



HAL
open science

**DYNAMIQUE DE POPULATION DE
BOTHRIOCEPHALUS CLAVICEPS GOEZE, 1782
(CESTODA, PSEUDOPHYLLIDEA), PARASITE DE
L'ANGUILLE ANGUILLA ANGUILLA L. EN
CAMARGUE** Population dynamics o/Bothriocephalus
claviceps Goeze, 1782 (Cestoda, Pseudophyllidae), a
parasite of the eel *Anguilla anguilla* L. in the Camargue

Francis Dupont, Claude Gabrion

► **To cite this version:**

Francis Dupont, Claude Gabrion. DYNAMIQUE DE POPULATION DE BOTHRIOCEPHALUS CLAVICEPS GOEZE, 1782 (CESTODA, PSEUDOPHYLLIDEA), PARASITE DE L'ANGUILLE ANGUILLA ANGUILLA L. EN CAMARGUE Population dynamics o/Bothriocephalus claviceps Goeze, 1782 (Cestoda, Pseudophyllidae), a parasite of the eel *Anguilla anguilla* L. in the Camargue. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1987, pp.123-131. hal-03025062

HAL Id: hal-03025062

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03025062>

Submitted on 26 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DYNAMIQUE DE POPULATION DE *BOTHRIOCEPHALUS CLAVICEPS* GOEZE, 1782 (CESTODA, PSEUDOPHYLLIDEA), PARASITE DE L'ANGUILLE *ANGUILLA* *ANGUILLA* L. EN CAMARGUE

*Population dynamics of Bothriocephalus claviceps Goeze,
1782 (Cestoda, Pseudophyllidae), a parasite
of the eel Anguilla anguilla L. in the Camargue*

Francis DUPONT et Claude GABRION

Laboratoire de Parasitologie comparée,
Université Montpellier II,
Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex France

BOTHRIOCEPHALUS
PSEUDOPHYLLIDEA
ANGUILLA ANGUILLA
CAMARGUE
DÉMOGRAPHIE
FACTEUR CLIMATIQUE
COMPÉTITION INTRASPECIFIQUE
RECRUTEMENT

RÉSUMÉ. — L'étude porte sur la population de *Bothriocephalus claviceps* (Cestoda, Pseudophyllidae) parasite de l'Anguille (*Anguilla anguilla*), au canal de Fumemorte (Camargue). La structure par taille et la « sex-ratio » mettent en évidence l'homogénéité de la population d'Anguilles. La distribution des parasites dans les hôtes est indépendante de leur taille. Elle suit un modèle agrégatif justifié par le mode groupé d'émission des œufs. L'accroissement de la population parasitaire, l'acquisition de la maturité sexuelle et le recrutement sont des phénomènes printaniers. Une nouvelle maturité sexuelle peut être acquise secondairement, à la fin de l'été, chez les individus les plus précoces. L'étude d'infrapopulations naturelles et expérimentales suggère l'existence d'une compétition intervenant dans la régulation de la population. Cependant, le facteur climatique joue un rôle prépondérant dans la démographie du parasite.

BOTHRIOCEPHALUS
PSEUDOPHYLLIDEA
ANGUILLA ANGUILLA
CAMARGUE
DEMOGRAPHY
CLIMATIC FACTOR
INTRASPECIFIC COMPETITION
RECRUITMENT

ABSTRACT. — This study concerns the adult population of *Bothriocephalus claviceps* (Cestoda, Pseudophyllidae), a parasite of eel (*Anguilla anguilla*) in the Fumemorte canal (Camargue). The host population is homogeneous with respect to size and sex-ratio. The distribution of parasites in the hosts is independent of their size and follows an overdispersion mode because of the clustered emission of eggs. The springtime resumption of the cycle is marked by the growth of the parasite population, the attainment of sexual maturity and by recruitment. A new sexual maturity is sometimes achieved secondarily at the end of the summer in the most precocious individuals. The observation of natural and experimental infrapopulation suggests the existence of competition taking part in the regulation of the population. Nevertheless, the climatic factor plays a dominant role in the demography of this parasite.

INTRODUCTION

La revue bibliographique de Tesch (1977) est révélatrice de la place qu'occupe le parasitisme dans la connaissance de la biologie de l'Anguille européenne. Les contributions citées se résument à des listes de parasites et à des descriptions d'infections parasitaires. Le travail que nous présentons, est à l'inverse, le résultat d'une démarche écologique et populationnelle.

L'Anguille héberge dans les eaux continentales douces un Cestode Pseudophyllide *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). L'une des questions importantes relative au genre *Bothriocephalus* concerne la spécificité des cycles de ce genre au sein des Pseudophyllides. Le nombre d'hôtes physiologiquement et écologiquement nécessaire au parasite est la question fondamentale abordée par Jarecka (1959, 1964) pour la partie physiologique. L'auteur montre que le parasite passe successivement par une phase libre, le coracidium, une phase portée par l'hôte intermédiaire, un Copépode, et une phase adulte dans l'intestin de l'Anguille. La question a été reprise par Dupont (1984) à travers une approche écologique et dynamique du cycle.

Dans cet article, nous faisons état des résultats relatifs au compartiment adulte du cycle. L'accent est placé sur la démographie d'une population et les facteurs mésologiques ou intrinsèques agissant sur sa dynamique.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

1. Cadre d'étude

En Camargue, le canal d'assainissement du Fumemorte est l'un des éléments du système d'irrigation et de drainage (Fig. 1A). Il s'ouvre au nord sur le grand étang du Vaccarès et se ramifie au sud en canaux secondaires. Au niveau de la station d'étude, à 5 km de l'ouverture nord, le canal a une largeur de 8 m et une hauteur de 0,80 à 1,50 m, variable en fonction des saisons. Le fond est constitué de dépôts vaseux responsables, sous l'effet des vents, de la turbidité importante de l'eau en hiver; A la faveur du mistral, la proximité de l'étang saumâtre du Vaccarès (salinité de 22 à 27 g/l entre octobre 82 et septembre 83) influence les conditions de salinité du canal. Dès le mois de mai, l'apport d'eau douce consécutif à la mise en eau des rizières favorise la désalure du canal et l'inversion du sens du courant vers l'étang (Fig. 1B). La température de l'eau, enregistrée en surface au thermographe, évolue rapidement au printemps et en automne (environ 5°C par mois; Fig. 1C). Globalement, de par ses caractères physiques et sa faune ichthyologique (Grivelli, 1981), le canal est considéré comme un milieu limnique oligohalin.

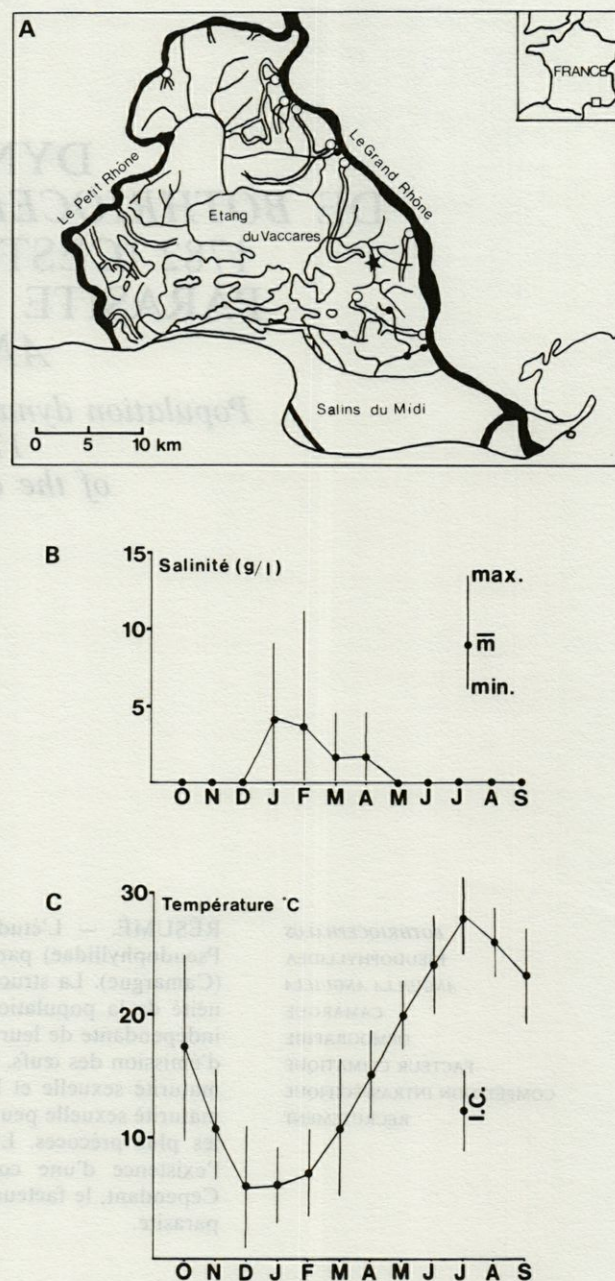


Fig. 1. — A, La Camargue. * station d'échantillonnage; ∞ canaux d'irrigation; —● canaux d'assainissement (d'après Crivelli (1981), modifié); B, Variations de salinité, C, Variations de température du Canal de Fumemorte. I.C. intervalle de confiance à 95 %.

A, The Camargue. * sampling station; ∞ irrigation canals; —● drainage canals (from Crivelli (1981), modified); B, Variations of salinity; C, Variations of temperature, Canal of Fumemorte. I.C. : confidence interval at 95 %.

2. Engin de pêche et échantillonnage

Les captures d'Anguilles ont été réalisées au moyen d'un gangui, engin de pêche décrit par Lasserre (1976) et traditionnellement utilisé dans les

canaux du Languedoc-Roussillon. L'engin a été calé, l'ouverture orientée vers le sud, devant l'une des arches du pont qui franchit le canal. Cette disposition n'entrave donc que partiellement la libre circulation des Poissons. La période de pêche a été étalée sur 12 mois, entre octobre 82 et septembre 83 à raison de 4 à 5 j/mois.

3. Matériel

258 Anguilles ont été récoltées au canal de Fumemorte durant la période oct. 1982-sept. 1983. La prise par unité d'effort de pêche, exprimée en nombre de Poissons par jour, varie considérablement avec les conditions saisonnières (Tabl. IA). Conformément aux données décrivant la situation de la pêche en Languedoc-Roussillon (Haon, 1978), les périodes les plus favorables aux captures sont le printemps et l'automne.

L'homogénéité des échantillons est respectée tout au long de la période d'échantillonnage (Tabl. IB).

La structure de taille de la population est marquée par la prédominance des tailles moyennes (35-55 cm) (Fig. 2A). La taille des Anguilles s'avère plus élevée au canal de Fumemorte que dans d'autres milieux de Camargue (Grivelli, 1981). La population est composée d'une forte majorité de femelles (79 %) contre 15 % de mâles et 6 % d'individus indéterminables.

Tabl. I. — A, Variations du nombre total d'Anguilles (N) et de la prise par unité d'effort de pêche (C/f); B, Variations de la moyenne (I) et de l'écart-type (S) de la longueur des anguilles; C, Méthode d'estimation du nombre d'œufs de *B. claviceps*.

A, Variations of the total number of eels (N) and of the capture per unit fishing effort (C/f); B, Variations of the mean (I) and the standard deviation (S) of the eels' length; C, Method of evaluation of egg numbers of *B. claviceps*.

MOIS	0	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S
N	32	23	18	6	0	54	44	-	17	20	25	30
C/f	6.4	5.7	3.6	1.5	0	10.8	14.6	-	4.2	4	3.7	7.5

MOIS	0	N	D/J	M	A	J	J	A	S
I	43.4	45.3	43.0	45.5	45.3	44.8	40.5	42.0	43.9
S	9.6	11.2	11.9	12.4	12.6	8.0	6.9	7.3	7.8

Classes d'abondance	Surfaces correspondantes	"Equivalents oeufs"	Valeurs arrondies
0	-	0	0
1	S ₁	< 11 800	< 10 000
2	S ₁	> 11 800	10 000
3	S ₂	> 47 460	50 000
4	S ₃	> 106 800	100 000
5	S ₄	> 189 800	200 000
6	S ₅	> 371 800	400 000
7	S ₆	> 798 200	800 000
8	S ₇	> 1 333 900	1 400 000

4. Techniques d'étude des Cestodes

Les Anguilles sont anesthésiées au MS 222, mesurées et disséquées. Le sexe est reconnu et les Cestodes extraits de l'intestin sont conservés isolément dans des boîtes de Pétri contenant du ringer.

— Mesure de la longueur totale du Cestode :

Afin d'abolir les mouvements de contraction et d'allongement qui rendent difficile et imprécise la

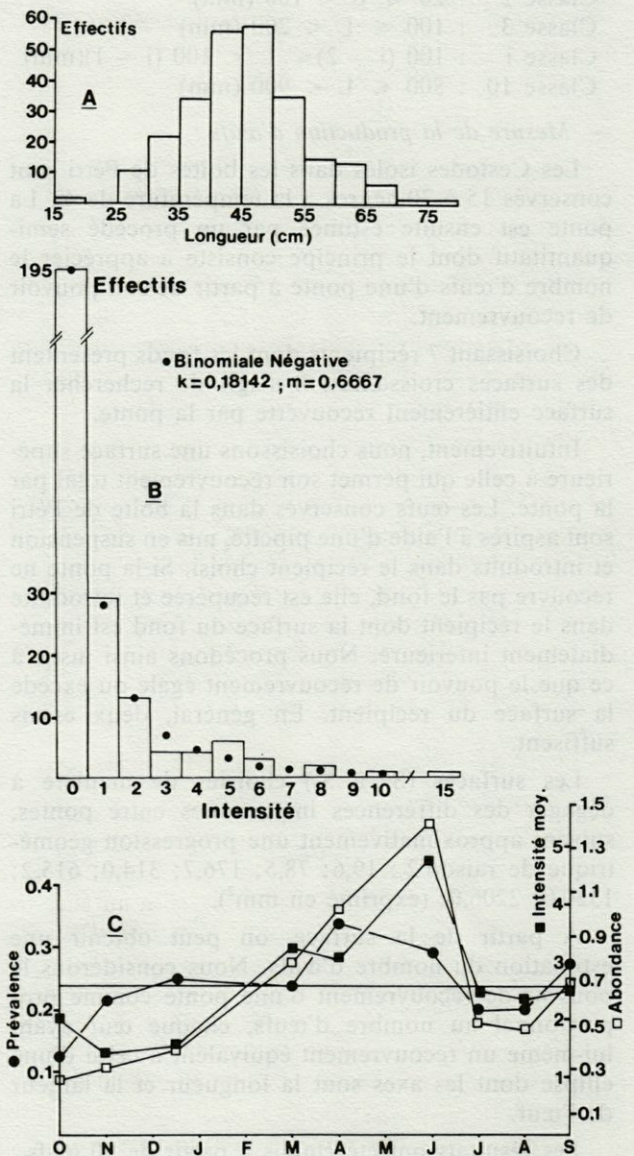


Fig. 2. — A, Structure de taille de la population d'Anguilles; B, Distribution de fréquence du nombre de parasites par hôte; C, Variations annuelles : ● de la prévalence, □ de l'abondance, ■ de l'intensité moyenne du parasitisme. Le trait horizontal donne la valeur annuelle des 3 variables.

A, Length histogram of eel population; B, Frequency distribution of number of parasites per host; C, Annual variations; ● of the prevalence; □ of the abundance; ■ of the mean intensity. The horizontal lines give the annual value of the 3 variables.

mesure des Cestodes, ceux-ci sont préalablement immergés dans l'eau distillée. Après quelques heures, la durée variant selon leur taille, les individus détendus deviennent mesurables.

Des classes de longueur ont été constituées de la façon suivante :

- Classe 0 : Cestode non segmenté.
- Classe 1 : Cestode segmenté; longueur inférieure à 20 mm.
- Classe 2 : $20 \leq L < 100$ (mm)
- Classe 3 : $100 \leq L < 200$ (mm)
- Classe i : $100(i - 2) \leq L < 100(i - 1)$ (mm)
- Classe 10 : $800 \leq L < 900$ (mm)

— Mesure de la production d'œufs :

Les Cestodes isolés dans les boîtes de Pétri sont conservés 15 à 20 heures à la température de 4°. La ponte est ensuite estimée par un procédé semi-quantitatif dont le principe consiste à apprécier le nombre d'œufs d'une ponte à partir de son pouvoir de recouvrement.

Choisissant 7 récipients dont les fonds présentent des surfaces croissantes, il s'agit de rechercher la surface entièrement recouverte par la ponte.

Intuitivement, nous choisissons une surface supérieure à celle qui permet son recouvrement total par la ponte. Les œufs conservés dans la boîte de Pétri sont aspirés à l'aide d'une pipette, mis en suspension et introduits dans le récipient choisi. Si la ponte ne recouvre pas le fond, elle est récupérée et introduite dans le récipient dont la surface du fond est immédiatement inférieure. Nous procédons ainsi jusqu'à ce que le pouvoir de recouvrement égale ou excède la surface du récipient. En général, deux essais suffisent.

Les surfaces (S_1 à S_7) choisies de manière à dégager des différences importantes entre pontes, suivent approximativement une progression géométrique de raison 2 : 19,6; 78,5; 176,7; 314,0; 615,2; 1320,0; 2206,0; (exprimé en mm^2).

A partir de la surface, on peut obtenir une estimation du nombre d'œufs. Nous considérons le pouvoir de recouvrement d'une ponte comme proportionnel au nombre d'œufs, chaque œuf ayant lui-même un recouvrement équivalent à celui d'une ellipse dont les axes sont la longueur et la largeur de l'œuf.

Les résultats ont été établis à partir de 50 œufs : longueur moyenne égale à 56,3 μm ($\sigma = 2,9$), largeur moyenne égale à 37,4 μm ($\sigma = 1,7$), surface moyenne de l'ellipse égale à 1653,75 μm^2 . La technique utilisée est résumée dans le tableau IC.

5. Infestations expérimentales d'Anguilles

On procède d'abord à l'infestation des Copépodes *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820) et *Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863), principaux hôtes intermédiaires du cycle du parasite (voir pour la méthode

Dupont et Gabrion, 1987). Durant 4 h, les Anguilles sont ensuite exposées dans 2 aquariums de 3 litres, aux Copépodes infestés par 2 à 3 procercoïdes : 17 civelles au stade pigmenté et 10 anguillettes sont ainsi soumises à l'infestation puis disséquées 5, 9, 15, 30, 53 jours plus tard. Avant, comme après l'infestation, les Anguilles sont nourries aisément au moyen de larves de Chironomes fraîches.

6. Terminologie et traitement des données

En ce qui concerne la définition de la prévalence, de l'intensité, de l'intensité moyenne et de l'abondance, nous nous référons à la mise au point de Margolis *et al.* (1982). Nous nous contentons de préciser que la prévalence est une fréquence et que l'abondance diffère de l'intensité moyenne par la prise en compte des zéros.

L'ajustement d'une distribution observée à une loi de probabilité a été effectué par la méthode du Maximum de Vraisemblance sur le logiciel MLP.

RESULTATS

1. Dispersion de la population parasitaire

A partir de 258 Anguilles pêchées, nous avons récolté 172 Cestodes répartis dans 63 hôtes. Sur la totalité de la période d'étude, ces données correspondent à une prévalence de 0,24 et à une abondance de 0,67.

— Dispersion en fonction de la taille des hôtes :

- La première hypothèse à tester est relative à l'équivalence statistique des distributions de fréquence des parasites dans les différentes classes de taille des Anguilles. Les prévalences par classes de taille n'apparaissant pas statistiquement différentes, l'hypothèse ne peut être rejetée ($\chi^2 = 1,3$; n.D.L. = 5; $P > 0,5$).

- La deuxième hypothèse est relative à l'équivalence statistique des distributions d'intensité par classe de taille. Pour éprouver cette hypothèse, il a paru préférable de recourir à un test non paramétrique qui ne requiert pas la normalité des distributions. L'hypothèse nulle, testée par la fonction H de Kruskal et Wallis, ne peut être rejetée ($H = 2,36$; n.D.L. = 4; $P > 0,5$).

En conséquence, aucune différence significative dans le parasitisme, dépendant de la taille des hôtes, ne peut être mise en évidence.

— Dispersion des parasites dans la population-hôte :

le résultat précédent autorise l'étude de la distribution de la population parasitaire dans l'ensemble de la population-hôte (Fig. 2B). Son ajustement à la loi de Poisson est rejeté ($P < 0,01$); en revanche, la valeur élevée de la variance (3,07) par rapport à la moyenne (0,67), qui caractérise les distributions

agrégatives, du nombre de parasites par hôte suggère l'ajustement à une loi binomiale. Celui-ci est satisfait par la loi de paramètres $k = 0,18142$ et $m = 0,667$ ($\chi^2 = 3,37$; n.D.L. = 5; $P > 0,5$).

2. Variations saisonnières du parasitisme

— Variations des descripteurs de la population :

La démographie de la population est appréciée par des mesures de prévalence et d'abondance ou d'intensité moyenne (Fig. 2C). Les maxima se situent au printemps, de mars à juin, les minima en période hivernale, d'octobre à février. Le pic printanier marque l'époque du recrutement pendant laquelle des Anguilles indemnes ou déjà parasitées peuvent contracter de nouveaux Cestodes. Dans le second cas, le chevauchement des générations est aisément distinguable : 7 cas sur 115 Anguilles examinées, ont été dénombrés entre mars et juin, à l'exclusion de tout autre mois, soit un taux de 6 % (Tabl. IIA). On peut estimer la probabilité pour qu'une Anguille s'infeste sur 2 années consécutives à partir d'une hypothèse stochastique, en prenant pour base numérique la prévalence annuelle (soit le carré de cette prévalence égale à 6 %). Ce dernier chiffre s'accorde parfaitement avec la valeur observée.

— Variations de la structure de taille et de la maturité de la population parasitaire :

La longueur du Cestode est considérée comme une estimation relative de l'âge puisque le segment terminal qui seul possède la vessie, persiste chez *Bothriocephalus claviceps*.

Parallèlement à la croissance, le système génital se développe et les œufs s'accumulent dans l'utérus. Réduits à des sacs d'œufs chez un Cestode mature, seuls les derniers segments qui libèrent massivement les œufs, participent à la reproduction.

Pour la taille (Fig. 3A), en été comme en hiver, les classes sont regroupées autour de la classe modale 2. Au printemps, le spectre des tailles s'élargit : les classes 0 et 1 se développent tandis qu'apparaissent les classes supérieures à 5. A l'amorce de l'automne (septembre), la classe 2 est à nouveau prépondérante avec une distinction par rapport aux distributions estivale et hivernale, tenant à la réapparition des classes 4 et 5.

Pour la production d'œufs (Fig. 3B), il faut distinguer les productions massives, signe de l'imminence de la reproduction des individus concernés, des faibles productions qui sont probablement le fait de la manipulation des parasites. Les périodes hivernale et estivale sont marquées par l'absence de maturité des Cestodes. Au printemps apparaissent les individus matures avec les plus fortes productions d'œufs. A la fin de l'été, certains individus matures produisent de fortes quantités d'œufs. A ce moment, on peut penser que seule la fraction de la population qui a atteint la maturité entre le printemps et l'automne, participe à la reproduction.

Tabl. II. — A, Structure d'infrapopulations présentant deux recrutements successifs R_1 et R_2 — N désigne le nombre de cas observés; B, Dénombrement des anneaux de Cestodes appartenant à 9 infrapopulations. L : longueur des Anguilles; I : intensité du parasitisme; N : nombre d'anneaux par individu; 18 : individu localisé dans le cœcum stomacal.

A, Structure of infrapopulations established from 2 successive recruitments R_1 and R_2 . N indicates the number of observed cases; B, Proglottid counting of Cestodes belonging to 9 infrapopulations. L : length of eels; I : intensity of parasitism, N : number of proglottids per specimen; 18 : indicates the specimen located in the pyloric part of the stomach.

A									
Mois	N	R		Amplitude des tailles (mm)					
Mars	3	R_1		320 à 350	120 à 180	85			
		R_2		10 - 12	30 - 35	15			
Avril	1	R_1		150					
		R_1		4					
Juin	3	R_1		190 à 320	58	260			
		R_2		10 - 12	9	40			

B									
L (mm)	CIVELLES							ANGUILLETES	
	70	72	69	70	65	71	70	170	130
I	2	3	3	3	4	5	6	3	4
	42	50	30	59	15	48	35	50	18
N	18	42	28	47	14	44	28	43	16
		38	27	28	12	27	25	36	13
					12	23	20		12
						14	17		
							15		

Entre les 2 périodes de reproduction, s'inscrivent l'hiver et l'été avec des conditions climatiques rigoureuses. Durant ces deux périodes où les Cestodes sont immatures et le recrutement absent, les populations sont à leur niveau le plus bas. On peut donc admettre que la mortalité par sénescence suit la reproduction des Cestodes.

3. Phénomènes de croissance à l'échelle des infrapopulations

— En conditions naturelles :

Dans les conditions naturelles, les infrapopulations peuvent se constituer, *a priori*, soit par infestations successives, soit lors d'une unique infestation. C'est, en d'autres termes, la question des étapes agrégatives du cycle qui est posée. Dans un premier temps, nous estimons que les infrapopulations sont, dans la plupart des cas, issues d'un seul recrutement.

Nous avons résolu d'étudier, à partir des données collectées au canal du Fumemorte (mais aussi dans

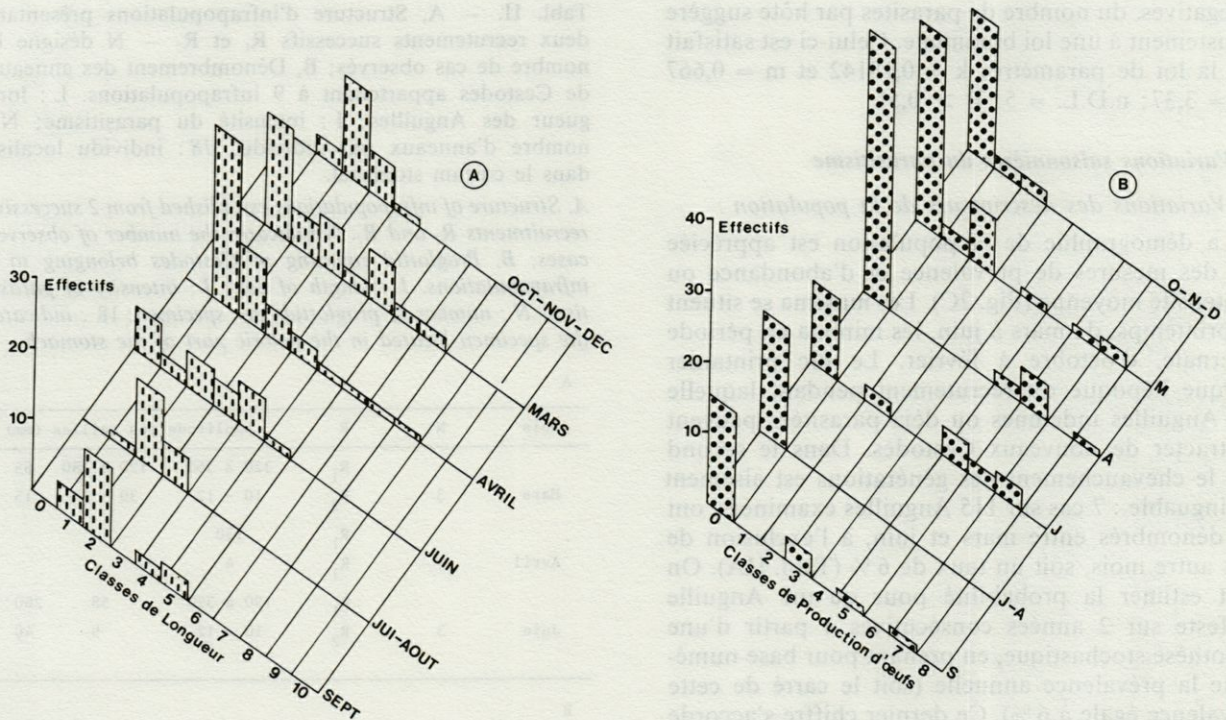


Fig. 3. — Distributions mensuelles des parasites en fonction : A — de la taille; B — de la production d'œufs.
 Monthly distributions of parasites according : A — to the length; B — to the egg production.

une rivière voisine), 19 infrapopulations supérieures à 4 individus. En fonction des écarts de taille observés, certaines infrapopulations sont estimées comme résultant de 2 recrutements successifs. Considérant les cas de recrutement unique, nous avons établi une corrélation étroite ($r = 0,87$; n.D.L. = 16; $P < 0,001$) entre le logarithme népérien de la longueur moyenne et celui de la variance de la longueur des Cestodes appartenant à ces diverses infrapopulations (Fig. 5). La relation obtenue est de type $\ln V(L) = 1,6 \ln(\bar{L}) + C$ ou $V(L) = C \cdot \bar{L}^{1,6}$, 1,6 étant la valeur de la pente de corrélation linéaire. Les déviations par rapport aux longueurs moyennes des Cestodes croissent plus vite que ces dernières. Un exemple de la situation initiale de croissance des individus est illustré par une infrapopulation de 6 jeunes Cestodes, tous non segmentés (non représenté Fig. 4). Les points ($\ln \bar{L}$, $\ln V(L)$) calculés lorsque le nombre de recrutement est estimé à 2, montrent que le rapport $\ln V(L)$ sur $\ln(\bar{L})$ pour ces points est toujours supérieur à celui des autres points. Ce résultat apparaît, *a posteriori*, comme une confirmation de l'estimation du nombre de recrutement.

— En conditions expérimentales :

Entre le 5^e et le 53^e jour, nous avons disséqué 17 civelles et récolté de 2 à 8 Cestodes, 10 anguillettes et récolté de 1 à 4 Cestodes chez 7 d'entre elles.

Nous avons trouvé régulièrement les parasites dans la région antérieure de l'intestin, à l'exception d'un individu trouvé au 53^e jour au fond du cœcum stomacal.

Du 5^e au 16^e jour, 11 Anguilles sont examinées. Les Cestodes récoltés se présentent comme des larves non segmentées, pourvues de corpuscules calcaires et d'un scolex différencié. Ces larves manifestent une amorce de croissance : le 5^e jour : 450 μm sur 40 μm , le 9^e jour : 450 μm sur 120 μm , le 16^e jour : 1000 μm sur 100 μm (en moyenne).

Le 30^e jour, 2 civelles et 1 anguillette sont examinées. Chez les civelles, les larves ne montrent toujours pas de strobilisation mais poursuivent leur croissance (1200 μm sur 130 μm en moyenne). Par contre, chez l'anguillette un Cestode muni de 5 anneaux est récolté.

Au 53^e jour, les dernières Anguilles sont sacrifiées. Tous les Cestodes récoltés présentent une strobilisation. Pour chacun d'eux, les anneaux sont dénombrés (Tabl. IIB). La variabilité du nombre d'anneaux par individu illustre les différences de développement au sein des infrapopulations et suggère l'intervention d'un phénomène de compétition. Cependant, chez certains hôtes ($L = 65$ mm, 69 mm, 130 mm), il est possible qu'un facteur limitant lié à un mauvais état sanitaire n'ait pas permis à la compétition de s'exprimer efficacement.

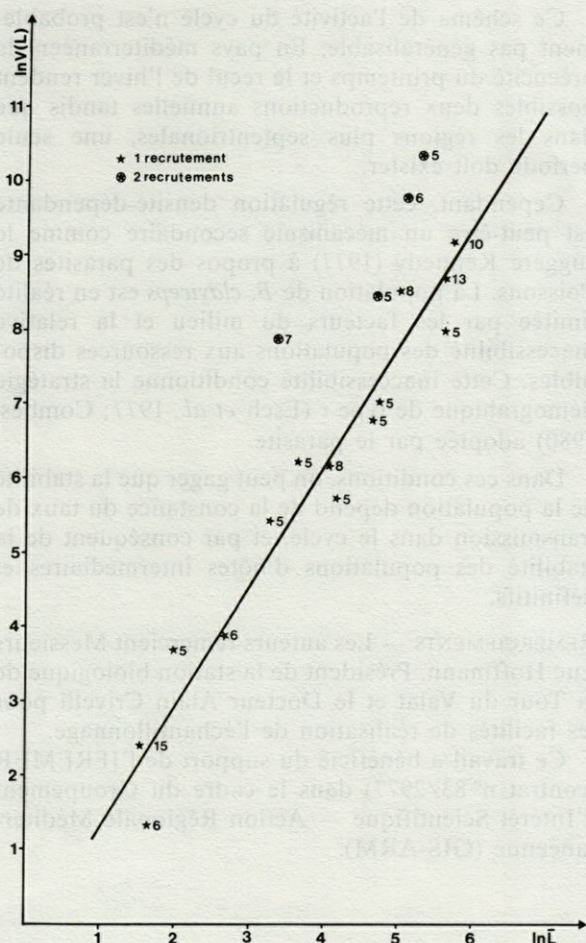


Fig. 4. — Relation logarithmique moyenne — variance de la longueur des parasites, établie à l'échelle des infrapopulations (de 5 à 15 : tailles des infrapopulations).

Mean-variance logarithmic relation of the parasite length, established from the infrapopulations (from 5 to 15 : sizes of infrapopulations).

DISCUSSION

La dispersion de la population de Cestodes

La population parasitaire du canal du Fumemorte est distribuée dans les Anguilles indépendamment de leur taille, mais de manière agrégative. Cette agrégation est l'une des manifestations de la stratégie démographique du parasite. Elle a donc une valeur adaptative à l'instar de celles de la plupart des parasites (Crofton, 1971).

Cette surdispersion ne signifie pas nécessairement de fortes intensités parasitaires chez les hôtes dont la taille des infrapopulations ne dépasse pas 15 individus.

Les observations réalisées à plusieurs étapes du cycle, soit dans cette étude, soit dans d'autres travaux (Dupont et Gabrion, 1986, 1987), tendent à

montrer que la surdispersion est générée en aval du compartiment Anguille, au niveau :

1) des œufs et du stade libre du parasite. L'existence d'un pic printanier de reproduction, l'émission groupée des œufs, le très faible pouvoir de déplacement du coracidium (Dupont, 1984) favorisent la concentration locale des stades libres dans le milieu. La fidélité à l'habitat de l'Anguille (homing behaviour) et son activité benthique (*cf.* Tesch, 1977) contribuent à l'hétérogénéité spatiale des œufs.

2) du compartiment copépode-procercoïde. Son étude montre que les Copépodes sont capables d'accumuler les stades larvaires et assurent le développement de tous les procercoïdes (Dupont et Gabrion, 1987).

Les phénomènes de compétitions

La formation d'une infrapopulation naturelle se fait-elle par recrutements successifs ou bien à la suite d'une seule infestation ?

Si l'on ne peut répondre avec certitude à cette question, il faut tout de même remarquer que les Cestodes des infrapopulations naturelles ont des tailles de même ordre de grandeur. Plus ils sont petits, plus leur taille est voisine. Ainsi, dans l'infrapopulation la plus importante que nous ayons trouvée (15 individus), les tailles s'échelonnaient entre 2 et 15 mm. L'accroissement de la variance des tailles à mesure que les individus grandissent suggère l'existence d'une compétition intraspécifique.

Les résultats des infestations expérimentales d'Anguilles appuient cette interprétation en montrant la grande variabilité du nombre d'anneaux par Cestodes dans les infrapopulations constituées.

La nature des mécanismes de compétition étudiée dans le genre *Hymenolepis* fait appel, selon les auteurs, aux deux types de compétition que reconnaît la littérature : la compétition par interférence et la compétition par exploitation (Barbault, 1981). Le premier cas est illustré par l'hypothèse de facteurs chimiques (crowding factors) sécrétés par les Cestodes (Roberts et Insler, 1982), le second cas par celle de la compétition pour un sucre (Keymer, Crompton et Singhvi, 1983).

Dans le cas des infrapopulations de *B. claviceps* nous formulons l'hypothèse que la compétition serait plutôt de type « exploitation » puisque nous constatons une croissance différentielle des individus.

L'activité saisonnière du cycle

En dépit de la compétition intraspécifique qui s'établit au sein des infrapopulations, émergent les tendances saisonnières du cycle : la maturité sexuelle et le recrutement coïncident avec le printemps et dans une moindre mesure, avec le début de

l'automne. La mortalité qui suit la maturation apparaît essentiellement comme un phénomène densité-indépendant.

D'autres travaux établissent des relations analogues entre les saisons et la dynamique des populations de divers Pseudophyllides (Jarroll, 1979; Granath et Esch, 1983; Kennedy, 1983). Dans l'ensemble, le facteur thermique est toujours mis en cause. L'augmentation de la température, d'une part stimule l'ovogenèse des Cestodes (Smyth, 1952), d'autre part déclenche l'accroissement démographique chez de nombreuses espèces de Copépodes, hôtes intermédiaires.

Dans le cas de *B. claviceps*, cette interprétation se vérifie. Les principaux Copépodes hôtes-intermédiaires du cycle, *Acanthocyclops robustus* et *Macrocylops albidus* (Dupont et Gabrion, 1987) sont abondants et largement répandus du printemps à l'automne dans les milieux limniques de Camargue (Pont, 1983).

Le rythme d'activité trophique de l'Anguille (Sinha et Jones, 1967; Lecomte-Finiger, 1983) est probablement déterminant pour le recrutement. L'activité saisonnière du cycle de *Bothriocephalus claviceps* s'inscrit bien dans le contexte des variations des conditions de milieux marqués par deux saisons caractérisées par des températures extrêmes et une activité trophique des hôtes minimale, et deux saisons caractérisées par des températures modérées et une activité trophique intense.

Stratégie démographique et régulation de la population

La régulation d'une population est envisageable dès lors qu'il existe des mécanismes densité-dépendants agissant sur la démographie de la population (cf. Dajoz, 1974; Barbauld, 1981). Le compartiment Anguille-Cestode adulte est le seul niveau où ceux-ci se manifestent, à partir duquel nous proposons un schéma de régulation de la population.

La compétition au sein de l'infrapopulation se traduit par un étalement de la période de reproduction. Après émission des œufs par le ou les Cestodes les plus murs puis leur élimination, les Cestodes moins murs peuvent poursuivre leur développement. De proche en proche, tous les Cestodes pondent et contribuent au cycle. Cet étalement engendre une seconde période de reproduction post-estivale, moins importante. Seuls les Cestodes atteignant les premiers la maturité sexuelle au début du printemps engendrent une nouvelle génération qui dispose d'environ 6 mois pour boucler le cycle avant la baisse de température. Ceux qui pondent plus tardivement, produisent une génération dont le développement sera bloqué, avant la maturité complète, par les basses températures. Cette génération sera la première à se reproduire au printemps suivant, dès que la température augmentera.

Ce schéma de l'activité du cycle n'est probablement pas généralisable. En pays méditerranéen, la précocité du printemps et le recul de l'hiver rendent possibles deux reproductions annuelles tandis que dans les régions plus septentrionales, une seule période doit exister.

Cependant, cette régulation densité-dépendante est peut-être un mécanisme secondaire comme le suggère Kennedy (1977) à propos des parasites de Poissons. La population de *B. claviceps* est en réalité limitée par les facteurs du milieu et la relative inaccessibilité des populations aux ressources disponibles. Cette inaccessibilité conditionne la stratégie démographique de type r (Esch *et al.*, 1977; Combes, 1980) adoptée par le parasite.

Dans ces conditions, on peut gager que la stabilité de la population dépend de la constance du taux de transmission dans le cycle, et par conséquent de la stabilité des populations d'hôtes intermédiaires et définitifs.

REMERCIEMENTS — Les auteurs remercient Messieurs Luc Hoffmann, Président de la station biologique de la Tour du Valat et le Docteur Alain Crivelli pour les facilités de réalisation de l'échantillonnage.

Ce travail a bénéficié du support de l'IFREMER (contrat n° 83/2977) dans le cadre du Groupement d'Intérêt Scientifique — Action Régionale Méditerranéenne (GIS-ARM).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARBAULT R., 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Masson Ed., 246 p.
- COMBES C., 1980. Les mécanismes de recrutement chez les Métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu*, 30 : 55-63.
- CRIVELLI A., 1981. Les peuplements de Poissons de la Camargue. *Rev. Ecol.*, 35 : 617-671.
- CROFTON H.D., 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, 62 : 179-193.
- DAJOZ R., 1974. Dynamique des populations. Masson Eds., 301 p.
- DUPONT F., 1984. Biologie des populations de *Bothriocephalus claviceps*, Cestode Pseudophyllidea parasite de l'Anguille européenne *Anguilla anguilla*. Thèse 3^e cycle, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 199 p.
- DUPONT F. et C. GABRION, 1986. Approche expérimentale du rôle de l'hôte paraténique dans la circulation du parasite *Bothriocephalus claviceps* Goeze, 1782 (Cestoda, Pseudophyllidea). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* 61 : 423-429.
- DUPONT F. et C. GABRION 1987. The concept of specificity in the proceroid-copepod system : the case of *Bothriocephalus claviceps* a parasite of the eel *Anguilla anguilla*. *Parasitol. Res.*, 73 : 151-158.

- ESCH G.W., T.C. HAZEN et J.M. AHO, 1977. Parasitism and r- and K- selection. In Regulation of parasite populations, Academic Press. Inc. (London), LTD : 9-62.
- GRANATH W.O., Jr. and G.W. ESCH, 1983. Seasonal dynamics of *Bothriocephalus acheilognathi* in ambient and thermally altered areas of a North Carolina cooling reservoir. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 50 : 205-218.
- HAON J.L., 1978. L'exploitation de l'Anguille en Bas-Languedoc. Thèse de 3^e cycle, Université Paul Valéry, Montpellier, 263 p.
- JARECKA L., 1959. On the life cycle of *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). *Acta Parasit. Pol.*, 7 : 527-532.
- JARECKA L., 1964. Cycle évolutif à un seul hôte intermédiaire chez *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782) Cestode de *Anguilla anguilla* L. *Annl. Parasit. Hum. Comp.*, 39 : 149-156.
- JARROL E.L., 1979. Population biology of *Bothriocephalus rarus* Thomas (1937) in the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* Rat. *Parasitology*, 79 : 183-193.
- KENNEDY C.R., 1977. The regulation of fish parasite populations. In Regulation of parasite populations. Academic Press. Inc. (London) LTD, 63-109.
- KENNEDY C.R., 1983. General ecology. In Ecology of the Eucestoda (I), Academic Press. Inc. (London) LTD, 27-80.
- KEYMER A., D.W.T. CROMPTON and A. SINGHVI, 1983. Mannose and the « crowding effect » of *Hymenolepis* in Rat. *Intern. J. Parasit.*, 13 : 561-570.
- LASSERRE G., 1976. Dynamique des populations ichthyologiques lagunaires, application à *Sparus aurata* L. Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 360 p.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'Anguille *Anguilla anguilla* L., 1758 des milieux lagunaires méditerranéens du Golfe de Lion : Narbonnais et Roussillon. Thèse Doct. Etat, Univ. Perpignan, 203 p.
- MARGOLIS L., G.W. ESCH, J.C. HOLMES, A.M. KURIS et G.A. SCHAD, 1982. The use of ecological terms in parasitology. *J. Parasitol.*, 68 : 131-133.
- ROBERTS L.S. and G.D. INSLER, 1982. Developmental physiology of Cestodes. XVIII. Some biological properties of putative "crowding factors" in *Hymenolepis diminuta*. *J. Parasit.*, 68 : 263-269.
- SINHA V.R.P. and J.W. JONES, 1967. On the food of the freshwater eels and their feeding relationship with salmonids. *J. Zool., Lond.*, 153 : 119-137.
- SMYTH J.D., 1952. Studies on tapeworm physiology. VI. Effect of temperature on the maturation *in vitro* of *Schistocephalus solidus*. *J. Exp. Biol.*, 29 : 304-309.
- TESCH F.W., 1977. The eel. Biology and managements of anguillid eels. Chapman and Hall Eds, 435 p.

Reçu le 24 octobre 1985; received October 24, 1985
Accepté le 19 février 1986; accepted February 19, 1986