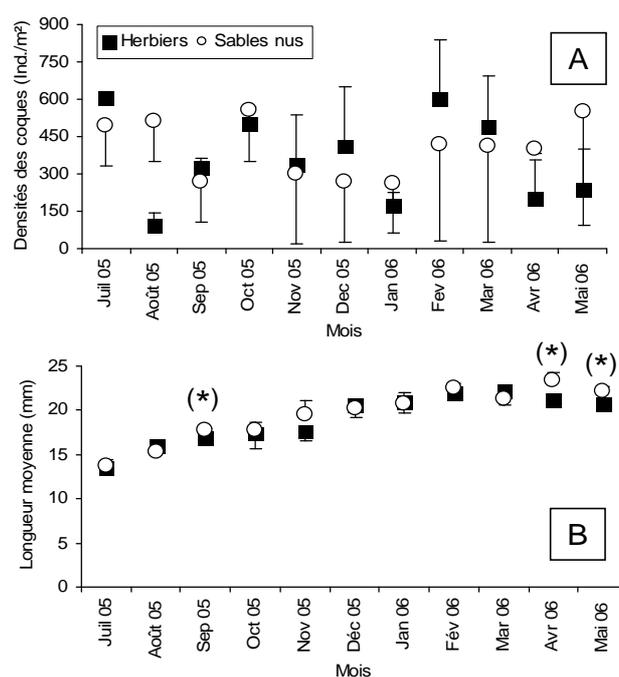
Figure 2. Evolution de la densité des coques (en ind./m²) (A) et de la longueur des coques (en mm) (B) dans les herbiers (+1 erreur standard) et dans les sables nus (-1 erreur standard). (*) : différence significative ($p < 0,05$).

Tableau III. 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. |

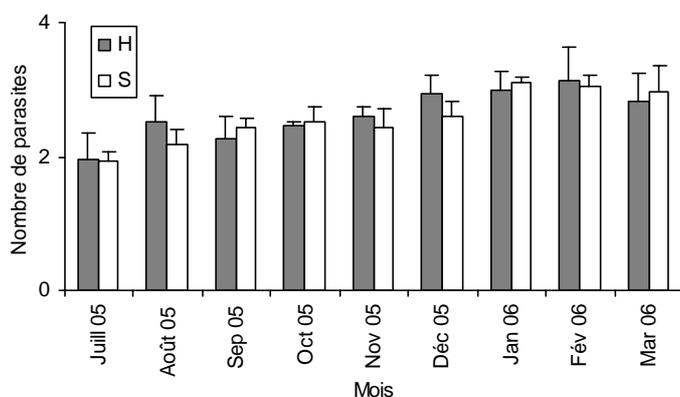


Figure 3. Evolution de la richesse spécifique parasitaire (+1 erreur standard) des coques de la cohorte de 2005 dans les herbiers (H) et dans les sables nus (S).

entre 1 à 2 espèce/coque en juillet 2005 et 4 espèces par coque en mars 2006 ($p < 0,05$) sans différence entre substrats ($p > 0,05$) (Fig. 3 ; Tab. II).

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 ($p > 0,05$) (Tab. IV, Fig. 4). Seul *Diptherostomum brusinae* affiche une intensité parasitaire plus élevée dans l'un des substrats (l'herbier) mais sur des valeurs faibles ($p < 0,05$).

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.

La Classification Ascendante Hiérarchique CAH (Fig. 5) permet de discriminer trois groupes de stations se

Tableau IV. 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 | (*) |

succédant dans le temps. Ces trois groupes sont constitués respectivement des échantillons prélevés entre juillet à août 2005, suivis 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 : $R = 0,73$ et $p < 0,01$) témoignant ainsi d'une évolution dans le temps de la composition parasitaire des coques. De décembre 2005 à mars 2006, les coques sont dominées par les parasites *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 *Diptherostomum 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 *Diptherostomum brusinae* et les sables nus par *Curtuteria arguinae* (Fig. 4). Cette dissimilarité reste cependant faible et ne dépasse pas 10%.

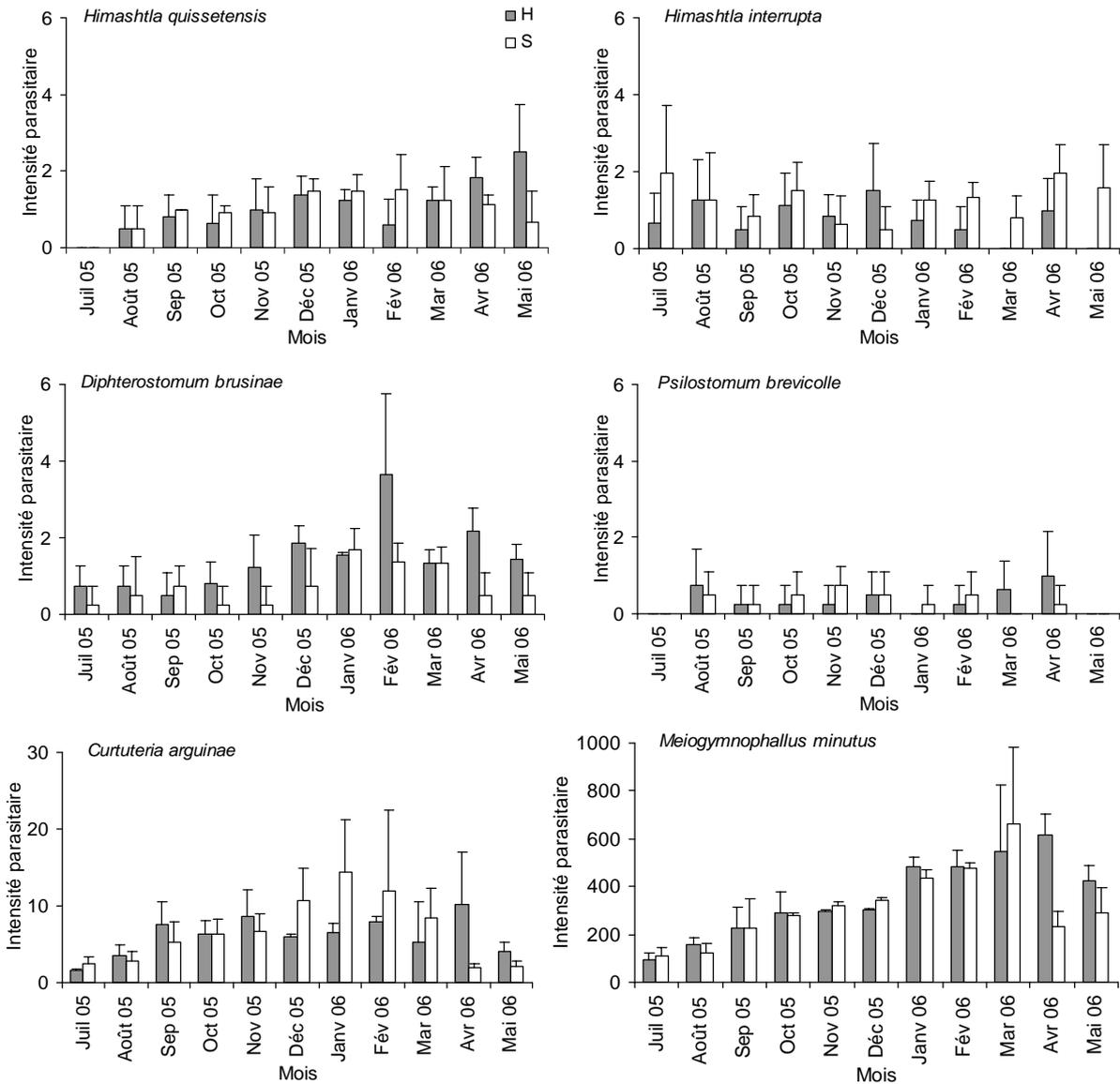


Figure 4. Evolution de l'intensité des trématodes digènes (+1 erreur standard) de juillet 05 à mars 06 dans les herbiers (H) et dans les sables nus (S).

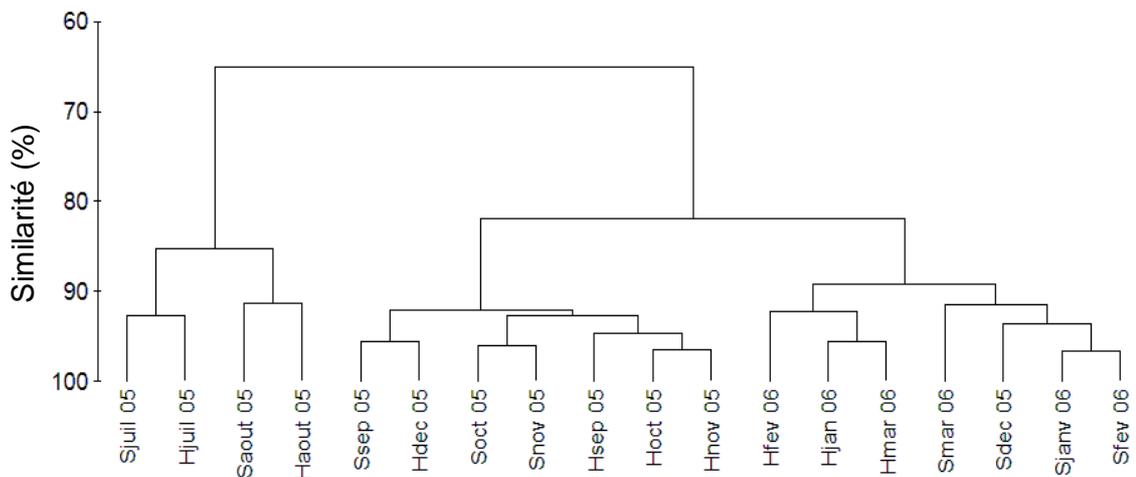


Figure 5. Dendrogramme issu de la Classification Ascendante Hiérarchique appliquée aux stations d'échantillonnage et basée sur l'indice de Bray-Curtis de l'abondance parasitaire transformée en log (x+1). H : herbiers à *Zostera noltii* ; S : sables nus.

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 nous avons pris la précaution de nous 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 *Meiogyrophallus 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 *Diptherostomum 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 2006). 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 prédictif 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).

CONCLUSION

Le présent travail avait 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). 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).

Remerciements.

Cette étude a été financée conjointement par le CNRST (Maroc) (Bourse d'excellence de recherche A7/013 2004-2007) et par un projet de coopération CNRST-Maroc (SDU 03/06) / CNRS-France (18571). Nous remercions un évaluateur anonyme pour ses commentaires sur le manuscrit.

Références

- Bartoli P. & Boudouresque C.F. 1997. Transmission failure of parasites (Digenea) in sites colonized by the recently introduced invasive alga *Caulerpa taxifolia*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 154, 253-260.
- Bazairi H. 1999. *La faune macrobenthique de la lagune de Moulay Bousselham : Structure des peuplements et successions spatio-temporelles*. Thèse Doctorat, Univ. Mohammed V, Fac. Sci. Rabat, 199 p.
- Bazairi 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). *Oceanol. Acta*, 26, 457-471.
- Benbakhta B. 1994. *Structure et dynamique du zooplancton de la lagune de Moulay Bousselham (Maroc)*. Thèse Doctorat, Univ. Mohammed V, Fac. Sci. Rabat, 125 p.
- Carruesco C. 1989. *Genèse et évolution de trois lagunes du littoral atlantique depuis l'holocène: Oualida -Moulay Bou Salham (Maroc) et Arcachon (France)*. Thèse Univ. Bordeaux 1, 485 p.
- Chubb J.C. 1979. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part II, Trematoda. *Adv. Parasitol.*, 17, 141-313.
- Chubb J.C. 1980. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part III, Larval cestoda and nematoda. *Adv. Parasitol.*, 18, 1-120.
- Clarke K.R. & Gorley R.N. 2003. *Primer 5 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research)*. Plymouth Marine Laboratory Plymouth United Kingdom.
- Curtis L.A. 1987. Vertical distribution of an estuarine snail altered by a parasite. *Science*, 235, 1509-1511.
- Curtis L.A. 2005. Movements of *Ilyanassa obsoleta* (Gastropoda) on an intertidal sandflat. *Mar. Biol.*, 148, 307-317.
- Curtis L.A. 2007. Larval trematode infections and spatial distributions of snails. *Invert. Biol.*, 126, 3, 235-246.
- 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 Univ. Bordeaux 1, 304 p.
- de Montaudouin X., Wegeberg A.M., Jensen K.T. & Sauriau P.G. 1998. Infection characteristics of *Himasthla elongata* cercaria in cockles as a function of water current. *Dis. Aquat. Org.*, 34, 63-70.
- de Montaudouin X., Kisielowski I., Bachelet G. & Desclaux C. 2000. A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanol. Acta*, 23, 453-468.
- de Montaudouin X., Jensen K.T., Desclaux C., Wegeberg A.M. & Sajus M.C. 2005. Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of *Himasthla quissetensis* (Echinostomatidae, Trematoda). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 85, 809-812.
- de Montaudouin X., Thielges D.W., Gam M., Krakau M., Pina S., Bazairi H., Dabouineau L., Russell-Pinto F. & Jensen K.T. 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.*, sous presse.
- 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 Univ. Bordeaux-1, 304 p.
- Desclaux C., de Montaudouin X. & Bachelet G. 2004. Cockle (*Cerastoderma edule*) population mortality: the role of the digenean parasite *Himasthla quissetensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 279, 141-150.
- Desclaux C., Russell-Pinto F., de Montaudouin X. & Bachelet G. 2006. First record and description of metacercariae of *Curcutteria arguinae* n. sp. (Digenea: Echinostomatidae), parasite of cockles *Cerastoderma edule* (Mollusca: Bivalvia) in Arcachon Bay, France. *J. Parasitol.*, 92, 578-587.
- Ferreira S.M., Jensen K.T. & Pardal M.A. 2005. Infection characteristics of a trematode in an estuarine isopod: influence of substratum. *Hydrobiologia*, 539, 149-155.
- Fingerut J.T., Zimmer C.A. & Zimmer R.K. 2003. Patterns and processes of larval emergence in an estuarine parasite system. *Biol. Bull.*, 205, 110-120.
- Fried B. & Ponder E.L. 2003. Effects of temperature on survival, infectivity and *in vitro* encystment of the cercariae of *Echinostoma caproni*. *J. Helminth.*, 77, 235-238.
- Gam M., Bazairi H., Jensen K.T. & 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). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 88, 354-364.
- Jensen K.T., Ferreira S.M. & Pardal M.A. 2004. Trematodes in *Cyathura carinata* population from a temperate intertidal estuary: infection patterns and impact on host. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 84, 1151-1158.
- 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. *C. R. Geoscience*, 337, 504-514.
- Lanceleur L. 2006. *Etude de la variabilité spatiale de l'infestation parasitaire des coques du Banc d'Arguin par les trématodes digènes*. Master Univ. Bordeaux-1, 10 p.
- Morley N.J. & Lewis J.W. 2004. Free-living endohelminths: the influence of multiple factors. *Trends Parasitol.*, 20, 3, 114-115.
- Mouritsen K.N. & Poulin R. 2002. Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystem. *Parasitol.*, 124, 101-117.
- Mouritsen K.N., McKechnie S., Meenken S., Toynbee J.L. & Poulin R. 2003. Spatial heterogeneity in parasite loads in the New Zealand cockle: the importance of host condition and density. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 83, 307-310.
- Nelson W.G. 1981. Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5, 141-149.
- Orth R.J., Heck K.L.J. & 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.
- Pietrokk M. & Marcogliese D.J. 2003. Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends Parasitol.*, 19, 293-299.
- Qinba A., Benhoussa A., El Agbani M.A., 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. *Bull. Inst. Sci.*, section Sciences de la Vie, 28, 35-47.
- Ray-Culp M., Davis M. & Stoner A.W. 1999. Predation by xanthid crabs on early post-settlement gastropods: the role of prey size, prey density, and habitat complexity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 240, 303-321.
- Riisgård H.U. 2001. On measurement of filtration rates in bivalves - the stony road to reliable data: review and interpretation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 211, 275-291.
- Russell-Pinto F., Gonçalves J.F. & Bowers E. 2006. Digenean larvae parasitizing *Cerastoderma edule* (Bivalvia) and *Nassarius reticulatus* (Gastropoda) from Ria de Aveiro, Portugal. *J. Parasitol.*, 92, 319-332.
- Thieltges D.W. 2007. Habitat and transmission - effect of tidal level and upstream host density on metacercarial load in an intertidal bivalve. *Parasitol.*, 134, 599-605.
- Thieltges D.W. & Reise K. 2006. Metazoan parasites in intertidal cockles *Cerastoderma edule* From the northern Wadden sea. *J. Sea Res.*, 56, 284-293.
- Thieltges D.W. & Reise K. 2007. Spatial heterogeneity in parasite infections at different spatial scales in an intertidal bivalve. *Oecologia*, 150, 569-581.
- Wegeberg A.M. & Jensen K.T. 2003. In situ growth of juvenile cockles, *Cerastoderma edule*, experimentally infected with larval trematodes (*Himastha interrupta*). *J. Sea Res.*, 50, 37-43.
- Wegeberg A.M., de Montaudouin X. & Jensen K.T. 1999. Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of three *Himastha* species (Echinostomatidae, Trematoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 238, 259-269.

Manuscrit reçu le 5 mai 2008

Version modifiée acceptée le 6 février 2009