

Parasitisme, biodiversité et biologie de la conservation

C. LEBARBENCHON ^(a), (b), R. POULIN ^(c), F. THOMAS ^(a)

1. Parasitisme et compétition apparente 231
2. Parasitisme, stabilité de l'écosystème et effets en cascade 236
3. Parasites et organismes ingénieurs des écosystèmes 238
4. Traits d'histoire de vie et coexistence 243
5. Espèces invasives 244
6. Parasitisme et diversité intraspécifique 248
7. Parasitisme et conservation 249

^a GEMI, UMR CNRS/IRD 2724, IRD, 911 Avenue Agropolis, BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5. Camille.Lebarbenchon@mpl.ird.fr

^b Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles.

^c Department of Zoology, University of Otago, P.O. Box 56, Dunedin, New Zealand

Introduction

La diversité biologique, ou biodiversité, est la variété et la variabilité de tous les organismes vivants. Ceci inclut la variabilité génétique à l'intérieur des espèces et de leurs populations, la variabilité des espèces et de leurs formes de vie, la diversité des complexes d'espèces associées et de leurs interactions, et enfin celle des processus écologiques que les organismes influencent ou dont ils sont les acteurs. À côté de la systématique et de la phylogénie qui décrivent et ordonnent la diversité du vivant, l'écologie des populations et des communautés figure parmi les disciplines de prédilection des écologues dans l'étude dynamique de la biodiversité.

De nombreux facteurs influencent la structure et la diversité des assemblages d'espèces (Barbault, 1995 ; Blondel, 1995). Parmi eux, les caractéristiques physiques de l'environnement jouent indéniablement un rôle majeur : d'une façon générale, la richesse et la diversité des espèces sont corrélées positivement avec la complexité structurale des biotopes (Barbault, 1981). Cependant, si la structure physique du milieu a bel et bien une influence décisive sur l'organisation des peuplements, elle constitue aussi le « décor » où interviennent d'autres phénomènes d'importance tout aussi majeure, tels que les perturbations (incendies, tempêtes, sécheresses, etc.), les processus d'extinction / colonisation ainsi que les interactions entre espèces (compétition, prédation, parasitisme, mutualisme). Comparées aux interactions impliquant des organismes libres (*i.e.*, la compétition, la prédation), celles impliquant des parasites ont longtemps été oubliées par les écologues. Dans ce Chapitre, nous présentons les principaux mécanismes par lesquels les parasites affectent les assemblages d'espèces, la stabilité des écosystèmes et la variabilité intraspécifique. Nous discutons l'implication de ces connaissances en biologie de la conservation.

1. Parasitisme et compétition apparente

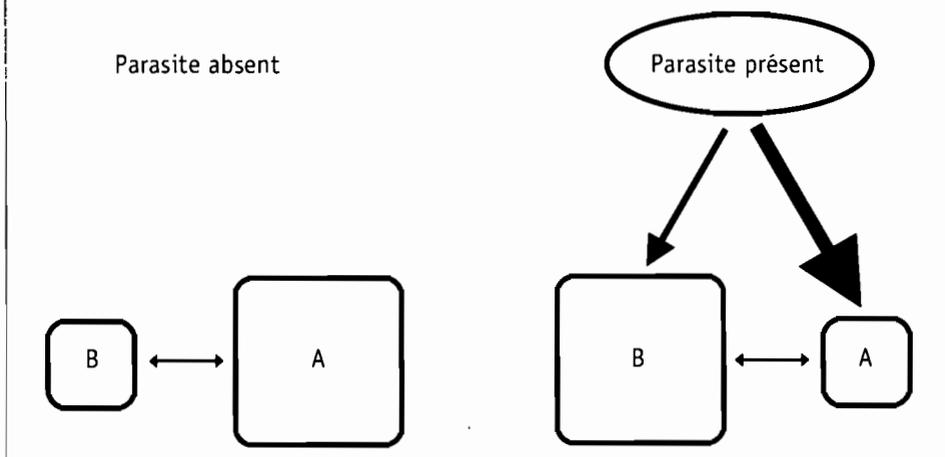
1.1 Mécanisme général

Il y a compétition interspécifique par exploitation lorsque plusieurs organismes utilisent des ressources communes présentes en quantité limitée. Dans ce cas, le taux de croissance d'une ou plusieurs espèces est diminué suite à l'exploitation d'une même ressource limitée par une ou plusieurs autres espèces. Lorsque les ressources communes ne sont pas en quantité limitante, les organismes en concurrence peuvent aussi se nuire. Dans ce cas, la compétition est dite par interférence. Il y a alors exclusion active d'une espèce par une autre. Depuis longtemps les écologues savent que les interactions entre deux populations ou espèces peuvent être influencées par une espèce tierce. Ce phénomène, que l'on peut qualifier « d'arbitrage », est par exemple bien connu avec les prédateurs. Lorsque plusieurs espèces sont en compétition pour la même ressource, il arrive fréquemment que la coexistence du cortège d'espèces résulte en fait de l'action des prédateurs. En effet, les prédateurs s'attaquent souvent aux proies les plus abondantes, et vont du même coup limiter la démographie des espèces les plus compétitives. Ce phénomène permet aux espèces les moins compétitives de ne pas être éliminées. On parle alors de compétition apparente entre les espèces proies concernées. Nous verrons dans cette première partie que les parasites peuvent, au même titre que les prédateurs, jouer le rôle d'arbitre dans les cortèges d'espèces en compétition.

L'inégalité devant le parasitisme existe à tous les niveaux d'organisation biologique : entre individus d'une même population, entre sexes, populations, espèces, etc. Ces différences peuvent s'exprimer au travers des caractéristiques de l'infestation (prévalence, abondance, intensité) et/ou au travers des troubles pathologiques associés. Lorsque deux espèces A et B sont en compétition pour les mêmes ressources de l'écosystème et qu'un parasite affecte principalement la valeur sélective de l'espèce A, cette dernière est désavantagée vis-à-vis de l'espèce B (Figure 7-1, page suivante). Lorsque l'espèce B est réfractaire à l'infestation, la régulation différentielle par le parasite donne un avantage à B vis-à-vis de A dans la compétition par exploitation. Lorsque l'espèce B est tolérante, c'est-à-dire qu'elle héberge le parasite en subissant des dommages moins accentués que l'espèce A, la compétition peut être considérée par interférence : l'espèce B nuit à l'espèce A soit directement en lui transmettant la maladie (parasite contagieux), soit indirectement en favorisant la réalisation d'un cycle parasitaire dont les formes infestantes rencontreront tôt ou tard des individus de l'espèce A. En fonction du rapport de force initial (en l'absence de parasite) entre les espèces concurrentes, et de l'intensité de la variance dans la susceptibilité au parasite (inégalité

FIG. 7.1 | Parasitisme et compétition apparente

Lorsque le parasite est absent dans l'écosystème, l'espèce A est plus compétitive que l'espèce B. Cependant, du fait d'une plus grande susceptibilité à l'infection comparée à l'espèce B, l'issue de la compétition est modifiée lorsque le parasite est présent. La taille des carrés représente l'abondance de chacune des espèces dans la communauté et l'épaisseur des flèches l'intensité des interactions entre les différentes espèces.



devant la parasitose), il est possible de rencontrer toutes les situations: exclusion de l'espèce dominante ou dominée ou coexistence des deux taxons.

Les effets directs ou sous-jacents de ce type d'interaction peuvent significativement affecter la structure des communautés, la viabilité des espèces au sein d'une communauté ou encore la capacité à être colonisé par des espèces allochtones (Combes, 1995). Les effets sur la biodiversité peuvent ainsi être positifs ou négatifs. Par exemple, un parasite qui infecte différentes espèces hôtes de manière fréquence / dépendance, ou bien un parasite qui va préférentiellement affecter un hôte qui est, d'un point de vue compétitif, supérieur aux autres espèces, va permettre le maintien de la diversité des espèces hôtes. Dans ces situations, il convient de considérer le parasite en question comme une espèce « clé de voûte », qui maintient, par sa présence et ses effets, la diversité spécifique dans les écosystèmes. Le cas inverse est également envisageable, c'est-à-dire que le parasite peut être défavorable au maintien de la biodiversité s'il s'attaque préférentiellement à l'espèce compétitivement plus faible, pouvant alors, dans le cas extrême, entraîner l'extinction locale de l'espèce hôte (Combes, 1996). Les espèces phylogénétiquement proches, c'est-à-dire étroitement apparentées d'un point de vue évolutif, sont généralement plus susceptibles à une infection par la même espèce de parasite. De ce fait, l'influence du parasite sur l'issue de la compétition entre deux

hôtes est plus prononcée lorsqu'ils sont phylogénétiquement proches (Freeland, 1983; Holt et Pickering, 1985).

1.2 Exemples

Il existe de nombreux exemples d'arbitrages parasitaires : nous ne présentons ici qu'un simple échantillon ! Les travaux de T. Park en 1948 furent les premiers à montrer expérimentalement que les parasites pouvaient modifier l'issue de la compétition entre deux espèces hôtes. Le travail de T. Park portait sur les interactions entre deux espèces de coléoptères ténébrionidés (*Tribolium castaneum* et *T. confusum*). Lorsque ces deux espèces sont maintenues ensemble en captivité *T. confusum* est amené la plupart du temps à l'extinction, suggérant que *T. castaneum* possède un avantage compétitif sur l'autre espèce. Cependant, lorsqu'un parasite est ajouté dans le même environnement (le sporozoaire *Adelina tribolii*), la tendance inverse est observée : *T. confusum* apparaît comme un meilleur compétiteur. *T. castaneum* est tout simplement plus vulnérable au parasite que *T. confusum*, et ce phénomène à lui seul conduit à une inversion de l'issue de la compétition entre les deux coléoptères. De façon tout aussi intéressante, les travaux de T. Park repris en 1998 par G. Yan et ses collaborateurs montrent que ce scénario peut être modifié si l'on remplace *A. tribolii* par un autre parasite, le cestode *Hymenolepis diminuta*. En effet, l'hôte le plus sensible à ce cestode est cette fois *T. confusum*. Quand le parasite et les deux espèces de coléoptères sont maintenus ensemble, *H. diminuta* permet à *T. castaneum* d'être encore plus compétitif en conduisant *T. confusum* plus rapidement à l'extinction. L'issue de la compétition entre ces deux coléoptères est donc totalement influencée par les espèces de parasites présentes.

Les mécanismes intervenant dans la compétition apparente ne se limitent pas aux phénomènes de mortalité différentielle, ils peuvent aussi se situer au niveau de la fécondité des hôtes. Le ver nématode *Howardula aoronymphium* réduit à zéro la fécondité de la drosophile *Drosophila putrida* et de 50% celle de *D. falleni* (Jaenike, 1992). Comme précédemment, l'issue de la compétition est inversée dans les élevages mixtes où le parasite est présent (Jaenike, 1995).

Dans de nombreuses associations hôte-parasites, la pathologie liée à l'infection se traduit par un affaiblissement général des individus parasités. Dès lors que les prédateurs exploitent en partie les individus malades, une susceptibilité différentielle entre deux espèces hôtes peut alors conduire à une prédation préférentielle sur l'espèce sensible. Les travaux de R.C. Anderson (1972) ont montré que le nématode *Protostrongylus tenuis* était à l'origine de graves troubles neurologiques chez de nombreuses espèces d'ongulés, à l'exception du cerf de Virginie. Cette différence de susceptibilité joue un rôle majeur sur la distribution spatiale et

l'abondance des différentes espèces. Le désavantage sélectif des espèces sensibles a été attribué d'une part aux conséquences directes de la pathologie et d'autre part à une prédation plus élevée sur ces populations.

Dans certaines situations, la prédation de l'hôte est une condition indispensable à la réalisation du cycle par le parasite. Il existe en effet de nombreux parasites ayant un cycle parasitaire dit complexe, ou hétéroxène (impliquant plusieurs hôtes successifs), avec une transmission dite trophique, c'est-à-dire que le parasite se transmet d'un hôte à un autre à la faveur d'un événement de prédation. Depuis le début des années 1970, on sait que bon nombre de ces parasites sont capables de manipuler le comportement des hôtes dans un sens qui augmente les risques de prédation par les prédateurs ciblés comme hôtes définitifs. Ces changements comportementaux s'inscrivent parmi les nombreux mécanismes dits de « favorisation » (cf. Combes, 1991) mis en place au cours de l'évolution des parasites et qui permettent d'augmenter les probabilités de transmission dans les cycles parasitaires. Ce phénomène est expliqué en détail dans le Chapitre 5. Ces manipulations parasitaires peuvent être à l'origine de profondes inégalités quant au risque de prédation entre espèces proches. L'exemple présenté dans l'Encadré 7-1 illustre ce phénomène.

Cet exemple montre également comment on peut détecter le rôle de médiateur des parasites sur le terrain. En effet, lorsque le mécanisme impliqué dans la compétition apparente est une mortalité différentielle suite à l'infection, des méthodes d'études indirectes (détaillées dans le Chapitre 1) basées sur la distribution des charges parasitaires dans la population d'hôtes peuvent être d'une grande utilité (Anderson et Gordon, 1982; Rousset et coll., 1996; Encadré 7-1).

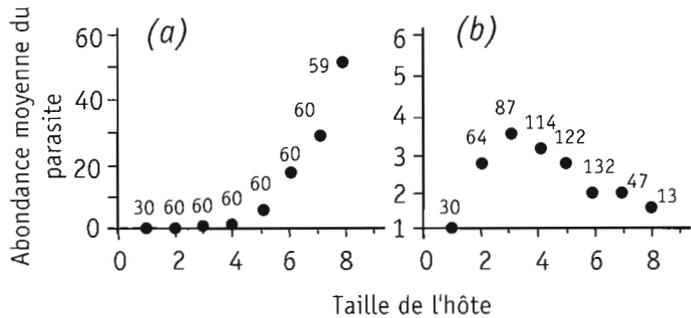
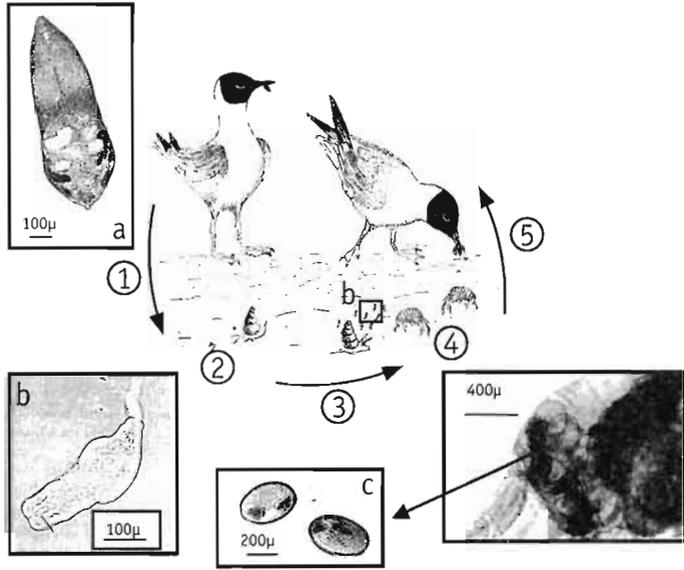
Les parasitoïdes (Chapitre 8) sont également capables d'intervenir dans des processus de compétition apparente. T. Boulétreau et ses collaborateurs (1991) ont montré que la coexistence en captivité de *Drosophila melanogaster* et *D. simulans* n'est possible et stable que lorsque le parasitoïde *Leptopilina bouhardi* (cynipidé) est présent. La préférence du parasitoïde pour *D. melanogaster* serait responsable de ce phénomène.

Les répercussions de l'arbitrage parasitaire sur la biodiversité dans l'écosystème sont d'autant plus importantes que l'espèce la plus affectée par le parasite est compétitive. Les travaux d'A.M. Ayling (1981) en zone intertidale illustrent ce phénomène. Le développement extrême de certaines éponges conduit localement à l'élimination totale des autres espèces d'invertébrés vivant dans ce biotope. Toutefois, dans certains secteurs, on distingue des zones où l'éponge est morte suite à l'infection par un champignon spécifique. Dans ces trouées, tout un cortège d'espèces d'invertébrés s'installe.

Bien que nous n'ayons retenu ici que quelques exemples, il existe à présent un grand nombre d'études démontrant, ou suggérant, que les parasites jouent des rôles d'arbitrages significatifs dans les écosystèmes. Pour beaucoup d'écologues, la conclusion est claire : l'arbitrage parasitaire est une interaction d'importance tout aussi majeure dans les écosystèmes que la compétition directe ou la prédation.

ENCADRÉ 7.1 L'étude de F. Thomas et ses collaborateurs (1995) a permis de mettre en évidence les effets différentiels d'un parasite manipulateur (le trématode *Microphallus papillorobustus*) sur la survie de deux hôtes coexistant dans les lagunes d'eau saumâtre du sud de la France (*Gammarus insensibilis* et *G. aequicauda*)

Au stade adulte (a), *M. papillorobustus* se reproduit dans le tube digestif de son hôte définitif, un oiseau d'eau. Les œufs, évacués par les fèces ①, éclosent en larves ciliées (miracidium) et infectent par voie trophique un mollusque aquatique du genre *Hydrobia* ②. En évoluant en sporocyste, ils provoquent la castration de leur hôte intermédiaire. Les cercaires (b), issues d'une multiplication asexuée, quittent alors le mollusque pour leur second hôte intermédiaire: *Gammarus insensibilis* ou *G. aequicauda* ③. Les cercaires pénètrent dans le gammarus au niveau de la cuticule branchiale. Ils s'enkystent ensuite en métacercaires (c) au niveau des ganglions cérébroïdes ④. Les gammares porteurs de métacercaires cérébrales, vulgairement appelés «gammares fous» présentent des troubles comportementaux majeurs (nage en surface, hyperactivité, attirance pour la lumière) comparé aux gammares sains (vie en profondeur). Ces troubles rendent l'hôte plus vulnérable à la prédation par les oiseaux d'eau ⑤.



F. Thomas et ses collaborateurs ont mesuré l'abondance moyenne du parasite en fonction de plusieurs classes de tailles des hôtes *G. aequicauda* (a) et *G. insensibilis* (b). La valeur inscrite au dessus de chaque point correspond au nombre d'individus testés pour chaque classe de taille ou d'âge (l'âge des individus étant déterminé par la taille). Chez *G. aequicauda*, l'abondance moyenne du parasite augmente progressivement avec la taille de l'hôte (a). Pour *G. insensibilis* en revanche, la valeur maximale de l'abondance moyenne du parasite est enregistrée pour des tailles intermédiaires (b). Ces résultats montrent que pour la même espèce de parasite deux types d'infections existent en fonction de l'hôte. R.M. Anderson et D.M. Gordon (1982) (cf. Chapitre 1) ont montré que lorsque le taux de mortalité de l'hôte est indépendant de la charge parasitaire, l'acquisition de parasite de manière continue tend à augmenter l'abondance dans les classes d'âge élevées. Inversement, lorsque la charge parasitaire et le taux de mortalité sont corrélés positivement, l'abondance maximale apparaît pour des classes d'âge intermédiaires et diminue ensuite pour des classes plus élevées. Nous retrouvons ces patrons chez les deux espèces de crustacés : *G. insensibilis* est plus vulnérable à l'infection que *G. aequicauda*. Cependant *G. insensibilis* ayant un meilleur succès reproducteur, sa plus grande vulnérabilité à l'infection est compensée. Dans ce contexte, le parasite *M. papillorobustus* peut être considéré comme une espèce « clé de voûte » en favorisant la diversité et la coexistence de ces deux espèces hôtes.

Thomas, F., Renaud, F., Rousset, F., Cézilly, F. et De Meeüs, T. (1995). Differential mortality of two closely related host species induced by one parasite. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* **260**: 349-352.

2. Parasitisme, stabilité de l'écosystème et effets en cascade

Lorsqu'un parasite est localement responsable du déclin d'une ou plusieurs espèces (au travers d'effets sur la survie et/ou sur la fécondité des hôtes), les conséquences peuvent se ressentir non seulement sur la communauté des compétiteurs, mais aussi sur celle des proies et des prédateurs. Par exemple, si l'espèce affectée par le parasitisme est un prédateur, on peut dans certains cas assister à l'explosion démographique de proies normalement régulées par ce prédateur. De telles explosions démographiques constituent des risques importants de déstabilisation de l'écosystème à cause de processus en cascade, avec bien souvent à la clé des effets négatifs sur la biodiversité. Un exemple spectaculaire de ce phénomène est illustré par l'**épizootie** de gale sarcoptique (infection de la peau due à l'acarien *Sarcoptes scabiei*) qui a décimé les populations de renards en Scandinavie. À la suite du déclin de ces populations de prédateurs, les populations des proies (rongeurs) que ces renards avaient l'habitude de consommer ont été fortement perturbées.

Un autre exemple concerne l'introduction du virus de la myxomatose en Grande-Bretagne qui a entraîné un rapide déclin des populations de lapin, et fût à l'origine de modifications importantes de la végétation puis des cortèges d'invertébrés et de vertébrés des biotopes concernés. Tout aussi spectaculaire est le cas de l'arrivée de la graphiose en Grande-Bretagne. Cette maladie qui touche les ormes agit par l'intermédiaire d'un champignon (*Ophiostoma ulmi*) transmis par un insecte, le scolyte. Au fur et à mesure que les arbres furent décimés, la disponibilité des habitats pour beaucoup d'espèces d'oiseaux diminua fortement. Par contre, l'abondance d'arbres morts permit l'émergence de grandes quantités de larves de coléoptères utilisées comme ressources par d'autres espèces d'oiseaux. À côté des cas d'introductions de parasites, leur disparition, lorsqu'ils sont normalement présents, peut aussi être à l'origine de perturbations majeures dans un écosystème. L'un des exemples les plus célèbres d'un tel phénomène est l'épidémie de peste bovine en Afrique de l'Est (Plowright, 1982; Dobson, 1995a, b). Cette maladie virale extrêmement infectieuse (due à un virus du genre *Morbillivirus*) peut décimer des populations entières de bovins; de buffles et bien d'autres espèces sauvages (gnous, phacochères, etc.). Des efforts importants ont été réalisés pour tenter d'éradiquer ce virus. Bien qu'il ne touche pas directement l'être humain, le virus a causé des famines diffuses et infligé de graves dégâts économiques et sociaux dans les régions qui dépendent du bétail pour la viande, les produits laitiers et la traction animale. Dans les années 1950, un vaccin relativement efficace a été mis au point. Bien que seul le bétail ait été vacciné, on assista à une réponse remarquable puisque la maladie disparut de la faune sauvage (ce qui implique que le principal réservoir était le bétail). Dans le parc du Serengeti, la population de gnous passa alors de 200 000 à 1,5 millions, celle des buffles fut multipliée d'un facteur 4 à 5 avec une forte extension de leur aire de distribution. Cette augmentation fulgurante des populations d'ongulés s'accompagna d'une forte croissance des populations de carnivores, en particulier des lions et des hyènes. En parallèle, l'augmentation de la pression de prédation fut préjudiciable aux antilopes. Les changements dans les communautés d'herbivores se sont accompagnés de modifications de la végétation. Quant aux chiens sauvages, ils virent leur population s'éteindre, visiblement à la suite de la compétition avec les hyènes. Face à la déstabilisation complète que l'élimination du virus a entraînée, il ressort clairement que ce virus était une espèce clé dans l'écosystème. Même si en termes de biomasse le poids total du virus est insignifiant, les effets qu'il entraîne sont majeurs.

3. Parasites et organismes ingénieurs des écosystèmes

3.1 Les ingénieurs des écosystèmes

Le terme «ingénieur de l'écosystème» a été introduit par C.G. Jones et ses collaborateurs (1994) pour définir les organismes, végétaux ou animaux, qui modulent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour les autres espèces, en causant des changements physiques du matériel biotique ou abiotique (Jones et coll., 1994, 1997). Certaines espèces peuvent changer le milieu par leur propre structure physique : on parle alors d'ingénieurs autogènes. Par exemple, les arbres au cours de leur croissance génèrent naturellement des cavités qui procurent de l'habitat pour d'autres organismes, tels les insectes ou les oiseaux. Certaines espèces sont aussi capables de transformer le matériel vivant ou non vivant, d'un état A à un état B (on parle alors d'espèces ingénieurs allogènes), l'état B constituant une ressource pour d'autres organismes. Par exemple, de nombreuses espèces de pics font, comme chacun le sait, passer les arbres d'un état A « non troué » à un état B « troué », et l'état B est utilisé là encore comme habitat par bon nombre d'oiseaux, chauves-souris, insectes, etc. Les deux types d'ingénieurs modifient, maintiennent, ou créent de l'habitat dans les écosystèmes (Jones et coll., 1994). Contrairement aux espèces dites « clés de voûte », les espèces dites ingénieurs n'ont pas forcément un rôle positif sur la biodiversité. En d'autres termes, le passage de l'état A à l'état B n'est pas forcément favorable au maintien de la diversité (voir Jones et coll., 1994 pour plus de détails). Quoi qu'il en soit, on s'aperçoit que le label d'« ingénieur » (auto – ou allo-gène) renvoie toujours à des traits phénotypiques des organismes (taille, comportement, morphologie, etc.). Dans la mesure où les parasites peuvent modifier les traits phénotypiques chez leurs hôtes (Chapitre 5), on comprend alors facilement qu'ils puissent interférer avec les processus d'ingénierie. Au travers de ces interactions, les parasites peuvent directement influencer les fonctions d'ingénieur de leurs hôtes, ou bien agir eux-mêmes comme ingénieurs (Thomas et coll., 1999a). La Figure 7-2 représente, de façon théorique, les différentes interactions possibles entre les traits phénotypiques d'un hôte, ceux que les parasites altèrent et ceux potentiellement impliqués dans des processus d'ingénierie.

3.2 Infection d'un organisme ingénieur de l'écosystème

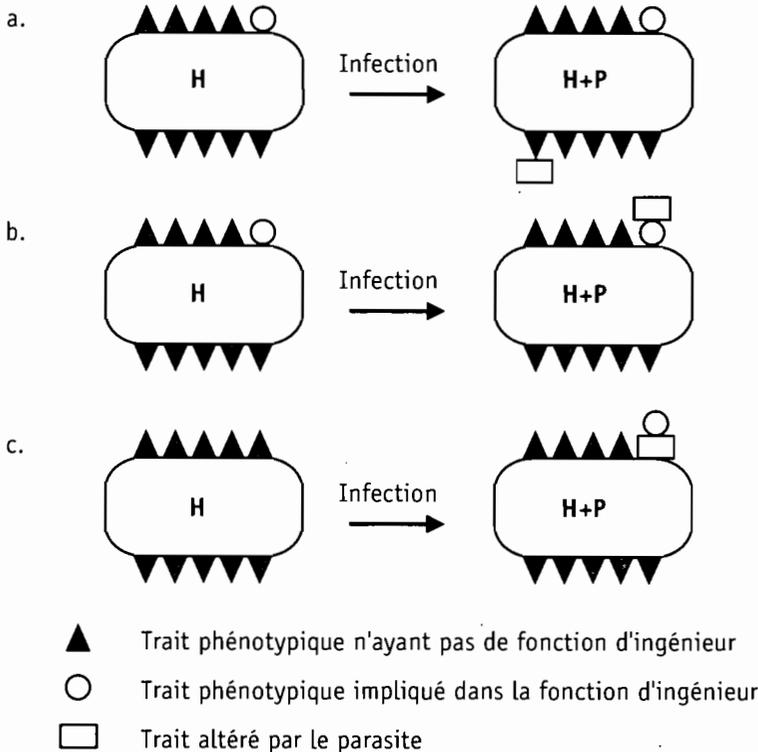
L'infection d'un organisme, ayant une fonction d'ingénieur dans l'écosystème, n'a pas forcément de conséquences sur le reste de la communauté. Le trait modifié

FIG. 7.2 Interactions possibles entre les traits phénotypiques de l'hôte (H), ceux altérés par la présence du parasite (P), et ceux impliqués dans le rôle d'ingénieur de l'hôte (Thomas et coll., 1999)

a. L'infection d'un organisme opérant une fonction d'ingénieur n'a pas de conséquence sur la communauté si le trait modifié n'est pas directement impliqué, ou en relation étroite, avec cette fonction.

b. Le parasite altère un trait de l'hôte directement impliqué dans une fonction d'ingénieur.

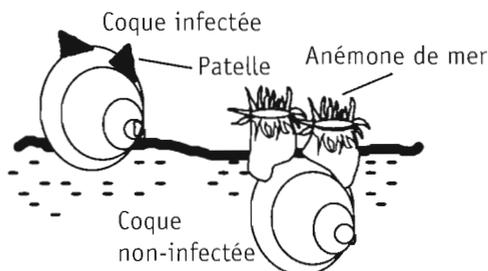
c. En altérant un trait qui n'a pas de fonction d'ingénieur, le parasite crée un habitat qui donne une fonction d'ingénieur qui n'existait pas avant.



par le parasite peut très bien ne pas avoir de lien avec une fonction d'ingénieur, comme illustré dans la Figure 7-2 a. Dans d'autres situations, le parasite peut altérer un (ou plusieurs) trait(s) de l'hôte directement impliqué(s) dans une fonction d'ingénieur (Figure 7-2 b). Dans ces situations, les parasites vont indirectement influencer la communauté. Par exemple, beaucoup d'espèces ont un rôle d'ingénieur auto-gène car ils apportent, de par leur développement, un espace exploitable pour d'autres espèces (arbres, coquilles de mollusques marins, etc.). Tout parasite changeant les caractéristiques de cet habitat, par exemple en perturbant la croissance de

l'hôte qu'il infecte (réduction ou bien gigantisme), aura indirectement des conséquences sur la communauté d'épibiontes. Dans le même ordre d'idée, une conséquence classique de nombreuses infections est une baisse d'activité. En réduisant l'activité de son hôte, un parasite peut avoir un impact sur le rôle d'ingénieur de ce dernier (par exemple chez les castors ou les pics, Jones et coll., 1997). Les parasites gastro-intestinaux d'herbivores peuvent, en altérant l'appétit de leurs hôtes, avoir un effet indirect sur les communautés de végétaux. En modifiant le phénotype comportemental de leur hôte d'un état à un autre, un parasite peut créer une nouvelle ressource ou un nouvel habitat pour d'autres espèces. L'association entre la coque *Austrovenus stutchburyi*, le parasite *Curtuteria australis* (trématode) et différents invertébrés se servant de la surface de la coque comme substrat illustre ce type d'interactions (Encadré 7-2; Thomas et coll., 1998; Mouritsen et Poulin, 2005).

ENCADRÉ 7.2 *Austrovenus stutchburyi* est une espèce de coque que l'on rencontre sur les rivages abrités de Nouvelle-Zélande, juste sous la surface du sédiment. Cette espèce peut être considérée comme un ingénieur autogène puisque sa coquille constitue un habitat sur lequel des invertébrés peuvent se fixer (patelles, anémones, etc.)



Le parasite *Curtuteria australis* est un trématode manipulateur qui utilise *A. stutchburyi* comme hôte intermédiaire. Ce parasite termine son cycle dans un huitrier-pie comme hôte définitif. Les travaux de F. Thomas et R. Poulin (1998) montrent que *C. australis* favorise sa transmission vers l'oiseau en altérant le comportement de la coque, rendant cette dernière incapable de s'enfouir dans le sédiment comme le font les coques saines.

Cette modification du comportement des coques par le parasite est aussi équivalente à une création d'habitat pour les invertébrés vivant sur la coquille d'*A. stutchburyi* (e.g. anémones de mer et patelles). En raison des différences écologiques importantes entre la vase et le sédiment lui-même, on assiste à une ségrégation spatiale des invertébrés sur les deux types de substrats en fonction de leur aptitude à tolérer ou non les nouvelles conditions écologiques. Sachant que dans les sites non parasités toutes les espèces d'invertébrés sont en compétition pour l'espace sur les coquilles des *A. stutchburyi* enfouies, le parasitisme permet localement une meilleure coexistence des différentes espèces en diversifiant la nature des habitats disponibles (Thomas et coll., 1998). Cet exemple montre comment le parasite *C. australis* opère une fonction d'ingénieur allogène en modifiant son hôte d'un état physique (vie enfouie) à un autre (vie en surface).

Par la suite, les recherches de K.N. Mouritsen et R. Poulin (2005) ont montré que les coques parasitées avaient aussi un rôle sur la biodiversité locale en agissant sur la nature du sédiment. Pour des densités moyennes de coques en surface, la diversité de taille des particules du sédiment est maximale et on observe un pic de diversité spécifique dans le cortège d'espèces invertébrés (crustacés, annélides, etc.).

Mouritsen, K.N. et Poulin, R. (2005). Parasites boosts biodiversity and changes animal community structure by trait-mediated indirect effects. *Oikos* **108**: 344-350.

Thomas, F. et Poulin, R. (1998). Manipulation of a mollusc by a trophically transmitted parasite: convergent evolution or phylogenetic inheritance? *Parasitology* **116**: 431-436.

Thomas, F., Renaud, F., De Meeüs, T., et Poulin, R. (1998). Manipulation of host behaviour by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone? *Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* **265**: 1091-1096.

3.3 Les parasites comme ingénieurs

En altérant un trait particulier de l'hôte, un parasite peut être responsable de la création d'un habitat, c'est-à-dire qu'il va générer chez l'hôte une fonction d'ingénieur qui n'existait pas auparavant (Figure 7-2 c). Ce cas de figure se retrouve par exemple dans l'association entre le crabe *Carcinus maenas* et le parasite *Sacculina carcini* (crustacé), où le parasite a pour effet de stopper la mue de son hôte. Comparée aux crabes non infectés qui muent régulièrement, la carapace du crabe parasité devient cette fois un substrat stable, qui permet à de nombreux organismes de s'y fixer.

Il est rare dans la nature qu'un organisme libre soit infecté par une seule espèce de parasite. Dans ce contexte, tout parasite qui change les caractéristiques (physiologiques, comportementales, etc.) de son hôte, modifie du même coup les propriétés écologiques de l'habitat des autres parasites. Par exemple, l'une des contraintes les plus importantes que rencontrent les parasites lorsqu'ils tentent de s'établir dans un hôte est la réaction de défense de ce dernier (cf. le système immunitaire chez les vertébrés). Les parasites responsables d'immuno-suppression contrôlent la disponibilité des ressources pour un grand nombre d'autres espèces parasites. Le triste exemple du VIH (Virus de l'Immunodéficience Humaine) est là pour nous rappeler à quel point ce phénomène est lourd d'implications sur les possibilités d'installation de communautés de pathogènes.

Comme évoqué précédemment, ainsi que dans le Chapitre 5, de nombreux parasites sont capables de manipuler le comportement de leurs hôtes pour favoriser

leur transmission vers un prédateur hôte définitif. Pour l'ensemble des parasites qui partagent ce même hôte, ce phénomène est loin d'être anodin ! L'infection de l'hôte par un parasite « manipulateur » (cf. Chapitre 5) peut être vue comme un acte d'ingénierie faisant passer les hôtes d'un état A « à faible risque de prédation » à un état B « à fort risque de prédation ». En fonction des intérêts partagés, ou au contraire divergents, entre les parasites, la sélection naturelle a favorisé l'évolution de différentes stratégies chez les parasites. Lorsqu'un parasite non-manipulateur finit son cycle dans le même hôte définitif que le parasite manipulateur, les hôtes à phénotype B (c'est-à-dire déjà manipulés) sont plus intéressants à infecter que ceux à phénotype A (c'est-à-dire à comportement normal). En effet, en ciblant des hôtes à phénotype B, le parasite non-manipulateur pourra bénéficier du mécanisme de transmission mis en place par le parasite manipulateur, sans avoir à en payer le coût énergétique. Cette stratégie « pirate » de transmission a été nommée « auto-stop » (Thomas et coll., 1997). On la rencontre par exemple au sein des communautés de trématodes infectant les gammares¹ dans les lagunes saumâtres du sud de la France. Le trématode *Microphallus papillorobustus* est, comme nous l'avons mentionné précédemment (cf. Encadré 7-1), un parasite manipulateur puisqu'il amène les gammares parasités (second hôte intermédiaire, le premier étant un mollusque du genre *Hydrobia*) vers la surface, là où le risque de prédation par les oiseaux aquatiques est élevé. Le trématode *Maritrema subdolum* a le même cycle parasitaire, utilisant les mêmes hôtes et dans la même séquence, mais il n'est pas capable de manipuler le comportement du gammare. Les travaux de F. Thomas et ses collaborateurs (1997) montrent que les larves infestantes de *Maritrema subdolum* ont toutefois un trait comportemental leur permettant de cibler préférentiellement les gammares « fous » : en nageant dans la colonne d'eau, elles rencontrent statistiquement plus souvent des gammares photophiles (c'est-à-dire déjà manipulés) que photophobes (c'est-à-dire sains). Dans les mêmes gammares, on rencontre un autre occupant, le nématode *Gammarinema gammari*. Il s'agit plutôt d'un résidant car, cette fois, ce ver est un parasite du gammare et ne possède pas d'oiseaux aquatiques dans son cycle. Il y a du coup un conflit d'intérêt entre ce nématode et le trématode manipulateur. Les travaux de F. Thomas et de ses collaborateurs (2002) suggèrent l'existence d'un évitement des gammares « fous » par le nématode, et même d'un « sabotage » : les gammares manipulés hébergeant des nématodes ont des modifications de comportement atténuées comparés à ceux n'ayant pas de nématodes. Il ressort clairement de ces travaux que les parasites capables de modifier le comportement de leurs hôtes influencent la structure des communautés de parasites exploitant le même hôte. De façon remarquable, les réponses observées en retour sont d'ordre évolutif.

¹ Petits crustacés aquatiques

En condition naturelle, les interactions entre espèces sont multiples et l'on peut du coup assister à des superpositions de phénomènes. Une étude de K.N. Mouritsen et R. Poulin (2002) rapporte l'exemple d'un parasite qui, en éliminant de l'écosystème une espèce ayant des fonctions d'ingénieur, est à l'origine de changements dramatiques sur la communauté d'invertébrés de la zone intertidale. Du fait de l'infection par un parasite trématode, l'hôte *Corophium volutator* (amphipode) a totalement disparu des vasières du Danemark pendant quelques mois. Ce crustacé joue un rôle d'ingénieur allogène de première importance dans l'écosystème car les galeries qu'il construit dans le sédiment conduisent à une stabilisation importante du substrat. Son extinction locale a entraîné une érosion rapide du sédiment. D'importants effets en cascade ont suivi, tels que des changements dans la composition sédimentaire des vasières avec des implications directes sur la diversité en invertébrés et, à plus large échelle, sur les espèces les utilisant comme source de nourriture.

4. Traits d'histoire de vie et coexistence

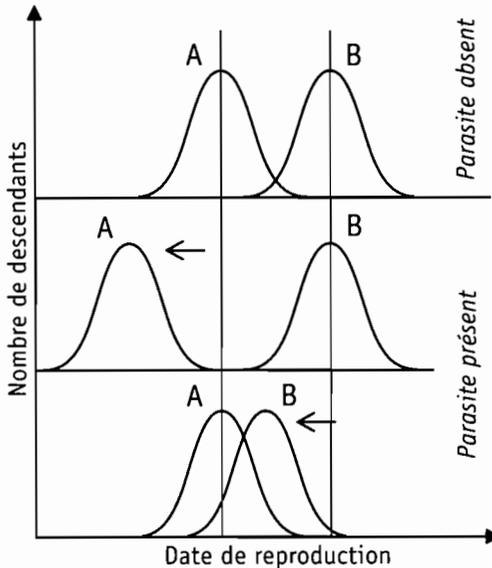
En plus des caractéristiques propres à l'écosystème (productivité, complexité, stabilité, etc.), de nombreux traits relatifs aux organismes eux-mêmes (taille du corps, fécondité, période de reproduction, etc.) sont des variables clés pour les possibilités de coexistence des espèces. En fonction de leurs traits d'histoire de vie, certaines espèces ont plus de chances de coexister que d'autres. Une raison simple à cela vient du fait que des différences de traits d'histoire de vie favorisent la spécialisation. Par exemple, des différences morphologiques (comme la taille du corps) chez des espèces phylogénétiquement proches constituent souvent la base causale de l'utilisation de différentes ressources, et favorisent en retour la coexistence de ces espèces. De la même façon, des périodes de reproduction décalées entre plusieurs espèces sympatriques (ségrégation temporelle) peuvent diminuer les possibilités et/ou l'intensité de la compétition.

Comme illustré dans le Chapitre 4, les parasites peuvent, et par de multiples voies, influencer les traits d'histoires de vie chez leurs hôtes, tels que la survie, l'effort de reproduction (Richner et Tripet, 1999), la dispersion (Sorci et coll., 1994; Heeb et coll., 1999), ou encore la croissance (Agnew et coll., 1999). Ils peuvent même, sous certaines conditions, influencer les traits d'histoire de vie des descendants de l'hôte (Sorci et coll., 1994). Dès lors, les parasites peuvent influencer les assemblages d'espèces au travers de leurs actions sur les traits d'histoire de vie des hôtes. Lorsque les traits concernés sont la fécondité ou la survie, on retombe sur les notions d'arbitrages parasitaires mentionnées au début du Chapi-

tre. Par contre, lorsque l'on s'adresse à d'autres traits, les processus sont différents. Bien qu'il n'existe pas de démonstration empirique de ces phénomènes, certains scénarios apparaissent théoriquement plausibles. Dans la mesure où les parasites peuvent influencer divers paramètres de la biologie de la reproduction de leurs hôtes (comme l'âge et/ou la période de reproduction), ils peuvent en théorie agir, au sein des communautés d'hôtes, sur l'intensité du chevauchement des périodes de reproduction et sur la compétition qui s'en suit (Figure 7-3).

FIG. 7.3 | Effets d'un parasite sur la date de reproduction de deux hôtes

Les deux espèces A et B peuvent coexister du fait de dates de reproductions différentes ne se chevauchant pas dans le temps. Un parasite avançant la date de reproduction de l'espèce A va favoriser la coexistence entre les deux espèces. En revanche, si un parasite affecte cette fois l'espèce B, en avançant également sa date de reproduction, la coexistence entre les deux espèces est compromise (Thomas et coll., 2000)



5. Espèces invasives

Les activités humaines sont responsables, directement et indirectement, de fréquents échanges transcontinentaux d'organismes vivants. De ce fait, nous nous dirigeons lentement vers une homogénéisation globale de la biosphère. Chaque

espèce introduite, si elle se propage avec succès, s'insère dans un réseau d'interactions biotiques déjà bien établies et peut être la cause éventuelle de la déstabilisation de l'écosystème suite à des processus en cascade. Par exemple, si l'espèce invasive est un prédateur elle peut décimer les espèces de proies locales qui n'ont pas coévolué avec elle et qui n'ont, en conséquence, pas d'adaptations spécifiques les protégeant contre ce nouvel ennemi. Le parasitisme peut aussi jouer un rôle très important dans l'impact des espèces invasives sur leur nouvel écosystème : soit l'espèce invasive peut transporter avec elle des parasites capables d'infecter les espèces locales, soit l'espèce invasive peut servir de réservoir à une ou plusieurs espèces pathogènes déjà présentes dans la région où elle est introduite (Daszak et coll., 2000 ; Cleaveland et coll., 2002 ; Tompkins et Poulin, 2006).

En règle générale, les espèces invasives sont moins parasitées dans leur nouveau milieu que dans leur région d'origine (Torchin et coll., 2003). L'introduction d'une espèce dans une nouvelle région, qu'elle soit accidentelle ou non, est souvent le fait d'un nombre restreint d'individus. Comme nous l'avons vu en début de Chapitre, l'inégalité face au parasitisme existe au sein des individus d'une même population. Ainsi, il n'est pas surprenant que les individus fondateurs d'une population invasive puissent être dépourvus, ou porteurs de très peu d'espèces de parasites. Dans ce cas, les espèces invasives sont donc initialement « libérées » de leurs parasites et autres ennemis traditionnels. Ce phénomène explique le grand succès de plusieurs espèces invasives dans leur nouveau milieu. Cependant, lorsque les espèces invasives libres sont accompagnées de leurs parasites ces derniers peuvent être transmis à de nouvelles espèces d'hôtes. Les conséquences s'avèrent souvent néfastes. Par exemple, il est maintenant très clair que la disparition graduelle de l'écureuil roux *Sciurus vulgaris* en Grande-Bretagne est attribuable en majeure partie à une maladie virale (parapox-virus) introduite avec l'écureuil gris *S. carolinensis* au début du XX^e siècle (Tompkins et coll., 2002, 2003). Le pathogène n'a aucun effet décelable sur les écureuils gris, alors qu'il entraîne de fortes baisses de valeur sélective chez les écureuils roux. Il s'agit d'un cas typique d'arbitrage parasitaire : la régulation différentielle par le virus donne un avantage aux écureuils gris vis-à-vis des écureuils roux dans la compétition par exploitation. Véritable « cheval de Troie », l'écureuil gris a rapidement envahi toute la Grande-Bretagne, éliminant progressivement son compétiteur grâce à l'arme virale qu'il transporte en son sein.

Un autre exemple classique vient des travaux de C. van Riper et ses collaborateurs (1986, 2002) portant sur les extinctions d'oiseaux endémiques des îles Hawaï. Suite à leur découverte par James Cook en 1778, l'isolement géographique des îles Hawaï ne fut plus un obstacle à leur colonisation par des espèces aviaires venant d'Europe et d'ailleurs. Ces oiseaux invasifs apportèrent avec eux le paludisme aviaire (causé par le protozoaire *Plasmodium relictum*) ainsi que la variole

aviaire (*Poxvirus avium*). Du fait de son isolement, la faune aviaire hawaïenne, riche en espèces uniques, n'avait jamais été exposée à ces deux parasites et ne possédait pas de mécanisme de défense contre ces maladies. Le point tournant fut l'introduction accidentelle d'un vecteur potentiel pour ces deux pathogènes, le moustique *Culex quinquefasciatus*, en 1827. Dès lors, la transmission entre espèces invasives et espèces natives fut possible, et le résultat catastrophique : plus de la moitié des espèces natives et uniques à ces îles disparurent. Les espèces aviaires endémiques qui ont survécu à l'hécatombe se retrouvent aujourd'hui restreintes à vivre en montagne, puisque le moustique vecteur ne vit pas à des altitudes supérieures à 600 mètres. Le même scénario se répète actuellement avec le virus « West Nile », arrivé en Amérique du Nord en 1999, avec des espèces invasives d'oiseaux originaires du Moyen-Orient. Seulement trois ans après son introduction, le virus s'est répandu sur la quasi-totalité du Canada et des États-Unis, infectant plus de 70 espèces d'oiseaux (Enserink, 2002).

Dans tous ces exemples, ce qui détermine, si un parasite introduit avec son hôte dans une nouvelle région peut déstabiliser l'écosystème, c'est sa capacité à infecter de nouvelles espèces d'hôtes, même si celles-ci ne sont pas phylogénétiquement proches de l'hôte original. Le copépode parasitaire *Lernaea cyprinacea* et le cestode *Bothriocephalus acheilognathi*, tous deux introduits partout dans le monde avec la carpe *Cyprinus carpio*, leur hôte original, sont maintenant des parasites de nombreux autres poissons d'eau douce. Ainsi, plus de 100 espèces d'hôtes appartenant à 16 ordres différents ont été recensées pour *Lernaea cyprinacea* (Poulin et Morand, 2004). Ce sont donc des parasites généralistes comme ceux-ci, capables de faire des « sauts » entre espèces d'hôtes suite à leur arrivée dans un nouveau milieu, qui posent les plus grands problèmes pour la conservation de la biodiversité.

Même quand elle arrive dépourvue de parasites, une espèce invasive peut servir d'hôte à une ou plusieurs espèces pathogènes déjà présentes dans le milieu où elle est introduite. Ici aussi, il s'agit de parasites généralistes capables d'infecter les nouveaux arrivants. Par exemple, le crapaud *Bufo marinus*, introduit en Australie en 1935, est maintenant hôte d'une vingtaine d'espèces de parasites métazoaires qu'on ne retrouve pas dans son aire de répartition initiale, en Amérique (Barton, 1997). Tous sont des parasites généralistes que *B. marinus* « partage » avec les amphibiens natifs de l'Australie. Il en est de même pour plusieurs espèces de salmonidés qui ont fait l'objet de nombreux déplacements transcontinentaux : en particulier, la truite brune *Salmo trutta*, originaire d'Europe, et la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss*, originaire de la côte Ouest de l'Amérique du Nord, que l'on retrouve maintenant sur tous les continents, sauf en Afrique et en Antarctique. Ayant été introduits sous forme d'œufs fécondés, ces poissons ont établi des populations dépourvues de parasites là où ils ont été relâchés. Aujourd'hui, toutes ces populations invasives hébergent des faunes de parasites métazoaires qui sont

taxonomiquement aussi riches que celles que l'on observe dans leurs aires d'origine, bien que constituées d'espèces différentes (Kennedy et Bush, 1994; Poulin et Mouillot, 2003).

L'ajout d'une espèce invasive à la gamme d'hôtes qu'un parasite utilise n'entraîne toutefois pas automatiquement des changements importants quant au fonctionnement de l'écosystème. Pour cela, il faut que le nouvel hôte change la dynamique de la population parasitaire, par exemple en causant une explosion épidémique. Dans un tel cas, l'espèce invasive doit soit servir de réservoir pour le pathogène, soit représenter un « meilleur » hôte dans lequel le pathogène peut se multiplier à un taux anormalement élevé. Les travaux de C.A. Rauque et ses collaborateurs (2003) sur l'acanthocéphale *Acanthocephalus tumescens* illustrent très bien ce phénomène. En condition normale, ce ver est un parasite intestinal de plusieurs espèces de poissons d'eau douce en Argentine. Depuis l'introduction de salmonidés dans ce pays, il s'avère que ces nouveaux hôtes sont non seulement compatibles pour le parasite, mais en plus ils permettent aux vers d'atteindre des tailles, et donc des fécondités, plus élevées que celles observées chez les hôtes originaux. Dans les conditions actuelles, le nombre total d'œufs de parasites, évacués dans les fèces de poissons, est grandement amplifié par l'utilisation des salmonidés comme hôtes alternatifs, et les taux d'infection *per capita* chez les espèces natives sont à la hausse. Les espèces invasives permettent donc une production supplémentaire de parasites, au détriment des espèces locales : encore un cas de compétition apparente !

W.H. Settle et L.T. Wilson (1990) ont rapporté un exemple original d'amplification d'un parasite local au travers de l'espèce immigrante. En condition normale, les deux homoptères *Erythroneura variabilis* et *E. elegantula* sont allopatriques. Les deux punaises sont parasitées par l'hyménoptère parasitoïde *Anagrus epos*. Toutefois, *E. variabilis* est moins touchée car elle dépose ses œufs plus profondément dans le parenchyme foliaire que *E. elegantula*. Lorsque *E. variabilis* est arrivée dans l'habitat de *E. elegantula*, la différence de susceptibilité a donné l'avantage à l'immigrant *E. variabilis* et sa démographie s'est immédiatement accrue. Même si *E. variabilis* est moins touchée par *A. epos*, l'augmentation de la population de *E. variabilis* a influencé positivement celle du parasitoïde. Ce phénomène, couplé à la plus grande vulnérabilité de l'homoptère résidant, a contribué secondairement au déclin de la population de ce dernier.

Nous ne mentionnons ici que quelques exemples parmi les nombreuses études, suggérant, ou même démontrant, l'interaction entre invasions biologiques et parasitisme. Le message est clair : les déplacements d'organismes libres sur une échelle géographique sont souvent la cause de perturbations majeures dans les écosystèmes ciblés, et les parasites sont des médiateurs importants de ces changements.

6. Parasitisme et diversité intraspécifique

La biodiversité ne correspond pas seulement à la diversité des espèces, c'est aussi la diversité des gènes au sein d'une espèce. L'étude des mécanismes qui génèrent, maintiennent ou, au contraire, érodent la diversité intraspécifique est d'une importance considérable dans de multiples domaines, qu'il s'agisse de perspectives agronomiques, pharmaceutiques, ou de biologie de la conservation. Au-delà des événements radicaux, tels que des épidémies conduisant localement à des extinctions, ou tout au moins à de forts effets de goulots d'étranglement, les parasites peuvent influencer cette diversité intraspécifique de plusieurs façons. Par exemple, A. Buckling et P.B. Rainey (2002) ont examiné expérimentalement l'évolution de la diversification chez des populations de bactéries, en fonction de la présence ou de l'absence de bactériophages dans le milieu. Leurs résultats sont tout à fait spectaculaires : en absence de bactériophage, on assiste à une importante diversification sympatrique (intra-réplicat) des bactéries, et par contre, à une faible différenciation allopatrique (inter-réplicats). En présence de bactériophages, le résultat opposé est observé. Que s'est-il donc passé ? En absence de bactériophages, la forte croissance des populations bactériennes se traduit par une compétition intraspécifique intense, qui favorise la diversification locale des bactéries dans les microcosmes spatialement structurés. Comme le même phénomène arrive dans tous les réplicats, la diversification observée entre les réplicats est comparable. En présence de bactériophages, les populations de bactéries sont cette fois démographiquement contrôlées, et restent en dessous d'un seuil où la compétition a des effets notables. La diversification sympatrique est alors faible. Par contre, entre les réplicats, la diversification s'accroît au cours du temps du fait de la sélection dans chaque réplicat de résistances aux bactériophages.

La dispersion des gènes (*via* les individus qui les portent) est un des facteurs importants déterminant le degré de structuration génétique des populations sauvages. Il est établi que de nombreux parasites induisent chez les hôtes infectés une baisse d'activité. Ce phénomène à lui seul est de nature à modifier les capacités de dispersion des individus (Thomas et coll., 1999b) et à influencer les niveaux de structurations génétiques entre les populations. Dans d'autres situations, la sélection naturelle a en revanche sélectionné chez les hôtes une tendance à se disperser davantage lorsque le risque parasitaire est localement élevé (Sorci et coll., 1994 ; Loye et Carroll, 1991). On s'attend dans ce cas au résultat inverse, c'est-à-dire à des flux plus importants entre les populations, et donc à une certaine homogénéisation génétique. Enfin, dans certains cas, le niveau de dispersion moyen des hôtes pourrait être un trait directement manipulé par les parasites dans le cadre de leur propre stratégie de dispersion (Lion et coll., 2006). Les

conséquences de ces modifications de dispersion des hôtes sur la structure génétique des populations restent toutefois à démontrer empiriquement.

Le polymorphisme génétique des populations peut aussi être directement influencé par les pressions parasitaires. Le système HLA (pour *Human Leucocyte Antigen*, aussi connu sous le nom de Complexe Majeur d'Histocompatibilité ou CMH) est un complexe de gènes jouant un rôle central dans la reconnaissance du non-soi et la présentation de ce non-soi aux cellules effectrices du système immunitaire (cf. Chapitre 3). De manière intrigante, les gènes du système HLA sont parmi les plus polymorphes des gènes connus chez l'homme (cf. Chapitre 3). Pour le seul gène HLA-B, on compte près de 400 allèles connus dans la population mondiale. Pourquoi ces gènes sont-ils aussi polymorphes ? Il n'y a à présent plus guère de doute sur le fait que ces gènes sont soumis à de fortes pressions de sélection balancées, c'est-à-dire à un type de sélection favorisant le maintien du polymorphisme dans les populations. Plusieurs causes à cette sélection ont été avancées, de l'évitement des croisements entre apparentés (le système HLA jouant alors le rôle de marqueur d'appartenance entre individus) à la sélection imposée par la diversité des pathogènes rencontrés par les populations. Ce dernier type de sélection est attendu si chaque allèle est maintenu dans la population, du fait de sa capacité à fournir une protection contre un ou quelques pathogènes en particulier. Plusieurs études vont dans le sens de cette sélection balancée imposée par les pathogènes, en particulier celle réalisée par F. Prugnolle et ses collaborateurs (2005). Ces auteurs ont en effet analysé la diversité génétique des gènes du système HLA dans 61 populations humaines vivant dans des environnements parasitaires très différents. Une fois la part de diversité génétique liée à la démographie des populations humaines (et non à la sélection) corrigée, ils ont alors pu constater que la part de diversité résiduelle des gènes du HLA, expliquée uniquement par la sélection, était positivement corrélée à la diversité des pathogènes auxquels les populations humaines sont exposées. Les populations vivant dans les zones où la diversité parasitaire est la plus forte sont ainsi soumises à la plus forte pression de sélection balancée de la part des pathogènes et présentent de fait le plus fort polymorphisme au niveau des gènes du système HLA. Cette étude montre de manière forte la façon dont les pathogènes (et leur diversité) ont pu façonner la diversité de certains gènes chez l'homme.

7. Parasitisme et conservation

Comme nous venons de le voir, les parasites jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement des écosystèmes. Dans la mesure où ils peuvent fortement influencer la biodiversité, leur prise en compte en biologie de la conservation est

une évidence (Poulin, 1999; Torchin et coll., 2002; Lafferty et Kuris, 2005). Malgré l'avancée des connaissances sur le rôle des parasites dans les écosystèmes, leur intégration dans des programmes de gestion des milieux naturels et de conservation reste toutefois limitée.

L'apport artificiel de nourriture à une population sauvage peut aider celle-ci à compenser un manque de nourriture dans l'écosystème et à favoriser l'augmentation de son taux de reproduction. Cependant, cette mesure peut également conduire à augmenter la transmission de virus, bactéries et autres parasites associés à la nourriture et/ou transmis par contagion. A.N. Wright et M.E. Gompper (2005) ont montré, chez les rats-laveurs, que l'apport de nourriture favorise la concentration des individus autour de la ressource apportée, la conséquence directe étant une augmentation du taux d'infection par des parasites (nématodes) transmis directement entre individus.

Les translocations d'animaux sont des mesures fréquemment utilisées en biologie de la conservation. Ces mesures permettent notamment de protéger les individus d'une espèce en danger d'extinction en les plaçant dans un habitat favorable. Aujourd'hui, il est admis que cette pratique peut échouer et peut paradoxalement amplifier la vitesse de disparition de l'espèce protégée lorsque les parasites ne sont pas pris en considération. En plus des résultats directement observés sur le terrain, des expériences récentes ont été réalisées sur les populations en conditions contrôlées pour estimer le coût du parasitisme sur des populations faisant objet de translocation (Sasal et coll., 2000; Collyer et Stockwell, 2004). Tous ces travaux aboutissent à la même conclusion : il est important de mesurer le risque associé aux infections parasitaires avant de mettre en place des programmes de translocations d'espèces (Cunningham, 1996).

Le retrait d'une espèce clé (compétitrice, prédatrice, ou introduite) est une stratégie utilisée pour conserver une population ciblée. Les programmes de contrôle des prédateurs sont généralement mis en place pour protéger le bétail ou permettre d'augmenter la population de proies. C. Packer et ses collaborateurs (2003) se sont penchés sur les conséquences du retrait d'un prédateur dans l'écosystème sur les populations de proies naturellement régulées par des maladies infectieuses. Ces auteurs ont montré, par l'intermédiaire d'études théoriques, que cette pratique peut fréquemment conduire à augmenter le taux d'infection parasitaire, à réduire le nombre d'individus sains et à diminuer la taille de la population de proies.

La prise en compte du parasitisme en biologie de la conservation est une thématique qui reste en pleine phase exploratoire (Cleaveland et coll., 2002). De nombreuses questions et pistes de recherches sont clairement identifiées mais demeurent sans réponse à l'heure actuelle. Par exemple, quelles sont les répercussions parasitaires des mesures de protection des espaces naturels? Prenons comme

illustration le cas des zones humides en période hivernale. La quantité d'oiseaux (en particulier, les canards) sur ces zones est fortement influencée par le statut de protection des milieux et par la fréquence du dérangement. Dans les espaces chassés, les densités d'oiseaux sont très variables. Les espaces protégés peuvent quant à eux accueillir des dizaines de milliers de canards sur un même marais. Ces différences de concentrations d'oiseaux doivent avoir des répercussions importantes sur la dynamique des communautés de pathogènes, aussi bien en ectoparasites et en virus (dont les succès de transmission sont souvent fonction des densités d'hôtes) qu'en helminthes (comme les trématodes et les cestodes), dont les œufs sont libérés dans les fèces des oiseaux hôtes définitifs. La quantification de ces phénomènes est importante à plusieurs titres. En terme de biologie de la conservation, il serait en effet « paradoxal » que les réserves naturelles soient des zones à haut risque parasitaire pour les espèces qu'elles sont sensées protéger ! Par ailleurs, l'apport massif de stades infestants d'helminthes par les oiseaux, couplé à la forte pression de prédation exercée par ces derniers, doit entraîner d'importantes différences dans la structure du peuplement des invertébrés. Enfin, sachant que par définition les parasites détournent une partie des réserves énergétiques de leurs hôtes, quelles sont les répercussions du parasitisme sur la valeur nutritive des invertébrés en tant que proies pour les prédateurs ? À l'échelle d'un marais, ce phénomène correspond-il à une perte substantielle de la valeur nutritive de la zone entière ? Ces quelques questions, simples et légitimes, n'ont pas de réponses à l'heure actuelle.

À RETENIR

- Les parasites influencent les assemblages d'espèces en interférant avec des processus aussi variés que la compétition, les invasions, les traits d'histoires de vie et les processus d'ingénierie. Ces effets peuvent être amplifiés par des phénomènes en cascade.
- Les parasites peuvent aussi influencer la diversité intraspécifique au travers de leurs effets sur la compétition intraspécifique, la dispersion, ou en agissant directement en tant que pression sélective.
- Les parasites doivent être intégrés dans les programmes de biologie de la conservation.

QUESTIONS DE DISCUSSION

- Question 1: Compte tenu de leurs effets dans les écosystèmes, certains parasites doivent-ils être inscrits sur la liste des espèces à protéger? Quel type d'argumentaire pourrait-on proposer?
- Question 2: Lorsqu'un parasite est à la fois néfaste à l'individu mais profitable à l'espèce (en lui conférant par exemple un avantage dans la compétition interspécifique), il y a un conflit de sélection. Comment ce conflit peut-il évoluer?
- Question 3: Certains écosystèmes sont plus riches que d'autres en espèces de parasites. Faites des hypothèses quant aux causes et aux conséquences possibles de ces différences?

LECTURES POUR ALLER PLUS LOIN

- Un ouvrage complet qui recense les interactions entre parasites et écosystèmes: Thomas, F., Renaud, F. et Guégan, J.F. (2005). *Parasitism and Ecosystems*. Oxford University Press, Oxford.
- Faire le lien entre les grands principes d'épidémiologie et la biologie de la conservation: Lafferty, K.D. et Gerber, L.R. (2002). Good medicine for conservation biology: the intersection of epidemiology and conservation theory. *Conservation Biology* **16**: 593-604.
- Comment les parasites peuvent nous renseigner sur l'impact des activités humaines (pollutions) sur l'environnement: Lafferty, K.D. (1997). Environmental Parasitology: what can Parasites tell us about Human Impacts on the environment? *Parasitology Today* **13**: 251-255.

Glossaire

Abondance: nombre de parasites moyen par individu dans une population déterminée, à un moment donné.

Bactériophage (ou phage): virus parasite de bactéries.

Endémique: espèce localisée dans une région limitée.

Epibionte: organisme non parasite qui vit sur un autre organisme.

Goulot d'étranglement: réduction d'abondance d'une population conduisant à une perte du polymorphisme.

Intensité: nombre de parasites moyen chez les individus infectés.

Parasitoïde: organisme qui se développe sur ou dans un autre organisme (son hôte), qui en tire sa subsistance et le tue comme résultat direct ou indirect de son développement.

Phylogénie: partie de la biologie qui traite de l'évolution des organismes et de leurs liens de parenté.

Prévalence: nombre d'individus infectés par rapport à une population déterminée, à un moment donné. S'exprime en pourcentage.

Systématique: partie de la biologie qui vise à classer les êtres vivants.

Valeur sélective (ou fitness en anglais): mesure du succès reproducteur et de la survie d'un individu présentant un génotype particulier.

Sympatrique: qualifie les populations qui vivent dans la même aire géographique ou dont les aires de distribution se recourent (Antonyme: **allopatrique**).

Zone intertidale: partie du rivage située au niveau de la zone de balancement des marées.

Références

Agnew, P., Bedhomme, S., Haussy, C. et Michalakis, Y. (1999). Age and size at maturity of the mosquito *Culex pipiens* infected by the microsporidian parasite *Vavraia culicis*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* **266**: 947-952.

Anderson, R.C. (1972). The ecological relationships of meningeal worm and native cervids in North America. *Journal of Wildlife Diseases* **8**: 304-310.

Anderson, R.M. et Gordon, D.M. (1982). Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology* **85**: 373-398.

Ayling, A.M. (1981). The role of biological disturbance in temperate subtidal encrusting communities. *Ecology* **62**: 830-847.

- Barbault, R. (1981).** *Écologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris.
- Barbault, R. (1995).** *Écologie des peuplements, structure et dynamique de la biodiversité*. Masson, Paris.
- Barton, D.P. (1997).** Introduced animals and their parasites: the cane toad, *Bufo marinus*, in Australia. *Australian Journal of Ecology* **22**: 316-324.
- Blondel, J. (1995).** *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris.
- Boulétreau, T., Fouillet, P. et Allemand, R. (1991).** Parasitoids affect competitive interactions between the sibling species, *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Redia* **84**: 171-177.
- Buckling, A. et Rainey, P.B. (2002).** The role of parasites in sympatric and allopatric host diversification. *Nature* **420**: 496-499.
- Cleaveland, S., Hess, G.R., Dobson, A.P., Laurenson, M.K., McCallum, H.I., Roberts, M.G. et Woodroffe, R. (2002).** The role of pathogens in biological conservation. In: *The Ecology of Wildlife Diseases* (ed. Hudson, P.J., Rizzoli, A., Grenfell, B.T., Heesterbeek, H. et Dobson, A.P.). Oxford University Press, Oxford: 139-150.
- Collyer, M.L. et Stockwell, C.A. (2004).** Experimental evidence for cost of parasitism for a threatened species, white sands pupfish (*Cyprinodon tularosa*). *Journal of Animal Ecology* **73**: 821-830.
- Combes, C. (1991).** Ethological aspects of parasite transmission. *American Naturalist* **138**: 866-880.
- Combes, C. (1995).** *Interactions durables. Écologie et Évolution du parasitisme*. Masson, Paris.
- Combes, C. (1996).** Parasites, biodiversity and ecosystem stability. *Biodiversity and Conservation* **5**: 953-962.
- Cunningham, A.A. (1996).** Disease risks of wildlife translocations. *Conservation Biology* **10**: 349-353.
- Daszak, P., Cunningham, A.A. et Hyatt, A. D. (2000).** Emerging infectious diseases of wildlife: threats to biodiversity and human health. *Science* **287**: 443-449.
- Dobson, A.P. (1995a).** The ecology and epidemiology of rinderpest virus in Serengeti and Ngorongoro crater conservation area. In: *Serengeti II: research, management and conservation of an ecosystem* (ed. Sinclair, A.R.E. et Arcese, P.). The University of Chicago Press, Chicago: 485-505.
- Dobson, A.P. (1995b).** Rinderpest in the Serengeti ecosystem: the ecology and control of a keystone virus. In: *Proceedings of a Joint Conference American Association of Zoo Veterinarians, Wildlife Disease Association, and American Association of Wildlife Veterinarians* (ed. Junge, R.E.). 518-519.
- Enserink, M. (2002).** West Nile's surprisingly swift continental sweep. *Science* **297**: 1988-1989.
- Freeland, W.J. (1983).** Parasite and the coexistence of animal species. *American Naturalist* **121**: 223-236.
- Heeb, P., Werner, I., Mateman, A.C., Kolliker, M., Brinkhof, M.W.G., Lessels, C.M. et Richner, H. (1999).** Ectoparasites infestation and sex-biased local recruitment of hosts. *Nature* **400**: 63-65.
- Holt, R.D. et Pickering, J. (1985).** Infectious disease and species coexistence: a model of Lotka-Volterra form. *American Naturalist* **126**: 196-211.
- Jaenike, J. (1992).** Mycophagous *Drosophila* and their nematode parasites. *American Naturalist* **139**: 893-906.
- Jaenike, J. (1995).** Interactions between mycophagous *Drosophila* and their nematode parasites: from physiological to community ecology. *Oikos* **72**: 235-244.

- Jones, C.G., Lawton, J.H. et Shachak, M. (1994).** Organisms as ecosystems engineers. *Oikos* **69**: 373-386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. et Shachak, M. (1997).** Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* **78**: 1946-1957.
- Kennedy, C.R. et Bush, A.O. (1994).** The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. *Parasitology* **109**: 187-196.
- Lafferty, K.D. et Kuris, A.M. (2005).** Parasitism and environmental disturbances. In: *Parasitism and Ecosystems*, (ed. Thomas F., Renaud F. et Guégan J.F.). Oxford University Press, Oxford: 113-123.
- Lion, S., van Baalen, M. et Wilson, W.G. (2006).** The evolution of parasite manipulation of host dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* **273**: 1063-1071.
- Loye, J.E. et Carroll, S.P. (1991).** Nest ectoparasite abundance and cliff swallow colony site selection, nestling development, and departure time. In: *Bird-Parasite interactions. Ecology, behaviour and evolution* (ed. Loye, J.E. et Zuk, M.). Oxford University press, Oxford: 222-241.
- Mouritsen, K.N. et Poulin, R. (2005).** Parasites boosts biodiversity and changes animal community structure by trait-mediated indirect effects. *Oikos* **108**: 344-350.
- Mouritsen, K.N. et Poulin, R. (2002).** Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. *Parasitology* **124**: S101-117.
- Packer, C., Holt, R.D., Hudson, P.J., Lafferty, K.D. et Dobson, A.P. (2003).** Keeping the herds healthy and alert: implication of predator control for infectious disease. *Ecology Letters* **6**: 797-802.
- Park, T. (1948).** Experimental studies of interspecies competition. I. Competition between populations of the flour beetles, *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecological Monographs* **18**: 265-308.
- Plowright, W. (1982).** The effect of rinderpest and rinderpest control on wildlife in Africa. *Symposia of the Zoological Society of London* **50**: 1-28.
- Poulin, R. (1999).** The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *International Journal for Parasitology* **29**: 903-914.
- Poulin, R. et Morand, S. (2004).** *Parasite biodiversity*. Smithsonian Books, Washington.
- Poulin, R. et Mouillot, D. (2003).** Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity. *Journal of Biogeography* **30**: 837-845.
- Prugnolle, F., Manica, A., Charpentier, M., Guégan, J-F., Guernier, V. et Balloux, F. (2005).** Pathogen-Driven selection and worldwide HLA class I diversity. *Current Biology* **15**: 1022-1027.
- Rauque, C.A., Viozzi, G.P. et Semenas, L.G. (2003).** Component population study of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno, Argentina. *Folia Parasitologica* **50**: 72-78.
- Richner, H. et Tripet, F. (1999).** Ectoparasitism and the trade-off between current and future reproduction. *Oikos* **86**: 535-538.
- Rousset, F., Thomas, F., De Meeüs, T. et Renaud, F. (1996).** Inference of parasite-induced host mortality from distributions of parasite loads. *Ecology* **77**: 2203-2211.
- Sasal, P., Durand, P., Faliex, E. et Morand, S. (2000).** Experimental approach to the importance of parasitism in biological conservation. *Marine Ecology Progress Series* **198**: 293-302.
- Settle, W.H. et Wilson, L.T. (1990).** Invasion by the variegated leafhopper and biotic interactions, parasitism, competi-

- tion and apparent competition. *Ecology* **71**: 1461-1470.
- Sorci, G., Massot, M. et Clobert, J. (1994).** Maternal parasite load increases sprint speed and philopatry in female offspring of the common lizard. *American Naturalist* **144**: 153-164.
- Thomas, F., Fauchier, J. et Lafferty, K.D. (2002).** Conflict of interest between a nematode and a trematode in an amphipod host: test of the 'sabotage' hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51**: 296-301.
- Thomas, F., Mete, K., Helluy, S., Santalla, F., Verneau, O., De Meeüs, Y., Cézilly, F. et Renaud, F. (1997).** Hitchhiker parasites or how to benefit from the strategy of another parasite. *Evolution* **51**: 1316-1318.
- Thomas, F., Renaud, F., De Meeüs, T. et Poulin, R. (1998).** Manipulation of host behaviour by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone? *Proceeding of the Royal Society of London (B)* **265**: 1091-1096.
- Thomas, F., Poulin, R., De Meeüs, T., Guégan, J-F. et Renaud, F. (1999a).** Parasites and ecosystem engineering: what roles could they play? *Oikos* **84**: 167-171.
- Thomas, F., Oget, E., Gente, P., Desmots, D. et Renaud, F. (1999b).** Assortative pairing with respect to parasite load in the beetle *Timarcha maritima* (Chrysomelidae). *Journal of Evolutionary Biology* **12**: 385-390.
- Tompkins, D.M. et Poulin, R. (2006).** Parasites and biological invasions. In: *Biological Invasions in New Zealand* (ed. Allen, R.B. et Lee, W.G.). Springer-Verlag, Berlin: 67-84.
- Tompkins, D.M., Sainsbury, A.W., Nettleton, P., Buxton, D. et Gurnell, J. (2002).** Parapoxvirus causes a deleterious disease in red squirrels associated with UK population declines. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* **269**: 529-533.
- Tompkins, D.M., White, A.R. et Boots, M. (2003).** Ecological replacement of native red squirrels by invasive greys driven by disease. *Ecology Letters* **6**: 189-196.
- Torchin, M.E., Lafferty, K.D. et Kuris, A.M. (2002).** Parasite and marine invasions. *Parasitology* **124**: S137-S151.
- Torchin, M.E., Lafferty, K.D., Dobson, A.P., McKenzie, V.J. et Kuris, A.M. (2003).** Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**: 628-630.
- Van Riper, C., van Riper, S.G., Goff, M.L. et Laird, M. (1986).** The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. *Ecological Monographs* **56**: 327-344.
- Van Riper, C., van Riper, S.G. et Hansen, W.R. (2002).** Epizootiology and effect of avian pox on Hawaiian forest birds. *The Auk* **119**: 929-942.
- Wright, A.N. et Gompper, M.E. (2005).** Altered parasite assemblages in raccoons in response to manipulated resource availability. *Oecologia* **144**: 148-156.
- Yan, G., Stevens, L., Goodnight, C.J. et Schall, J.J. (1998).** Effects of a tapeworm parasite on the competition of *Tribolium* beetles. *Ecology* **79**: 1093-1103.

Lebarbenchon Camille, Poulin R., Thomas F.

Parasitisme, biodiversité et biologie de la conservation.

In : Thomas F., Guégan Jean-François, Renaud François. Ecologie et évolution des systèmes parasites : cours. Bruxelles : De Boeck, 2007, p. 229-256.

(Licence Maîtrise Doctorat.Biologie). ISBN 978-2-8041-5308-3