# 5 | CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE

## 5.1. Contexte général

* Écosystèmes et biodiversité menacées
* Milieux d’eau douce
* Stress sur les milieux d’eau douce

## 5.2. Parasitisme

**[Négligence/Pertinence]** Les parasites sont des organismes qui vivent à l’intérieur ou sur un autre organisme, que l’on désigne «hôte» et qui en exploitant les ressources (Lewin, 1982). Malgré qu’ils soient omniprésent dans l’environnement (Lewin, 1982; Price, 1980) et que leur diversité soit équivalente aux espèces à mode de vie libre (Poulin, 1999), les parasites sont encore largement négligés dans les études en écologie (Marcogliese, 2004). Pourtant, en dépit de leur petite taille, la biomasse parasitaire d’un écosystème peut être élevée, à tel point qu’elle joue un rôle considérable dans les flux énergétiques et la structure des communautés biologiques (). Par exemple, Kuris et al. (2008) ont trouvé que la biomasse totale de parasites peut s’élever jusqu’au tier de celle de poissons dans un estuaire. Preston et al. (2013) ont quant à eux observé que la biomasse de trématodes (vers parasitaires) à l’intérieur d’escargots dans les étangs peut atteindre jusqu’à 33% de sa biomasse individuelle. Les parasites sont souvent omis dans des études biologiques puisqu'ils sont petits, difficiles à identifier et/ou à observer (Lafferty et al., 2008; Marcogliese, 2004). Or, ceux-ci nous renseigne énormément sur les systèmes dans lequel ils évoluent, notamment quant aux interactions entre les organismes (Lafferty et al., 2008; Marcogliese, 2004) et aux stresseurs environnementaux (Marcogliese, 2008, 2016). L’exemple le plus intuitif est celui des parasites transmis via la chaîne trophique. En effet, ceux-ci reflètent les liens directs du réseau trophique puisque qu’un hôte infecté doit nécessairement avoir consommé une proie précédemment infectée (Marcogliese & Cone, 1997). Également, cette caractéristique bioindicatrice reflète les tendances alimentaires à plus long terme que les analyses de contenus stomacaux classique puisque les endoparasites peuvent vivre jusqu’à plusieurs années (Curtis, 1995). Les parasites réagissent a de nombreux stresseurs environnementaux (e.g. température, pollution, eutrophisation et l’acidification) ce qui leur attribut une fonction bioindicatrice (K. D. Lafferty, 1997; Marcogliese, 2004, 2016). Par exemple, structure de la communauté parasitaire chez le choquemort (*Fundulus heteroclitus*) dans les effluents des usines de pâtes et papiers seraient associé au niveau d’eutrophisation, mais non aux contaminants industriels (Blanar et al., 2011).

**[Effets/Conséquences][Physiologie]** Les parasites peuvent influencer les populations et communautés naturelles de multiples façons. Comme un parasite «exploite» son hôte, il vient débalancer l’allocation des ressources énergétiques de l’hôte ce qui peut entraîner une détérioration des fonctions physiologiques. Par exemple, il a été montré que l’infection par des cestodes stimule la réponse immunitaire chez la carpe commune (*Cyprinus carpio*) par l’activation des phagocytes (Rohlenová et al., 2011). Comme l’allocation des ressources énergétiques est un compromis entre les différentes fonctions physiologiques, augmenter le budget énergétique pour la réponse immunitaire implique nécessairement une diminution de la portion énergétique aux autres fonctions comme la croissance, la reproduction ou la maintenance des organes vitaux. La charge parasitaire peut également déclencher un réponse de stress qui résulte en l’altération des performances comme le comportement de nage et le temps de fuite en présence d’un prédateur (Allan et al., 2020). D’autres parasites peuvent causer des dommages physiologiques directs en migrant dans les tissus de l’hôte. Les douves des yeux, par exemple, sont des espèces de trématodes qui migrent au niveau des yeux des poisson-hôtes et causent des cataractes qui réduisent l’acuité visuelle nuisant ainsi, au comportement de fuite et d’alimentation de l’hôte (Seppälä et al., 2005; Vivas Muñoz et al., 2019).

**[Comportement]** La présence d’infection dans une population ou un environnement peut influencer le comportement des organismes qui y vivent. D’une part, les espèces-hôtes peuvent adapter leur comportement de manière délibérée face à l’infection. On appelle «comportement d’évitement parasitaire» les traits comportementaux destinés à prévenir l’infection (Behringer et al., 2018). Par exemple, Poulin & FitzGerald (1989) ont montré qu’en temps normal, les épinoches (*Gasterosteus aculeatus* et *Gasterosteus wheatlandi*) préfèrent nager dans les zones de végétation, mais qu’en présence de l’ectoparasite *Argulus canadensis*, certains individus optaient pour les zones ouvertes afin d’éviter les zones profondes et végétalisées favorisées par le parasite. Le comportement social est aussi un trait qui semble être affecté par la présence d’infection. En présence d’un choix entre des groupes de poissons infectés et non-infectés, les individus *G. aculeatus* non-infectés préfèrent les conspécifiques non-infectés (Dugatkin et al., 1994; Ward et al., 2005). Également, les individus non-infectés avaient tendance à être plus solitaire qui les conspécifiques infectés (Ward et al., 2005). Dans un contexte de sélection sexuelle, les mâles *Syngnathus typhle* accordent plus de temps aux femelles non à faiblement parasitées qu’à celles fortement parasités sur la base de signaux visuels d’infection (présence de points noirs) (Rosenqvist & Johansson, 1995). D’autre part, le comportement d’un individu infecté peut être influencé par le ou les parasites qui y habitent. C’est ce qu’on appelle de la manipulation comportementales/parasitaire. Ce genre de manipulation, chez les parasites qui se transmettent via la chaîne trophique, peut se manifester par un augmentation du contact entre l’hôte infecté et son prédateur (autre hôte du parasite) et/ou par une altération de la réponse comportementale en situation de prédation qui augmentent les chances de transmission (K. D. Lafferty & Shaw, 2013). En milieu aquatique, l’un des exemples les plus connus est la manipulation d’*Euhaplorchis californiensis* (Trematoda) sur les fondules de Californie (*Fundulus parvipinnis*). Grâce à une approche expérimentale, Lafferty & Morris, (1996) ont montré le lien entre l’infection par *E. californiensis*, les comportements manifestes chez les fondules et le taux de prédation par l’hôte définitif.

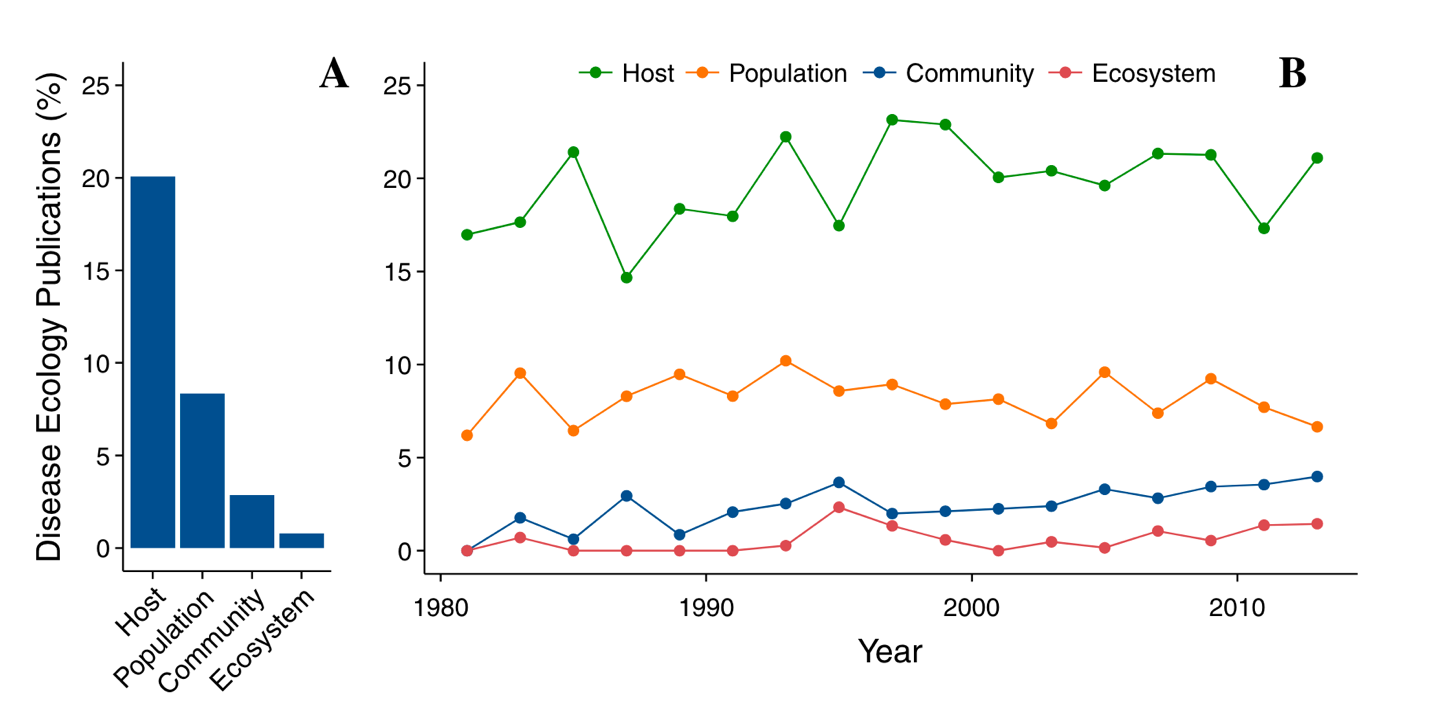
**[Dyninamics]** Tel que mentionné précédemment, l’infection parasitaire peut venir influencer la physiologie et le comportement de leurs hôtes. Conséquemment, leur rôle dans la dynamique des populations-hôtes et communautés biotiques n’est pas à négliger. Dans certains cas extrêmes, la mortalité induite par les effets directs du parasite peuvent mettre en péril la survie des populations (Johnsen & Jensen, 1992) allant jusqu’à l’extinction locale dans le cas où reproduction de l’hôte est fortement affectée (Boots & Sasaki, 2002). En effet, chez les espèces qui migrent pour la reproduction, le parasitisme affectant les performances de nage serait lié à une diminution du nombre d’individus qui atteignent leur site de fraie (Palstra et al., 2007; Poulin & de Angeli Dutra, 2021). Outre la mortalité des individus-hôtes, les parasites peuvent influencer la distribution et la structure spatiale des populations-hôtes (). Par exemple, chez les amphipodes *Talorchestia quoyana* infectés par des nématodes parasites on observe une séparation spatiale selon la profondeur d’enfouissement entre les individus infectées par de long vers et les individus infectés par de plus petits vers (Poulin & Latham, 2002). Miura et al. (2006), par une experience de transplantation et de marquage-recapture, ont montré que les escargots (*Batillaria cumingi*) infectés qui habitent les marais salés se déplacent plus bas dans la zone intertidale qui les escargots non-infectés ainsi changeant l’arrangement spatiale de la population, ce qui pourrait avoir un effet potentiel sur l’utilisation des ressources et les habitudes alimentaire de leurs prédateurs. La présence d’infection peut également changer les comportements et habitudes de migration indépendamment d’un effet indirect physiologique ou morphologique (Binning et al., 2017; Poulin & de Angeli Dutra, 2021). Plusieurs théories ont vu le jour dans les dernières décennies afin d’expliquer comment le comportement migratoire peut bénéficier à une espèce-hôte face à l’infection. La théorie de migration d’évasion «migratory escape», qui se veut que certains individus migrent temporairement vers un refuge à faible risque d’infection pendant une période de hauts risques d’infection (Altizer et al., 2011; Loehle, 1995), gagne de plus en plus de preuves empiriques. Chez les poissons, Poulin et al. (2012) ont non seulement observés que les individus *Galaxias spp.* migrateurs étaient moins intensément infectés, mais que les juvéniles migrateurs retournaient à leur phase pélagique sans aucun parasite, supportant ainsi la théorie de la migration d’invasion. La théorie de migration de rétablissement «migratory recovery» quant à elle stipule que les individus déjà infectés peuvent migré vers des environnements hostiles pour le parasite afin de se débarrasser de celui-ci (Shaw & Binning, 2016). Par exemple, *G. aculeatus* migre en eau salée où son ectoparasite *Trichodina sp*. ne tolère pas la forte salinité (Shaw & Binning, 2020). En bref, la présence de parasites et pathogènes peut influencer la structure des communautés en régulant l’abondance et la dynamique des populations-hôtes dans le temps et l’espace (Anderson & May, 1979; May & Anderson, 1979; Poulin, 1999; Scott & Dobson, 1989).

**[Food webs?]**

**[Ecosystem functioning]** Comme la dynamique d’infection joue un rôle déterminant dans la structure et la distribution des communautés biotiques, les parasites ont forcément une importance (directe et/ou indirecte) sur les fonctions et processus écosystémiques. Pourtant, seulement 2% des publications en «disease ecology» focus sur les écosystèmes et leurs fonctions (D. Preston et al., 2016)Tel qu’argumenté précédemment, la biomasse parasitaire d’un système peut être aussi importante que celle de leur hôte (Kuris et al., 2008; Preston et al., 2013). Ainsi, l’intensité d’infection aurait une incidence sur les flux de matières et le cycle des nutriments (Preston et al., 2016). L’effet indirect du parasitisme sur les fonctions écosystémiques peut s’opérer d’une part par un changement des traits de comportement chez une espèce dite ingénieure écosystémique (Thomas et al., 1999). Par exemple, les nématomorphes qui infectes les grillons manipule leur comportement afin qu’ils se jettent dans les rivières et permettre ainsi la reproduction du parasite (Thomas et al., 2002). Les grillons servent alors de proie alternative aux poissons ce qui amène une diminution de leur consommation d’invertébrés benthiques et ainsi, crée un control «top-down» sur la biomasse d’algues et une diminution du taux de décomposition des feuilles dans l’eau (Sato et al., 2012). Le parasite donc par un effet médiateur indirect change la cascade trophique et les fonctions environnementales reliées tel que la production primaire et le recyclage des nutriments. Chez les crevettes *Upogebia pusilla* parasitées, Pascal et al. (2020) ont quantifié une baisse des activités d’ingénierie (enfouissement et ventilation) et ainsi, une baisse de la bioturbation (modification physique et chimique du sol et sédiments par des organismes vivants). Cette altération des processus de bioturbation aurait des conséquences majeures à l’échelle de l’écosystème puisqu’ils entrent en jeu entre-autres dans la pénétration de l’oxygène, la distribution de la matière organique, l’efficacité de la reminéralisation et les flux de nutriments (Pascal et al., 2020). D’une autre part, l’infection peut causer un débalancement nutritionnel (i.e. changement dans les ratios de nutriments) transformant le taux d’excrétion de nutriments vers l’environnement et ainsi, le recyclage des nutriments (Frainer et al., 2016; Mischler et al., 2016; Narr & Frost, 2016). En effet, les flux d’azote dans les étangs induits par les parasites seraient comparable aux flux de fixation d’azote dans la colonne d’eau et d’intrants hydrologiques (Mischler et al., 2016). Chez les daphnies, les individus infectés par des microparasites ont un taux d’excrétion plus rapide pour le phosphore et l’azote que les individus non-infectés.

## 5.3. Lacunes en écologie du parasitisme

L’une des lacunes les plus importante en écologie du parasitisme est sans doute le manque de représentativité au niveau des interactions hôtes-parasites. Chez les poissons, la plupart des parasites étudiés sont liés aux maladies, à la dégradation des produits biologiques et aux pertes économiques (Marcogliese, 2004), malgré qu’ils ne soient pas nécessairement les espèces les plus abondantes dans les systèmes aquatiques. De plus, puisque les parasites ont des incidences diverses selon l’hôte affecté (Poulin, 1999), il serait pertinent d’explorer davantage d’interaction hôte-parasite (autre que les associations aux espèces de pêcheries par exemple) afin d’élargir notre compréhension des répercussions écologiques à grande échelle. Bien qu’il aille eu une augmentation depuis le début des années 2000 (voir Figure X), encore peu d’études en écologie des maladies se sont intéressées aux associations hôtes-parasites à l’échelle de la communauté et encore moins à l’échelle d’un écosystème (Preston et al., 2016). Tel que discuter précédemment, les parasites peuvent avoir d’effets considérable sur les écosystèmes. Une meilleure connaissance des dynamiques à de hauts niveaux d’organisation (*e.g.* communauté, métacommunauté) serait donc pertinente à intégrer à notre compréhension des écosystèmes. Dans cet ordre d’idée, les dynamiques spatiotemporelles demeurent mal comprises pour la plupart des interactions-hôtes parasites(). (Voir intro article). Également, bien que l’importance de l’échelle spatiale soit un élément reconnu en écologie, peu d’auteurs se sont encore intéressés à l’effet de celle-ci sur les estimés d’infection. (sauf voir…). Finalement, il est largement accepté par la communauté scientifique que le design et la méthode d’échantillonnage sont déterminants dans les résultats et conclusions tirés des études écologiques. Toutefois, ces aspects ont été fortement négligés dans les études empiriques sur les parasites aquatiques. …



**Figure X.** Focus of disease ecology on different ecological organization. Tiré que Preston et al., 2016. Meta-analyses de 1980 à 2013 sur Web Of Science. Host = 20%, Population = 8%, Community = 4%, Ecosystem = 2%.

## 5.4. Déterminisme

* Déterminisme et stochasticité
* Théorie des filtres
* Ce qu’on sait sur les filtres en parasitismes
* Catégories de variables (spatial, habitat local(eau,habitat), communauté biotique)

## 5.5. Écologie spatiale

## 5.6. Maladie du point noir

La maladie du point noir est une infection globalement répandue chez les poissons d’eaux douces et marins (Post, 1987). Cette infection parasitaire est causée par certains trématodes Digène de la famille des Diplostomatidae et des Strigeidae (Hoffman, 1967). Les espèces les plus étudiées causant cette maladie sont *Uvulifer ambloplitis, Crassiphiala bulboglossa* et *Apophallus brevi* (Lane et Morris, 2000; Lemly et Esch, 1984*a*; Wisenden *et al*., 2012; Hoffman, 1956). Peu importe l'espèce de trématode qui cause la maladie du point noir, le cycle de vie du parasite est toujours similaire (voir Figure 1). En eaux douces, l'hôte définitif (ou hôte principal) est un oiseau piscivore, généralement un martin-pêcheur ou un héron (Steedman, 1991). C’est dans l’intestin de celui-ci que le parasite mature au stade adulte et se reproduit (Hoffman, 1956; Hunter, 1933). Les œufs sont par la suite libérés dans l'eau via les excréments environ quatre semaines après l’ingestion du parasite (Hunter, 1933) et éclosent après deux à trois semaines (Hoffman & Putz, 1965). Le miracidium (premier stade larvaire) est alors prêt à infecter le premier hôte intermédiaire, un escargot d'eau douce du genre *Helisoma* ouPlanorbella (Hoffman, 1956; Krull, 1934; Schaaf et al., 2017). La larve se développe en sporocyste (deuxième stade larvaire) et se multiplie de manière asexuée à l'intérieur de l'escargot et les cercaires (troisième stade larvaire) émergent finalement après cinq à six semaines (Hoffman & Putz, 1965), soit entre mai et août (Lemly & Esch, 1984b). Le cercaire qui est un stade libre, nage jusqu'à trouver son deuxième hôte intermédiaire, un poisson, dans lequel il s'enkyste sous la peau, dans les nageoires ou les muscles (Hoffman, 1956; Krull, 1932, 1934). La pénétration de la larve dans son hôte stimule la production d’une capsule de tissus conjonctif et d’une migration de mélanophores (cellules qui sécrète des pigments noirs), qui après trois semaines, aboutit en un kyste noir caractéristique de la maladie du point noir (Bush et al., 2001; Davis, 1967; Lemly & Esch, 1984a). La métacercaire (quatrième stade larvaire) est alors en période de dormance jusqu'à la consommation par un oiseau piscivore et la complétion du cycle de vie.

La maladie du point noir est une infection commune qui se retrouve sur un large éventail d'espèces d'eau douce au Canada. Parmi celles-ci, on compte plusieurs espèces indigènes au Québec dont le meunier noir (*Catostomus commersoni*), le doré jaune (*Sander vitreus*), le crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*), le crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*), le crapet de roche (*Ambloplites ruspestris*), l'achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides*), l'achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*), la perchaude (*Perca flavescens*),le naseux noir de l'Est (*Rhinichthys atratulus*), le mulet à cornes (*Semotilus atromaculatus*), le méné à nageoires rouges (*Luxilus cornutus*), le méné à museau arrondi (*Pimephales notatus*) et le grand brochet (*Esox lucius*) (Berra & Au, 1978; Lemly & Esch, 1984a; McAllister et al., 2013; Vaughan & Coble, 1975) (Hunter et Hunter, 1935). Toutefois, ces trématodes démontrent une préférence pour certains hôtes. Par exemple, les crapets arlequin sont davantage infectés par ces parasites que les achigans à grande bouche (Lemly & Esch, 1984a). Dans les lacs sur le territoire de la Station de biologie des Laurentides, il a notamment été remarqué que les crapets-soleils semblent être fortement affectés par cette maladie en comparaison au reste de la communauté de poissons (observations de terrain, laboratoire Binning, non-publié).

De manière générale, l'intensité et la prévalence maximale de ce type d'infection surviennent autour de septembre tandis que l'intensité est minimale en avril/mai (Ferrara & Cook, 1998; Lemly & Esch, 1984a). Le taux d’infection ne semble pas non plus être stable d’une année à l’autre (Elmer et al., 2019). La littérature disponible sur cette maladie suggère que l'infection est plus importante en milieu lentique que lotique et plus importante en zone littorale qu'en zone pélagique (Duflot et al., 2023) probablement en raison du faible courant et de l'abondance de macrophytes, influençant la présence d'escargots et le recrutement des parasites (Berra & Au, 1978; Mathieu-Bégné et al., 2022) Hansen et Poulin, 2006. Dans le même ordre d’idée, l’intensité et la prévalence d’infection diminuent avec la profondeur d’échantillonnage (Elmer et al., 2019). La température de l’eau serait également reliée au taux d’infection dans un habitat donnée (Schaaf et al., 2017). En effet, l’abondance d’escargots-hôte augmenterait avec la température, ce qui expliquerait des taux d’infection plus élevés. Plusieurs autres critères sont reconnus moteurs d’influence sur les paramètres d'infection (prévalence, intensité et abondance) de la maladie du point noir. Par exemple, la classe de taille et l'âge influencent de manière significative la charge parasitaire chez *L. macrochirus*, mais il ne semble pas y avoir de différence d'infection entre les deux sexes (Lemly & Esch, 1984a). En effet, ces parasites survivent à l'hiver dans leur stade dormant et vivent plusieurs années (Fischthal, 1949), s'accumulant ainsi sur les poissons tout au long de leur vie afin de maximiser leur chance d'être transmis à l'hôte définitif. Notamment, la métacercaire d'*U. ambloplitis* peut vivre plus de quatre ans chez *L. macrochirus* (Hoffman et Putz, 1965).

[Au niveau des paramètres environnementaux ?]

Bien que cette maladie est généralement considérée bénigne (e.g. Paradis & Chapleau, 1994; Vaughan & Coble, 1975), ces trématodes peuvent avoir un impact sur la structure des populations et les fonctions physiologiques des poissons. Hoffman (1956) et Krull (1934) ont montré par des expérimentations en laboratoire que de fortes intensités d'infection peuvent causer la mort chez plusieurs espèces poissons. Toutefois, le nombre de parasites utilisé dans ces études semble improbable en nature. D’autres soulèvent que l’infection pourrait être plus létale chez les individus dans leurs mois de croissance (âge 0+)(Lucky, 1970). En fait, la pénétration des cercaires sous la peau du poisson causent des lésions, avec perte de sang (Krull, 1934), qui peuvent faciliter l’établissement d’autres pathogènes (Bush et al., 2001). Cela étant dit, certaines évidences empiriques suggèrent que la maladie du point noire peut causer des changements physiologiques. Par exemple, les crapets arlequin *in situ* fortement infectés semblent moins bien survivre à l'hiver que leurs congénères en raison d’une réduction de la concentration en lipides (Lemly & Esch, 1984a). Harrison & Hadley, (1982) ont également mentionné que la maladie du point noir pourrait être corrélée à une diminution de la croissance et une augmentation de la mortalité chez le grand brochet. La densité de points noirs semble aussi être associée à une diminution du comportement exploratoire chez *L. gibbosus* (Mémoire de maîtrise, Victoria Thelamon, 2021), ce qui pourrait avoir une incidence sur la méthode d’alimentation et la prédation du poisson-hôte. Également, les poissons infectés se tiendraient moins en banc que les poissons non-infectés (Krause & Godin, 1994; Tobler & Schlupp, 2008) et se retrouverait plus souvent en périphérie du banc (Krause & Godin, 1994). Tobler et al., (2006) ont aussi montré que l’espèce gynogène *Poecilia formosa*, sous sa forme asexuelle, éviterait les mâles infectés contrairement aux espèces sexuelles du même genre (*Poecilia latipinna* et *Poecilia mexicana*).

* Variations spatiotemporelles des taux d’infection