CESTODOSES DE L'AVIFAUNE CAMARGUAISE RÔLE D'ARTEMIA (CRUSTACEA, ANOSTRACA) ET STRATÉGIES DE RENCONTRE HÔTE-PARASITE

F. ROBERT, C. GABRION

RÉSUMÉ

Au cours d'une étude sur les populations d'*Artemia* de Camargue (France), 4,5 % des individus se sont révélés porteurs de cysticercoïdes de Cestodes Cyclophyllides. Une étude morphologique de ces cysticercoïdes permet de les rapporter respectivement à : *Flamingolepis liguloides*, *F. caroli*, *F. flamingo* et *Gynandrotaenia stammeri* parasites du Flamant rose (*Phoenicopterus ruber*), *Hymenolepis stelleriae* parasite de la Mouette rieuse (*Larus ridibundus*) et *Eurycestus avoceti* dont l'hôte définitif est l'Avocette (*Recurvirostra avosetta*). Pour *H. stelleriae*, *F. caroli* et *F. flamingo*, l'hôte intermédiaire n'avait pas encore été identifié.

Des autopsies de Flamants et de Mouettes permettent de retrouver les adultes de ces différentes espèces de parasites, à l'exception de *F. caroli*. L'observation de six espèces de Cestodes dans les populations d'*Artemia* de Camargue confirme l'importance de ce Crustacé dans la transmission des Cestodes aviaires des étangs salés.

La présence de cysticercoïdes de *F. liguloides* s'accompagne de changements de pigmentation associés à une modification comportementale des *Artemia* parasitées. Ces transformations ont des répercussions sur le recrutement des différentes espèces de Cestodes :

— d'une manière générale, augmentation de la vulnérabilité des *Artemia* parasitées par *F. liguloides*,

— dans le cas de parasitisme simultané par des cysticercoïdes de *F. liguloides* et d'espèces faiblement représentées, telles que *F. flamingo* ($A = 0.743.10^{-3}$), *G. stammeri* ($A = 0.031.10^{-3}$), *H. stelleriae* ($A = 0.077.10^{-3}$) et *E. avoceti* : s'il s'agit d'espèces parasites du Flamant, celles-ci « bénéficient » du phénomène de facilitation induit par la présence de *F. liguloides*. Dans le cas contraire, il y a détournement d'une partie des stades infestants qui ne parviennent pas à l'hôte définitif. Le coût de ce détournement sur la transmission des espèces pourrait être compensé par le partage de l'espace entre les espèces aviaires et l'existence de plusieurs espèces d'hôtes intermédiaires.

Cette étude met en relief la complexité des relations interspécifiques dans la colonisation et l'exploitation des populations hôtes par les Cestodes ainsi que l'importance du partage des ressources par l'avifaune dans la circulation des parasites.

Quelles que soient les conséquences sur les populations parasites, les modifications induites chez les *Artemia* par *F. liguloides* constituent un élément déterminant dans les stratégies de rencontre hôte-parasite des Cestodes de l'avifaune camarguaise.

SUMMARY: Cestodes of birds in Camargue. Importance of *Artemia* (Crustacean Anostraca) and meeting strategy between hosts and parasites.

In a previous study dealing with the population dynamics of *Artemia* in the salt marshes of Camargue (France), 4,5 % of the crustaceans were found to be infected with cysticercoïdes of cyclophyllidean tapeworms.

These cysticercoïdes were respectively identified as *F. liguloides*, *F. caroli*, *F. flamingo* and *Gynandrotaenia stammeri* parasites of the flamingo (*Phoenicopterus ruber*); *Hymenolepis stelleriae* a parasite of the gull (*Larus ridibundus*) and *Eurycestus avoceti*, the definitive host of which is the avocet (*Recurvirostra avosetta*). For three species (*H. stelleriae*, *F. flamingo* and *G. stammeri*) the intermediate host had not yet identified.

The adults, except those of *F. caroli* were found in the gut of flamingos and gulls.

The morphological adaptations of the eggs to the environment and the simultaneous infection of *Artemia* towards the different species of cestodes which all are parasites of birds are proposed as being an important meeting strategy between hosts and parasites.

The presence of *F. liguloides* cysticercoïdes is accompanied by changes in pigmentation associated with behavioural modifications of the parasitized host, *Artemia*. These modifications have repercussions on the recruitment of different species of cestodes:

— by a global increase in the vulnerability of *Artemia* infected by *F. liguloides*,

— in the case of simultaneous parasitism by cysticercoïdes of *F. liguloides* and of other uncommon cestode species, such as *F. flamingo* ($A = 0.743.10^{-3}$), *G. stammeri* ($A = 0.031.10^{-3}$), *H. stelleriae* ($A = 0.077.10^{-3}$) and *E. avoceti* : if the second species is the parasite of the flamingo it will suffer the loss of a portion of its infesting stages that will not reach their definitive hosts. This loss may be compensated by spatial partitioning by different bird species and by the existence of several intermediate host species.

This study highlights both the complexity of interspecific relationships in the colonization and exploitation of host populations by cestodes and the importance of resource partitioning by various bird species in the circulation of the parasites.

Whatever the particular consequences may be for each parasite population, the modifications induced in *Artemia* by *F. liguloides* constitute a determining factor in the infestation strategies of avian cestode parasites in Camargue.

INTRODUCTION

Au cours d'une étude sur la distribution des cysticercoïdes de *Flamingolepis liguloides* (Gervais, 1847) Spassky et Spasskaja, 1954, dans les populations d'*Artemia* spp.* (Branchiopodes, Anostracés) des salines de Camargue, Gabrion, Boy et Mac Donald-Crivelli (1982) avaient noté la présence de différents cysticercoïdes dans l'hémocoel de ces Crustacés. Par la suite, les cysticercoïdes de *Eurycestus avoceti* (Clark, 1954) parasite de l'Avocette devaient faire l'objet d'une étude morphologique (Gabrion et Mac Donald, 1980). Maksimova (1973, 1976) puis Codreanu et Codreanu Balcescu (1978) ayant révélé l'importance des *Artemia* dans la transmission des helminthiases aviaires des lacs salés, nous avons entrepris l'identification des différents cysticercoïdes observés et la recherche des Cestodes adultes correspondants dans l'avifaune camarguaise.

Les observations recueillies sur la structure des œufs de ces parasites ont été analysés en terme de stratégie de recrutement. La présence simultanée de cysticercoïdes d'espèces différentes dans les populations d'*Artemia* nous a amené à envisager les conséquences des associations parasitaires dans le recrutement des parasites.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

En Camargue, les salins de Giraud, sont constitués de 98 plans d'eau recouvrant 12 km². La partie sud-est, dans laquelle a été réalisé l'échantillonnage, a une superficie de 8,9 ha. La profondeur moyenne de l'eau (30 à 35 cm) reste constante pendant toute la saison d'exploitation (de mars à septembre). La salinité varie de 133 ‰ en février à 210 ‰ en août et la température moyenne journalière de l'eau est de 26° C (Gabrion *et al.*, 1982).

Les échantillonnages hebdomadaires d'*Artemia* se sont déroulés

TABLEAU I. — Évolution de la fréquence du parasitisme chez *Artemia* en fonction du temps.

Date d'échantillonnage	Total <i>Artemia</i>	<i>Artemia</i> parasitées	Prévalence (%)
Avril	1 021	43	4,21
Mai	5 246	265	5,05
Juin	12 120	418	3,45
Juillet	14 789	758	5,12
Août	23 488	1 038	4,42
Septembre	8 297	407	4,9
Octobre	192	3	1,56
Effectif total	64 604	2 932	4,53

* En l'absence de caractérisation biochimique, il est recommandé de ne plus employer la dénomination *Artemia salina* et de désigner les populations par *Artemia* sp. seul valable du point de vue taxonomique (Avis officiel des participants au Symposium International sur *Artemia salina* réunis à Corpus christi, Texas USA 20-23 août 1979).

durant la période d'exploitation des salins (d'avril à septembre) (tableau I). Les prélèvements sont effectués à l'aide d'un cylindre de plexiglass de 8,5 cm de diamètre, immergé verticalement jusqu'au fond de l'étang. La colonne d'eau a été filtrée dans un tamis dont la maille est de 0,1 mm. Ce système a permis d'échantillonner, les juvéniles des classes 5 à 7 et les adultes d'*Artemia* (stades déterminés d'après Heath, 1924).

Tous les échantillons d'*Artemia* ont été formolés lors du prélèvement. 64 604 individus ont été examinés afin d'y déceler la présence de parasites. Les *Artemia* parasitées ont été isolées et disséquées sous la loupe binoculaire. Après localisation des cysticercoïdes, l'identification de chaque parasite, a été réalisée au microscope après éclaircissement au liquide de Faure.

Les Cestodes adultes proviennent du tube digestif d'oiseaux tués accidentellement en Camargue. L'observation a été réalisée le plus rapidement possible après l'autopsie. Les parasites ont été rincés dans une solution de Ringer. Les œufs prélevés dans les derniers segments gravides ont été observés au microscope. Après fixation à l'alcool formol (Joyeux et Baer, 1936), les Cestodes colorés au carmin chlorhydrique et déshydratés ont été montés entre lame et lamelle dans du baume du Canada. Les scolex ont été montés dans le liquide de Berlese pour l'étude des crochets.

Les différentes espèces observées ayant déjà fait l'objet de descriptions complètes (littérature citée), seules les principales caractéristiques ont été reprises dans ce travail.

RÉSULTATS

1 — CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES
ET IDENTIFICATION DES ESPÈCES :

HYMENOLEPIDIDAE RAILLIET ET HENRY, 1909

— *Flamingolepis liguloides* (Gervais, 1847) Spassky et Spasskaja, 1954.

Parmi les 6 espèces de Cestodes Cyclophyllides rencontrées dans les populations d'*Artemia*, *F. liguloides* constitue de loin la plus abondante ($A = 50.6.10^{-3}$) (tableau II). Les cysticercoïdes invaginés, sont ovales et mesurent $470 \times 320 \mu\text{m}$. Le cercomère peut atteindre $800 \mu\text{m}$ de longueur et $80 \mu\text{m}$ de largeur au niveau de l'insertion à la vésicule cystique. A l'intérieur du cysticercoïde, le scolex dont la rétraction dans la vésicule cystique s'est effectuée sans retournement, est long et mobile. Son dia-

TABLEAU II. — Abondance des différentes espèces parasites chez *Artemia* en Camargue.

Hôte définitif	Espèces parasites	Abondance (10^{-3})	Nombre total de cysticercoïdes
<i>Phoenicopterus ruber</i> (Flamant)	<i>F. liguloides</i>	50,6	3 269
	<i>F. caroli</i>	7,74	50
	<i>F. flamingo</i>	0,743	48
	<i>G. stammeri</i>	0,031	2
<i>Larus ridibundus</i> (Mouette)	<i>H. stellorae</i>	0,077	5
<i>Recurvirostra avocetta</i> (Avocette)	<i>E. avoceti</i>	0,91	59

FIG. 1 à 5. — Allure des Cysticercoïdes et des couronnes de crochets.
 1a et b : *Flamingolepis flamingo*. — 2a et b : *Flamingolepis liguloides*. — 3a et b : *Flamingolepis caroli*.
 — 4a et b : *Gynandrotænia stammeri*. — 5a et b : *Hymenolepis stelleræ*.

mètre est de 430 μm ; il est pourvu de 4 ventouses de 120 μm de diamètre et d'un rostre effilé, long de 450 μm qui peut se rétracter à l'intérieur d'un sac rostral dont la paroi contient des muscles circulaires puissants. Les 8 crochets du rostre, sont disposés en faisceaux au sommet du rostre; ils sont identiques et mesurent 180 μm de long. La lame, incurvée et pointue, mesure 110 μm (fig. 2a et b et 9a). Ces caractéristiques sont en tous points identiques à celles de l'adulte.

Différents Cestodes prélevés chez 3 Flamants (un adulte disséqué fin janvier et deux juvéniles examinés en août de l'année suivante) correspondent à la description de *F. liguloides* (Gervais, 1847) Spassky et Spasskaja, 1954. Ces parasites, peu nombreux (6 en moyenne) sont situés dans la région moyenne du tube digestif. Ils mesurent 40 mm de longueur totale pour une largeur de 2 mm. Le scolex de 400 à 450 μm de diamètre est armé de 8 crochets longs de 180 μm . Les proglottis, plus larges que longs présentent 3 testicules (100 $\times$ 180 μm) disposés en triangle.

Les œufs de *F. liguloides* ont un volume réduit (30 $\times$ 45 μm) (fig. 7). La coque ne gonfle pas au contact de l'eau, cependant elle présente un revêtement cilié qui augmente les forces de frottement et ralentit la chute de l'œuf. La répartition inégale des « cils » à la surface entraîne un mouvement de rotation de l'œuf. A l'intérieur de la coque, l'oncosphère mesure 20 μm de diamètre.

— *Flamingolepis caroli*, Parona, 1887.

Les cysticercoïdes de *F. caroli* parasite du Flamant ne sont pas fréquents dans les populations d'*Artemia* ($A = 7.74.10^{-3}$). Ils mesurent 300 μm de long et 200 μm de diamètre. Ces cysticercoïdes observés le plus souvent avant invagination présentent un scolex armé de 8 crochets longs et effilés (110 à 130 μm) (fig. 3a et b). Ils diffèrent de ceux de *F. liguloides* par la présence d'un long cercomère (400 à 500 μm). Nous n'avons jamais observé plus d'un cysticercoïde de *F. caroli* par *Artemia*.

Les adultes de *F. caroli* n'ont pas été retrouvés dans l'intestion des flamants autopsiés. Une description des adultes et de leurs œufs a été fournie par Vigueras (1941).

— *Flamingolepis flamingo* (Skrjabin, 1914) Spassky et Spasskaja, 1954.

Ces cysticercoïdes ont été extraits du thorax de 48 *Artemia*. Nous n'avons jamais rencontré plus d'un cysticercoïde de cette espèce dans le même individu-hôte ($A = 0.743.10^{-3}$). Par ailleurs ce Cestode a souvent été observé en présence de *F. liguloides* et d'*E. avoceti* (tableau III).

Tous les cysticercoïdes observés étaient invaginés. Il s'agit de cysticercoïdes de petite taille (200 $\times$ 150 μm) munis d'un cercomère très long (2 mm), recouvert de véricosités. A l'intérieur de la vésicule cystique, le scolex qui mesure entre 100 et 120 μm présente 4 ventouses de 50 μm de diamètre et un rostre de 50 μm armé de 8 crochets de 55 à 62 μm

de long. Le manche des crochets est aussi long que la lame; celle-ci est mince et fortement recourbée (fig. 1a et b et 9b). Le cercomère filiforme est long (2 mm) et très contourné.

Bien qu'appartenant au même genre que *F. liguloides* et *F. caroli*, *F. flamingo* diffère de ces deux espèces par sa petite taille, l'allure de son cysticercoïde pourvu d'un très long cercomère et la morphologie des crochets caractérisés par une lame fortement recourbée aussi longue que le manche.

L'adulte a été retrouvé dans la partie postérieure de l'intestin d'un flamant. Le strobile composé d'une trentaine de proglottis a une longueur de 18 à 25 mm pour une largeur voisine de 1 mm. Le scolex (260 μm de diamètre) porte 4 ventouses de 110 μm de diamètre. Les crochets du rostre (fig. 9b), au nombre de 8, mesurent de 60 à 70 μm de long. La poche du cirre mesure 260 μm de long sur 110 μm de diamètre. Les œufs de ce parasite n'ont pas été étudiés.

— *Hymenolepis stellorae*, Deblock, Biguet et Capron, 1960.

Ce cysticercoïde de 240 μm de long sur 180 μm de diamètre est faiblement représenté dans la population d'*Artemia* ($A = 0.077.10^{-3}$). Il est observé seul ou en présence de cysticercoïdes de *F. liguloides* (tableau III). Le rostre est muni de 10 petits crochets de 20 à 22 μm de long possédant une lame élancée. Le manche est trapu et court, la garde est importante (fig. 5a et b et 9d).

Nous avons retrouvé ce parasite à l'état adulte dans l'intestin de mouettes rieuses (*Larus ridibundus*). Le scolex long de 100 μm a un diamètre de 100 μm au point le plus large. Il porte 4 ventouses de 75 μm de diamètre et un rostre armé de 10 crochets de 20 à 22 μm caractérisés par un manche beaucoup plus court que la lame et la garde. Les anneaux matures mesurent 600 μm de large sur 100 μm de long. Les testicules sont au nombre de 3. Le cirre épineux se trouve dans une poche très profonde qui s'ouvre latéralement. L'ovaire médian mesure 80 μm de large sur 40 μm de haut; le vagin est court.

Du fait du grand nombre d'œufs accumulés dans l'utérus, la coque est comprimée. Cependant, quand l'œuf est émis dans l'eau, la coque se déplisse et gonfle (fig. 6). L'œuf d'*H. stellorae* mesure 160 à 270 μm sur 200 à 300 μm et présente deux expansions latérales symétriques en balancier. A l'intérieur de l'enveloppe interne, l'embryophore, de forme ovale (150 $\times$ 140 μm) se prolonge par deux filaments polaires. L'oncosphère qui mesure 38 μm de diamètre est souvent excentrée. Cette position provoque un déséquilibre qui entraîne un mouvement permanent de l'œuf.

PROGYNOTAENIIDAE FUHRMANN, 1936

— *Gynandrotaenia stammeri*, Fuhmann, 1936.

Ce cysticercoïde n'a été observé qu'à deux reprises ($A = 0.031.10^{-3}$), seul ou avec d'autres cysticercoïdes

TABLEAU III. — Nombre d'*Artemia* parasitées par une seule espèce de Cestode Cyclophyllide ou simultanément par deux espèces.

	<i>F. liguloides</i>	<i>F. flamingo</i>	<i>F. caroli</i>	<i>G. stammeri</i>	<i>E. avoceti</i>	<i>H. stellorae</i>
<i>F. liguloides</i>	2 800	26	7	1	11	1
<i>F. flamingo</i>		16	0	0	0	0
		<i>F. caroli</i>	40	0	0	0
			<i>G. stammeri</i>	0	0	0
				<i>E. avoceti</i>	46	0
					<i>H. stellorae</i>	2

FIG. 9. — Allure et caractéristiques des crochets des différentes espèces.

a : *Flamingolepis liguloides*, b : *F. flamingo*, c : *Gynandrotænia stammeri*, d : *Hymenolepis stellorae*.

appartenant aux espèces *F. liguloides* et *F. flamingo* (tableau III). Il s'agit d'un cysticercoïde de petite taille ($200 \times 180 \mu\text{m}$) présentant un très long cercomère (15 mm). Le scolex invaginé mesure 100 à 110 μm de long, il est armé de 6 crochets longs de 50 μm . Le manche et la garde sont de taille équivalente. Les ventouses de 40 μm de diamètre présentent à leur périphérie plusieurs rangées de petites épines (fig. 4a et b et 9c).

Les caractéristiques du cysticercoïde correspondent à celles de *G. stammeri* Furhmann, 1936, décrit par Gvozdev et Maksimova, (1979) chez *Eucypris inflatae*.

Nous avons observé 9 spécimens de *G. stammeri*, dans la région postérieure de l'intestin d'un Flamant juvénile, en avant des coecums. Le strobile composé de 14 à 17 proglottis mesure entre 4 et 7 mm de long pour une largeur maximale de 0,5 à 0,6 mm. Le scolex de 470 à

560 μm de diamètre est surmonté d'un plateau épineux ; il est muni de 4 ventouses légèrement proéminentes bordées de 7 à 9 rangées de petits crochets.

Les œufs mesurent 60 sur 30 μm et l'oncosphère 24 à 28 $\mu\text{m} \times 18 \mu\text{m}$. Ils sont caractérisés par la présence au niveau de l'enveloppe interne de deux expansions latérales recourbées (fig. 8), semblables à celles observées par Maksimova (1976) chez *Fimbrioides tadornae*.

Les caractéristiques morpho-anatomiques des individus observés en Camargue correspondent à la description de Fuhrman (1936) et diffèrent de celle de Jones et Khalil (1980) établie à partir d'individus observés chez *Phoeniconaias minor* au Kenya. Ces Cestodes diffèrent en particulier par le diamètre du protoscolex et la taille réduite (33 à 38 μm) des crochets.

DILEPIDIDAE RAILLIET ET HENRY, 1909

— *Eurycestus avoceti*, Clark, 1954.

Les 59 cysticercoïdes d'*E. avoceti* rencontrés dans les populations d'*Artemia* en Camargue ($A = 0.91.10^{-3}$) correspondent à la description de Gabrion et MacDonald (1980). Les femelles adultes bien qu'hébergeant souvent de nombreux cysticercoïdes (*F. liguloides* ou *F. flamingo*) ne comptent chacune qu'un seul spécimen d'*E. avoceti*.

Depuis l'observation de Baer en 1968, cette espèce parasite à l'état adulte du tube digestif de l'Avocette (*Recurvirostra avocetta*), décrite par Clark (1954) n'a pas été signalée en Camargue.

2 — DISTRIBUTION DES PARASITES DANS LA POPULATION HÔTE (fig. 10 et tableaux I, II, III)

Les échantillons extraits des populations d'*Artemia* prélevés entre le 12 avril et le 17 octobre permettent d'apprécier

FIG. 6. — Œuf d'*Hymenolepis stellorae*. La coque (Coq.) après gonflement est pourvue de 2 expansions latérales. A l'intérieur, l'hexacanthe (Hex.) est entouré de l'embryophore (Emb.) muni de filaments polaires (Fil. pol.) et de l'enveloppe externe (Env. ext.).

FIG. 7. — La coque (Coq.) de l'œuf de *Flamingolepis liguloides* est hérissée de « cils » longs et flexueux (Cil).

FIG. 8. — L'enveloppe interne (Env. int.) de l'œuf de *Gynandrotænia stammeri* est caractérisée par la présence de deux expansions latérales ; Hex. : hexacanthe. Coq. : coque.

FIG. 10. — Distribution mensuelle des abondances parasitaires dans les populations d'*Artemia*. *F. liguloides* (A); *F. caroli* (B); *F. flamingo* (C); *E. avoceti* (D); *G. stammeri* (E); *H. stellorae* (F).

l'évolution des différentes espèces de Cestodes dans la population d'*Artemia* au cours d'une saison d'exploitation des salins (fig. 10).

F. liguloides, avec une abondance de 0,05 est l'espèce la plus représentée. Une étude récente de la distribution du parasite dans les salins du littoral méditerranéen français (Thiery *et al.*, 1990) confirme son importance dans les populations d'*Artemia* du sud de la France.

Parmi les espèces moins abondantes ($A < 0.05$), *F. caroli* surtout présente en avril, mai et juin se raréfie à partir du 15 juillet alors que *F. flamingo* dont l'abondance moyenne en mai est de $0.742 \cdot 10^{-3}$ disparaît en juin et redevient relativement abondant en juillet, août et septembre ($A = 0.9 \cdot 10^{-3}$).

Les deux dernières espèces, *H. stellorae* et *G. stammeri* sont très faiblement représentées chez *Artemia* ($A < 10^{-4}$).

Quelle que soit l'espèce considérée, il convient de noter le caractère cyclique du parasitisme. La première période d'infestation, d'ailleurs la plus importante débute entre le 16 et le 24 avril et correspond à l'apparition dans les salines d'une deuxième cohorte de nauplius d'*Artemia* (Mac Donald et Brown, 1989). Ensuite, chaque nouvelle poussée de parasitisme apparaît étroitement corrélée à l'apparition dans le milieu d'une nouvelle cohorte d'*Artemia*, avec une interruption en juillet. Dans le genre *Flamingolepis* cepen-

dant, alors que *F. liguloides* est présent pendant toute la période d'exploitation des salins, *F. flamingo* n'est que faiblement représenté à l'automne et *F. caroli* disparaît complètement pendant cette période. Les faibles prévalences notées pour les autres espèces ne nous permettent pas d'analyser le parasitisme en fonction de la saison. Comme l'avaient noté Gabrion *et al.* (1982) à propos de *F. liguloides*, compte tenu du décalage entre l'apparition des nauplius et la reprise du parasitisme (1 à 2 semaines), la consommation des œufs des différentes espèces semble être le fait des juvéniles.

Enfin, en ce qui concerne la présence simultanée dans un même hôte de cysticercoïdes appartenant à des espèces différentes, ce phénomène est plus particulièrement marqué en mai et de la mi-juillet au début de septembre, périodes durant lesquelles, *F. caroli*, *F. flamingo*, *E. avoceti* et *G. stammeri* se retrouvent chez *Artemia* en même temps que *F. liguloides* (tableau III).

DISCUSSION

Après les travaux de Maksimova, 1973, 1976, Codreanu et Codreanu Balcescu, 1978, Gabrion et Mac Donald, 1980 et Gabrion, Boy et Mac Donald Crivelli, 1982, l'observa-

tion de six espèces de Cestodes Cyclophyllides parasites de laro-limicoles dans les populations d'*Artemia* de Camargue confirme l'importance de ce Crustacé (les populations en juin et juillet peuvent atteindre 30 000 à 50 000 individus au m²), dans la transmission des Cestodes aviaires des lacs salés. Pour trois espèces (*H. stellorae*, *F. caroli*, *F. flamingo*), l'hôte intermédiaire n'avait pas encore été identifié. Pour d'autres (*G. stammeri*) l'observation du parasite chez *Artemia* élargit le spectre des hôtes. Enfin pour *F. liguloides*, nos résultats confirment le rôle prépondérant des *Artemia* dans la transmission. Les espèces aviaires concernées (Flamants, Avocette et Mouette) sont toutes des espèces halophiles brouteuses (Petit et Schachter, 1954) chez lesquelles les *Artemia* constituent la nourriture de base (Blondel et Isenmann, 1981). Une partie importante de la population étant sédentarisée en Camargue (Blondel et Isenmann, 1981), l'évolution du parasitisme des *Artemia*, au cours de la saison d'exploitation des salins, apparaît essentiellement corrélée à l'évolution des Phyllopodes et plus particulièrement à l'apparition de chaque nouvelle génération (Gabrion *et al.*, 1982).

Cependant, ce qui frappe dans la dynamique des populations des différents Cestodes chez *Artemia*, c'est l'importance des espèces du genre *Flamingolepis* par rapport aux autres espèces et si *Artemia* paraît bien constituer l'hôte principal des Cestodes du genre *Flamingolepis*, pour les espèces faiblement représentées (*G. stammeri* et *E. avoceti*) par contre, les taux d'infestation chez le Phyllopode semblent incompatibles avec le maintien des cycles. En effet, bien que l'on admette généralement que la prévalence et l'intensité des Cestodes dans les populations du premier hôte intermédiaire soient faibles (Kennedy, 1983), Avery (1969) montre que l'efficacité des cycles est incompatible pour des fréquences inférieures à 0,5 %. Cette situation n'est d'ailleurs pas propre à notre étude, puisque Maksimova (1973) avait aussi noté l'importance de *F. dolgushini* qui se rencontrait dans plus de 3 % de la population d'*Artemia* du lac Tengiz (Kazakhstan) alors que chez le même hôte *Haploparaksis parafilum* ne se retrouvait qu'avec une prévalence de 0,033 %. On peut alors envisager que pour les espèces peu abondantes chez *Artemia*, la transmission des parasites soit assurée par d'autres Crustacés présents dans les salins (*Metis ignea*, *Cleptocampus retrogressus*, *Canuella perplexa*...), (Aguesse et Dussart, 1956). Dans ce cas, les *Artemia* ne constitueraient que des hôtes accessoires pour ces espèces parasites. A l'appui de cette hypothèse, il faut noter que *G. stammeri* a été observé par Gvozdev et Maksimova (1979) chez *Eucypris inflata* et que différentes espèces de *Flamingolepis* ont été observées chez *Branchinella spinosa* (Maksimova, 1973).

Les salins constituent-ils les seuls biotopes propices à la transmission des Cestodes de l'avifaune camarguaise? Compte tenu du caractère temporaire des salins, de la nature

euryxène de la spécificité au niveau de l'hôte intermédiaire chez les Cestodes Cyclophyllides (Kisielewska, 1959), et de la grande variété des biotopes d'alimentation de l'avifaune, les salins pourraient ne constituer qu'une extension temporaire de l'aire de distribution des Cestodes. Dans cette hypothèse, les étangs permanents assureraient le reste de l'année la circulation des parasites (Thiery *et al.*, 1990); l'intérêt des salins résiderait alors essentiellement, dans la réactivation des cycles directement liés à la présence des Phyllopodes.

Les relations proies-prédateur conditionnent la transmission des Cestodes Cyclophyllides. De ce fait, le recrutement des formes larvaires est assuré par la consommation des œufs contenant l'hexacanthé et celle des hôtes intermédiaires porteurs de cysticercoïdes. Dans un tel système, les mécanismes susceptibles d'augmenter les chances de contact et la consommation de la proie par le bon hôte participent aux stratégies de rencontre hôte-parasite. Parmi ces mécanismes, Combes (1980) distingue ceux qui amènent la proie (parasite ou hôte intermédiaire) dans des zones fréquentées par l'hôte et ceux qui augmentent son caractère attractif.

Le gonflement de la coque et l'entrée de l'eau dans l'enveloppe externe des œufs d'*H. stellorae*, l'ornementation de la coque munie d'une « ciliature » (*F. liguloides*) ou d'expansions latérales (*H. stellorae*) en augmentant la flottabilité des œufs s'inscrivent dans la première catégorie. Des adaptations similaires avaient déjà été signalées en milieu dulçaquicole (Beloposkaja, 1958, Jarecka, 1961). Il n'est pas exclu cependant que ces structures, en mimant l'aspect de proies aient aussi un effet attractif, comme cela a été suggéré par Jarecka (1961) à propos de *Diorchis inflata*.

Les modifications morphologiques et éthologiques des *Artemia* parasitées par *F. liguloides* appartiennent à l'une et l'autre catégorie. En effet, la coloration et le déplacement en surface des femelles d'*Artemia* parasitées par *F. liguloides*, alors que les femelles indemnes, incolores occupent toute la colonne d'eau, seraient de nature à faciliter leur repérage et leur capture par les prédateurs. Des phénomènes similaires ont déjà été signalés à propos de Crustacés parasités par différentes larves d'Helminthes (Moore, 1984; Helluy, 1983a et 1983b). Comme l'avait observé Helluy (1983) à propos de deux Trématodes (*Microphallus papillorobustus* et *Maritrema subdolum*) parasites de *Gammarus*, la manipulation de l'hôte intermédiaire par un parasite peut être mise à profit par des espèces peu représentées. Il semble que ce soit le cas de *F. flamingo*, *G. stammeri* et *E. avocetti* dont la présence n'entraîne aucune transformation morphologique ou comportementale chez l'hôte.

Nous pouvons penser que les modifications morpho-éthologiques induites chez l'hôte intermédiaire par le parasite sont le résultat d'une sélection naturelle favorisant l'aug-

mentation de l'efficacité de la transmission. En effet, indépendamment de leur rôle dans l'augmentation de la vulnérabilité de la proie, ces modifications ont une incidence sur la distribution des individus parasités et leur séclusion au sein de la population. Celle-ci apparaît dimorphique et les sous-populations respectives présentent des taux de rencontre différents avec les Flamants. Pour Dawkins (1982), les comportements des hôtes intermédiaires sont des « phénotypes partagés » contrôlés à la fois par les gènes du parasite et de l'hôte, les modifications morpho-éthologiques apparaissant alors comme un compromis évolutif entre les stratégies opposées de l'hôte et du parasite.

Cependant, les Flamants ne constituent pas les seuls prédateurs des *Artemia* et tous les cysticercoïdes observés dans l'hémocoel n'ont pas cet oiseau pour hôte définitif. Dans un cas comme dans l'autre, certains cysticercoïdes n'aboutissent pas dans le bon hôte. Comme le suggéraient Brassard *et al.* (1982) à propos de guppies (*Lebistes reticulatus*) parasités par *Diplostomum spathaceum*, il s'agit peut-être là du prix à payer par les parasites pour assurer leur transmission. L'incidence de ces détournements sur les populations de parasites pourrait être minimisée par le partage de l'espace entre les différents hôtes définitifs basé sur des profondeurs d'eau variables (Blondel et Isenmann, 1981). Un tel phénomène permettrait à chaque cycle parasitaire de se réaliser dans la zone la plus propice à la transmission, c'est-à-dire à proximité des hôtes définitifs. Seule *Artemia* dont l'aire de répartition recouvre ces différentes zones pourrait alors présenter simultanément plusieurs types de cysticercoïdes.

Cette étude met en relief la complexité des relations interspécifiques dans la colonisation et l'exploitation des populations hôtes par les Cestodes ainsi que l'importance du partage des ressources par l'avifaune dans la circulation des parasites.

Les salins qui occupent autour de la Méditerranée 100 000 ha d'anciennes lagunes ou marais constituent des milieux biologiques uniques dans lesquels les espèces libres ou parasites ont développées des stratégies d'occupation leur permettant de s'adapter aux conditions extrêmes du milieu.

Remerciements. — Ce travail a été effectué dans le cadre des activités de l'URA 698 du CNRS. Les auteurs tiennent à remercier les Onithologistes de la Station biologique de la Tour du Valat, Camargue, France et tout particulièrement MM. J. WALMSLEY et A. JOHNSON, pour leur aide.

RÉFÉRENCES

- Aguesse P. C., Dussard B. H. : Sur quelques crustacés de Camargue et leur écologie. *Vie Milieu*, 1956, 7, 481-520.
- Avery R. A. : The ecology of tapeworm parasites in wildfowl. *Wildfowl*, 1956, 20, 59-68.
- Baer J. G. : *Eurycetis avoceti* Clark, 1954 (Cestode cyclophyl-
dien) parasite de l'avocette en Camargue. *Vie Milieu*, 1968, 19, 189-198.
- Bélopokaja M. M. : Sur la structure de l'œuf de quelques cestodes. *C. R. Scient. Écoles Sup.*, 1958, 4, 7-10.
- Blondel J., Isenmann P. : Guide des oiseaux de Camargue. *Dela-
chaux et Niestle*, 1981.
- Brassard P., Rau M. E., Curtis M. A. : Parasite-induced suscep-
tibility to predation in diplostomiasis. *Parasitology*, 1982, 85, 495-501.
- Clark D. T. : A new cyclophylidean Cestode from the avocet. *J. Parasitol.*, 1954, 40, 340-346.
- Codreanu R., Codreanu-Balescu D. : The occurrence in *Artemia salina* (Crustacea Anostraca) from Romania of a peculiar cysticercoïd larva belonging to avian Hymenolepididae (Cestodes). *Proceedings of the IVth International Congress of Parasitology, Warszawa, August 19-26, 1978, Section B*, p. 39.
- Combes C. : Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu*, 1980, 30, 55-63.
- Dawkins R. : The extended phenotype: The gene as the limit of selection. *Oxford University Press*, Oxford, 1982.
- Deblock S., Biguet J., Capron A. : Contribution à l'étude des Cestodes de *Lari* des Côtes de France, I. Le genre *Hymenolepis*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1960, 35, 538-574.
- Fuhrmann O. : Un singulier Tenia d'oiseau *Gynandrotæni stammeri* n. g., n. sp., *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1936, 14, 261-271.
- Gabrion C., Boy V., Mac Donald-Crivelli G. : Dynamique des populations larvaires du cestode *Flamingolepis liguloides* dans une population d'*Artemia* en Camargue. *Acta Oecologica*, 1982, 3, 273-293.
- Gabrion C., Mac Donald G. : *Artemia* sp. (Crustacé, Anostracé), hôte intermédiaire d'*Eurycestus avoceti* Clak, 1954 (Cestode Cyclophylide) parasite de l'avocette en Camargue. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1980, 55, 327-331.
- Gvozdev E. V., Maksimova A. P. : Morphologie et cycle évolutif du Cestode *Gynandrotænia stammeri* (Cestoidea, Cyclophyl-
lidea) parasite de *Phoenicopterus roseus*. *Parazitologiya*, 1979, 13, 56-60.
- Heath H. : The external development of certain Phyllopo-
ds. *J. Morphol.*, 1924, 38, 453-483.
- Helluy S. : Un mode de favorisation de la transmission para-
sitaire : la manipulation du comportement de l'hôte intermédiaire. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, 1983a, 38, 211-223.
- Helluy S. : Relations hôtes-parasite du trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940) II. Modification du comporte-
ment des *Gammarus* hôtes intermédiaires et localisation des méta-
cercaires. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1983b, 38, 1-17.
- Jarecka L. : Morphological adaptations of tapeworm eggs and
their importance in the life cycle. *Acta Parasitol. Polon.*, 1961, 9, 409-426.
- Jones A., Khalil L. F. : The helminth parasites of the lesser Fla-
mingo, *Phoeniconaias minor* (Geoffroy), from lake Nakuru,
Kenya, including a new cestode, *Phoenicolepis nakurensis* n. g.,
n. sp. *Systematic Parasitol.*, 1980, 2, 61-76.
- Joyeux Ch., Baer J. G. : Faune de France. Cestodes. *Office Cen-
tral de Faunistique*, 1936, 30, 612 p.
- Kennedy C. R. : General Ecology. In: Biology of Eucestoda
(Arme C., Pappas P. W. Eds). *Academic Press*, London, 1983,
1, 27-80.
- Kisielewska K. : Types of *Copepoda* and *Drepanidotaenia lanceo-
lata* (Bloch) host-parasite systems established experimentally. *Acta
Parasitol. Polon.*, 1959, 7, 371-392.
- Mac Donald G. H., Brown R. A. : Population dynamics of an

- asexual brine shrimp *Artemia* population. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1989, 133, 169-188.
- Maksimova A. P. : Branchiopoda as the intermediate hosts of Hymenolepididae. Materials of the International Conference on Hymenolepididae, 83-85. Warsawa, September 14-16, 1973.
- Maksimova A. P. : A new cestoda, *Fimbriariodes tadornae* sp. n., from *Tadorna tadorna* and its development in the intermediate host. *Parazitologiya*, 1976, 10, 16-24.
- Moore J. : Parasites that change the behavior of their host. *Sc. Am.*, 1984, 250, 108-115.
- Petit G., Schachter D. : La Camargue. Étude écologique et faunistique. *Ann. Biol.*, 1954, 30, 193-243.
- Thiery A., Robert F., Gabrion C. : Distribution des populations d'*Artemia* et de leur parasite *Flamingolepis liguloides* (Cestoda, Cyclophyllidea), dans les salins du littoral méditerranéen français. *Can. J. Zool.*, 1990, 68, 2199-2204.
- Vigueras I. : Nota sobre varios vermes encontrados en el « Flamencho » (*Phoenicopterus ruber*). *Mem. Societ. Cabana Hist. Nat.*, 1941, 15, 327-336.