# 5 | CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE

## 5.1. Contexte général

Dans un contexte où les changements globaux accélèrent de plus en plus et menacent la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Pörtner et al., 2021), comprendre les interactions entre les organismes et leur environnement devient un enjeu primordial. Parmi les milieux les plus vulnérables aux perturbations du territoire et aux changements climatiques, on compte de nombreux écosystèmes d’eau douce (Dudgeon et al., 2006; Malmqvist & Rundle, 2002; Poff et al., 2002). Ces milieux sont centraux à de nombreux services écosystémiques tels que les sources d’eau potable, l’alimentation par les pêcheries, la séquestration de carbone, la photosynthèse et le cycle des nutriments. Bien que l’eau douce ne représente qu’environ 3% de l’eau sur Terre, et que les lacs et rivières ne constituent que 0,3% de celle-ci (Gleick, 1993), les écosystèmes d’eau douce abritent une importante source de diversité (McAllister et al., 1997). Par exemple, 40% des espèces de poissons et 25% des espèces de mollusques se trouvent dans les lacs et rivières du monde (McAllister et al., 1997). Toutefois, les déclins de biodiversité seraient plus intenses dans les écosystèmes d’eau douce que pour les écosystèmes terrestres (Sala et al., 2000).

Les menaces qui pèsent sur la biodiversité des eaux douces peuvent être divisées en six grandes catégories : la surexploitation, la pollution, les changements d’utilisation du territoire, les espèces envahissantes, la régulation du débit d’eau et les changements climatiques (Dudgeon, 2019). Ce genre de pression sur les écosystèmes peut intervenir à un point ou un autre dans la dynamique des pathogènes. Par exemple, les scénarios de changements climatiques prévoient un déplacement des aires de répartition des maladies infectieuses (Lafferty, 2009), ce qui modifierait les dynamiques de transmission à l’échelle globale. L’effet de stresseurs sur les infections parasitaires influencerait non seulement les aires de répartition, mais également l’intensité d’infection et la spécialisation/généralisation des parasites, ce qui résulterait en la création de points chauds d’infection («infection hotspots»), à des extinctions locales et à la migration d’espèces-hôtes (Cable et al., 2017). Dès lors, développer les connaissances en écologie des systèmes hôtes-parasites est essentiel à comprendre comment les changements d’environnement vont affecter la dynamique des maladies et conséquemment, développer des stratégies de gestion adéquates. En effet, selon l’«Alliance for Freshwater Life», la recherche est une première étape indispensable pour la conservation des milieux aquatiques (Darwall et al., 2018).

## 5.2. Introduction au parasitisme

**[Pourquoi]** 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, 1997a). 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).

**[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).

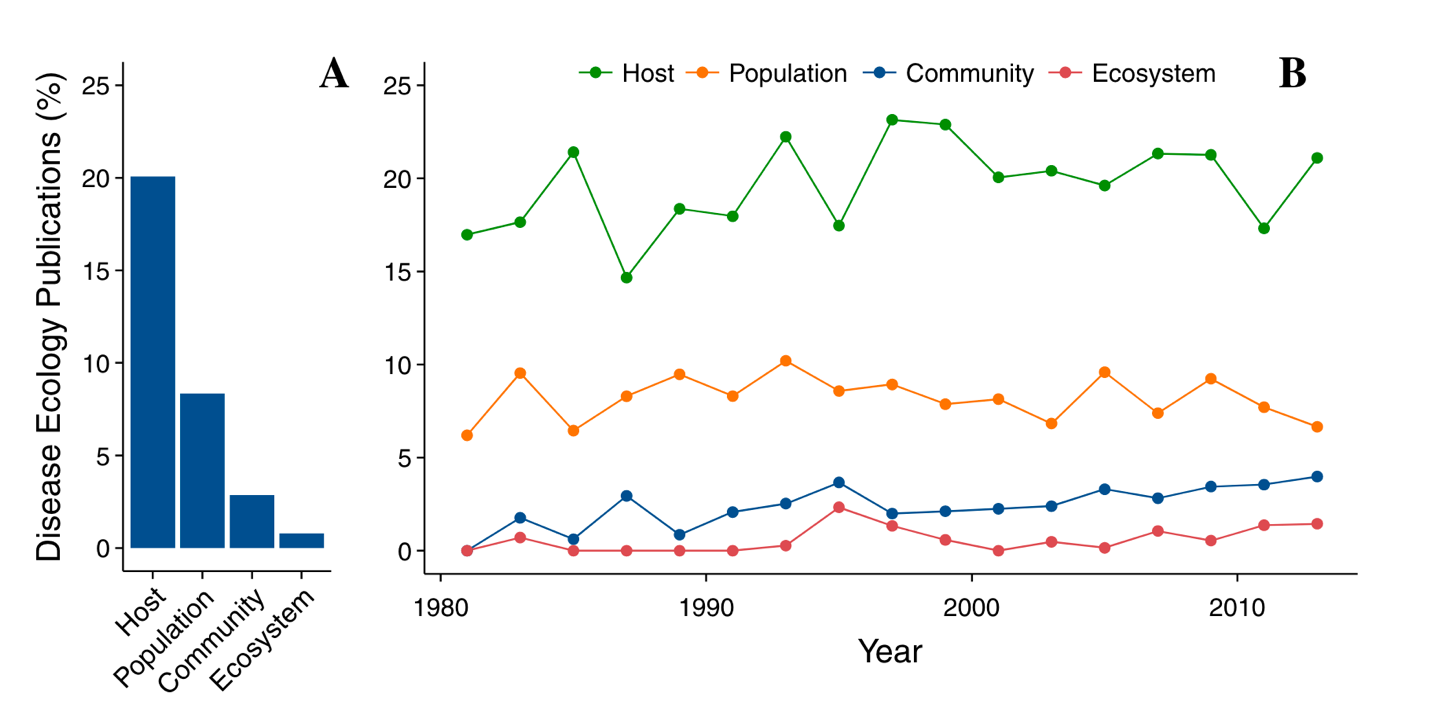
**[Comportement]** La présence d’infection dans une population ou un environnement peut influencer le comportement des organismes qui y vivent. D’une part, les espèces-hôtes peuvent adapter leur comportement de manière délibérée face à l’infection. On appelle «comportement d’évitement parasitaire» les 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 ( 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.

**[Dynamiques]** 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).

**[Fonction des écosystèmes]** 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 (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 «disease ecology» 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 (Poulin, 2007). 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 parasitaire non-infectieuse (mais voir Bolnick et al., 2020; Thieltges & Reise, 2007; Vergara et al., 2013). 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 notamment en raison des traits de comportement et de l’hétérogénéité de l’environnement. Toutefois, ces aspects ont été fortement négligés dans les études empiriques en parasitisme. Chez les parasites aquatiques, une faible corrélation entre le niveau d’agrégation et la grandeur des échantillons a été montrée (Poulin, 2013). Une différence d’abondance de parasites entre les individus capturés par différents engins de pêche (senne et nasse) a également été remarqué par Wilson et al. (1993).



**Figure X.** Échelle d’organisation écologique d’intérêt dans les études en «disease ecology». Méta-analyse réalisée par Preston et al. (2016) comprenant les articles publiés de 1980 à 2013 disponibles sur Web Of Science. 20% des publications s’intéressaient à l’échelle individuelle, 8% à l’échelle populationnelle, 4% aux communautés et seulement 2% aux écosystèmes.

## 5.4. Concepts d’écologie spatiale

L’écologie spatiale est un domaine qui rassemble de nombreuses sphères de l’écologie telles que l’écologie animale/végétale, la génétique des populations, l’écologie des communautés et l’écologie du paysage dans leur contexte spatial (Fletcher & Fortin, 2018). L’intérêt fondamental de cette discipline est de comprendre les interactions en l’espace et la biodiversité, ainsi le fonctionnement des écosystèmes. En d’autres mots, les études d’écologie spatiale s’intéressent à comprendre les processus qui influencent la distribution des espèces et leur dynamiques, et comment ces processus agissent d’une échelle à l’autre (Cantrell et al., 2009; Fletcher & Fortin, 2018). Dans un cadre spatial, deux types de processus sont considérés : les processus endogènes, qui font référence à la dynamique intrinsèque des organismes et entre ceux-ci (e.g., migration, dispersion, compétition, variation génétique) et les processus exogènes, qui traient de la réponse des organismes à leur environnement (e.g., filtrage environnemental, climat, événements historiques)(Fletcher & Fortin, 2018). On appelle *patron* le caractère observable de la distribution des espèces ou de leurs dynamiques à un certain niveau d’organisation spatial qui est façonné par les processus endogènes et exogènes (Fletcher & Fortin, 2018). Les patrons spatiaux d’assemblage des communautés sont donc issus de processus stochastiques (événements aléatoires) et déterministes (mécanismes déterminés par des lois / de lien de causalité) et l’importance relative de ceux-ci peut varier en fonction de l’échelle spatiale considérée (Bolnick et al., 2020). Exemple.

Les facteurs et mécanismes qui exercent une pression similaire sur la distribution des espèces, à une échelle similaire, sont appelés *filtres (REF?)*. En raison de leur dépendance à un hôte, les espèces parasites subissent deux types de filtres supplémentaires en comparaison aux organismes à mode de vie libre : les filtres de rencontre («encounter filter») et les filtres de compatibilité (Combes, 2001). D’abord, les filtres de rencontre agissent pré-contact et rassemblent les aspects qui empêche le chevauchement spatiotemporel entre le parasite et son hôte. Par exemple, un poisson planctivore ne pourra jamais être infecté par un parasite de macroinvertébré qui doit être transmis trophiquement puisqu’il ne fait pas parti de son alimentation. Puis, les filtres de compatibilité quant à eux agissent post-rencontre et rassemblent les barrières morphologiques, physiologiques et génétiques de l’hôte qui déterminent le succès d’infection du parasite. Par exemple, une population peut être moins susceptible qu’une autre parce qu’elle a subi une plus grande pression de sélection par le parasite sur une longue période de temps (Weber et al., 2017).

[Mettre image bolnick]

Chez les parasites à cycle de vie complexe (qui requiert plusieurs hôtes), compléter un cycle complet demande un synchronisme spatiotemporel entre l’occurrence de chaque des hôtes et le bon stage de développement du parasite. Par exemple, chez *Uvulifer ambloplitis*, comme beaucoup d’autres trématodes (Digenea), le miracidium doit survivre assez longtemps et vivre dans un environnement où il rencontrer son premier hôte intermédiaire (escargot). Ensuite, la cercaire doit être en mesure de trouver son deuxième hôte intermédiaire (poisson) donc l’escargot et le poisson doivent vivre dans des milieux spatialement rapprochés. Finalement, la présence de l’hôte terminal (oiseau piscivore) doit être coordonnée avec la présence de la métacercaire chez une espèce faisant parti de la diète de celui-ci (Lemly & Esch, 1984b, 1984a). En réalité, déterminer l’influence relative propre à chaque type de filtre sur la prévalence et l’intensité d’infection dans les systèmes naturels n’est pas une tâche facile puisque leur importance varie non seulement dans l’espace, mais également d’un système hôte-parasite à l’autre (Kuris et al., 2007; Lagrue et al., 2011; Mathieu-Bégné et al., 2022; Resetarits & Byers, 2023).

## 5.5. Moteurs d’infection

Tel que mentionné précédemment, les processus qui déterminent la distribution des espèces et leurs dynamiques sont contraint dans un cadre spatial (Fletcher & Fortin, 2018). Dans le cadre d’une association hôte-parasite, les paramètres d’infection (e.g., abondance, intensité, prévalence) sont résultant de la dynamique entre les deux espèces donc, ultimement des processus qui les forgent. [FILTRES DE RENCONTRE] Cette section présente un survol des facteurs qui influencent les paramètres d’infection (i.e., moteurs d’infection) dans les écosystèmes d’eau douce, avec un intérêt particulier pour les infections d’helminthes (ou trématodes? Metazoan parasite in fish) chez les poissons. Pour des raisons de simplicité, les moteurs d’infection sont rassemblés en quatre catégories : les communautés biotiques, la qualité de l’eau, la structure d’habitat et les attributs spatiaux.

**[Biotique]** D’abord, chez les parasites à cycle de vie complexe, la dynamique d’infection chez les poissons (deuxième hôte intermédiaire) n’est pas indépendante des paramètres d’infection et de la dynamique spatiale des autres hôtes associés cycle de vie du parasite (premier hôte intermédiaire et hôte définitif). Par exemple, sous leurs stades aquatiques (miracidium, cercaire, métacercaire) la dispersion des trématodes Digenea est généralement limitée au système dans lequel ils se trouvent. En revanche, dans leur hôte définitive (oiseau ou mammifère), le potentiel de dispersion est beaucoup plus grand en raison des grandes distances que peuvent parcourir ces animaux. Les patrons d’infection à l’échelle régionale chez les poissons pourraient être partiellement influencés par l’abondance et le mouvement des espèces-hôte-définitif (Faltýnková et al., 2008). Chez les escargots, cette relation a été observée à quelques reprises (Byers et al., 2008; Hechinger & Lafferty, 2005; Smith, 2001). Par exemple, Byers et al. (2008) mentionnent que la prévalence de trématodes chez les escargots *Littorina littorea* serait principalement déterminée par l’abondance de mouettes (qui servent d’hôte définitif aux parasites). Toutefois, le manque de preuves empiriques qui lient les paramètres d’infection chez les poissons à la dynamique de l’hôte définitif demeure toujours (mais voir Ondračková et al., 2004). **[Infection et escargots]**

La communauté de poisson dans laquelle évolue un individu ou une population d’intérêt a également une incidence sur la dynamique d’infection. L’hypothèse d’effet de dilution prédit un effet négatif entre la biodiversité (d’hôtes et non-hôtes) et le risque d’infection dans une communauté (Keesing et al., 2006). Ahn & Goater (2021) ont testé cette hypothèse en laboratoire, et ont remarqué cet effet de dilution lorsque des poissons-hôtes cohabitaient avec des poissons-non-hôtes, mais que cet effet dépendait de l’espèce qui servait de moteur de dilution. En effet, la présence de compétiteurs peut causer dans changement comportementaux, notamment quant à l’utilisation d’habitat (Werner & Hall, 1977), ce qui pourrait expliquer des taux d’infection différents si la fenêtre d’infection est modifiée. Filion et al., (2019) ont également noté que le type de communauté (avec ou sans compétiteurs) était un bon prédicteur de l’abondance et la prévalence de deux genres de trématodes (*Crepidostomum* et *Apophallus*) chez l’omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Ce genre d’effet a également été observé chez des ectoparasites, où la prévalence et l’abondance de Monogenea diminuaient lorsque les poissons se trouvaient dans un groupe mélangé avec d’autres espèces (Dargent et al., 2013). La densité d’hôtes, strictement, serait aussi négativement associée à l’abondance de trématodes qui infecte deux espèces du genre *Lepomis* (Buck & Lutterschmidt, 2017), ce qui appuie un effet de dilution par diminution du taux de rencontre entre le parasite et son hôte.

**[Qualité de l’eau]** La qualité de l’eau (i.e., caractéristiques physico-chimiques et organiques de l’eau) peut également agir en tant que moteur d’infection dans les systèmes aquatiques. D’une part, ces facteurs peuvent agir indirectement en affectant la susceptibilité des poissons à l’infection. Par exemple, les poissons vivants dans des eaux polluées seraient davantage parasités, potentiellement en raison d’une diminution de leur immunocompétence (Poulin, 1992). En infectant expérimentalement des saumons Chinook (Oncorhynchus tshawytscha) avec une espèce de trématode, Jacobson et al. (2003) ont une mesuré diminution des fonctions immunitaires et cet effet était renforcée lorsque les poissons étaient injectés avec un mélange de biphényles polychlorés(BPC). D’autre part, la qualité de l’eau peut affecter directement les parasites, ce qui mènerait à des variations de niveau d’infection. Par exemple, plusieurs métaux lourds réduisent la longévité et l’infectivité des cercaires de trématodes (Pietrock & Marcogliese, 2003; Poulin, 1992). Également, les augmentations de température de l’eau (Ford et al., 1998; Pechenik & Fried, 1995), ainsi que les variations de pH (Ford et al., 1998) et de salinité (Donnelly et al., 1984; Ford et al., 1998) par rapport à la normal réduisent la survie et la durée de la période infectieuse, ce qui pourrait diminuer les niveaux d’infection chez les poissons. En effet, les stades libres des parasites aquatiques sont particulièrement sensibles aux conditions environnementales (MacKenzie et al., 1995). En revanche, certains paramètres physico-chimiques améliorent la longévité des cercaires comme la dureté de l’eau (Morley et al., 2001), ce qui pourrait augmenter les risques d’infection.

Quelques évidences empiriques de relations entre les paramètres d’infection et les paramètres de qualité de l’eau ont déjà été observées. Chez les anguilles d’Amérique (*Anguilla rostrata*), un faible pH est associé à une diminution de l’abondance de parasites (Marcogliese & Cone, 1997b). L’incidence de la maladie du point noir augmenterait en fonction du maximum de température journalier chez les saumons Coho en rivières (Cairns et al., 2005). La prévalence d’infection par des myxozoaires chez le méné à tache noire (*Notropis hudsonius*) augmente avec les concentrations en coliformes fécaux issus des effluents urbains (Marcogliese & Cone, 2001). Dans des étangs avec une augmentation de température de l’eau, la période de transmission des cercaire vers *Gambusia affinis* est plus longue ce qui altèrerait la prévalence et intensité d’infection (Aho et al., 1982; Camp et al., 1982). Dans le lac Constance, une augmentation de l’abondance d’un trématode *Diplostomum* sp. a été remarquée suite à l’eutrophisation du lac, potentiellement en raison à une augmentation de végétation et d’escargots (Hartmann & Nümann, 1977).

**[Structure d’habitat]** Bien que les caractéristiques morphométriques des lacs soient reconnues comme importante dans la structure des communautés aquatiques (), peu d’études se sont intéressées à leurs effets sur les parasites de poissons. Toutefois, l’aire du lac serait corrélée à la composition de la communauté de parasites chez les hybrides *Lepomis macrochirus* X *Lepomis cyanellus* (Zelmer & Campbell, 2011) et, avec la prévalence et abondance de trématodes *Apophallus* sp. chez l’omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*)(Filion et al., 2019). Plusieurs études soulèvent une différence du niveau d’infection entre la zone littorale et pélagique des lacs favorisant cette première (e.g., Arostegui et al., 2018; Marcogliese et al., 2001; Ondračková et al., 2004). Ces différences ont notamment été associées aux eaux peu profondes et aux zones de végétation denses (Marcogliese et al., 2001; Ondračková et al., 2004), suggérant que la structure de l’habitat est un élément important dans la dynamique d’infection en milieu aquatique. Grutter (1998) a également noté une importante différence dans l’abondance et de prévalence d’infection d’une espèce monogène (*Benedenia* sp.) chez *Hemigymnus melapterus* entre deux environnements récifaux (l’un plat, l’autre pentu). De plus, Mathieu-Bégné et al., (2022) soulignent plusieurs relations constantes, mais non-linéaires, entre le taux d’infection et les variables environnementales telles que la granulométrie du substrat et la vélocité du courant. Krueger et al. (2006) associent également un risque d’infection plus élevé aux chenaux à sédiments fins (argile et limon) et à plus basse température qu’à leur contraire. En rivière, la prévalence et sévérité d’infection par *Myxobolus cerebralis* (Myxozoa) seraient plus importante dans le zone de faible courant (Hallett & Bartholomew, 2008).

**[Attributs spatiaux** – élévation, bassin versant, connectivité] Certains attributs spatiaux sont de bons prédicteurs des dynamiques d’infection à grande échelle. Par exemple, pour plusieurs espèces de trématodes, la distribution spatiale d’abondance s’accorde avec la théorie du «river continuum», augmentant d’amont vers l’aval de la rivière (Blasco-Costa et al., 2013). Par contre, les populations de parasites qui utilisent des hôtes aquatiques et terrestre dans leur cycle de vie seraient moins strucutrés dans l’espace (voir Criscione & Blouin, 2004 dans blasco-costa et al., 2013).

## 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; C. 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 ?] Filion et al., 2019

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