

La distribution d'*Echinococcus granulosus* chez l'élan : preuve de la vulnérabilité induite par le parasite à la prédation des loups ?

Oecologia (2004) 140: 586–590
DOI 10.1007/s00442-004-1633-0

POPULATION ECOLOGY

Damien O. Joly · François Messier

The distribution of *Echinococcus granulosus* in moose: evidence for parasite-induced vulnerability to predation by wolves?

D. O. Joly (✉) · F. Messier
Department of Biology, University of Saskatchewan,
112 Science Place,
Saskatoon, SK, Canada, S7N 5E2
e-mail: do_joly@yahoo.ca
Tel.: +1-608-2702459
Fax: +1-608-2702415

Present address:
D. O. Joly
Department of Wildlife Ecology, University of Wisconsin-
Madison,
207 Russell Laboratory, 1630 Linden Drive,
Madison, WI, 53711, USA

Résumé

Le rôle des parasites dans l'influence de la dynamique trophique des hôtes est de plus en plus reconnu dans la littérature écologique. *Echinococcus granulosus* est un ténia qui dépend de la relation prédateur-proie entre l'hôte définitif (le loup, *Canis lupus*) et l'hôte intermédiaire (l'orignal, *Alces alces*) pour compléter son cycle de vie. Une forte infection par *E. granulosus* peut prédisposer les orignaux à un risque accru de prédation par les loups. La théorie prédit que la vulnérabilité à la prédation induite par le parasite réduira le degré d'agrégation des parasites dans une population hôte. Nous avons testé différents niveaux d'agrégation d'*E. granulosus* chez les orignaux dans des zones où les niveaux de prédation par les loups sont faibles, modérés et élevés, en utilisant le coefficient de dispersion de Green. L'agrégation du parasite était plus faible dans une zone où le taux de prédation était élevé, nous émettons donc l'hypothèse qu'une forte infection par *E. granulosus* prédispose les orignaux à la prédation par les loups. Cette augmentation du taux de prédation due à l'infection par le parasite peut influencer le rôle des loups dans la régulation des populations d'orignaux. Nous discutons des explications alternatives pour la corrélation négative entre le taux de prédation et l'agrégation des parasites.

INTRODUCTION

Les parasites peuvent influencer l'écologie des populations animales en réduisant la survie et/ou la reproduction (voir la revue de Tompkins et Begon 1999). Un aspect intéressant de l'écologie hôte-parasite est l'effet du parasitisme sur les interactions trophiques des hôtes. Par exemple, Murray et al. (1997) ont démontré que les lièvres d'Amérique (*Lepus americanus*) traités avec des antihelminthiques avaient des taux de survie significativement plus élevés que les animaux témoins où la plupart des mortalités étaient dus à la prédation. Une étude de modélisation simultanée a montré que la vulnérabilité à la prédation induite par les parasites pouvait déstabiliser la dynamique lièvre-prédateur, entraînant un cycle de population (Ives et Murray 1997).

La relation prédateur-proie du loup (*Canis lupus*) et de l'orignal (*Alces alces*) est bien documentée (e.g., Messier et Crête 1985 ; Boutin 1992 ; Gasaway et al. 1992 ; Van Ballenberghe et Ballard 1994 ; Messier 1994, 1996 ; Post et al. 1999 ; Hayes et Harestad 2000 ; Messier et Joly 2000 ; Joly et

Patterson 2003). *Echinococcus granulosus* (Cestoda : Taeniidae) est un parasite gastro-intestinal commun dont le cycle de vie dépend de cette relation prédateur-proie. Chez les loups d'Amérique du Nord, la prévalence d'*E. granulosus* varie de 14% à 72% (Rausch 1995). Le ténia adulte réside dans le tractus gastro-intestinal du loup. Les œufs sont libérés avec les fèces, qui sont ingérés par l'hôte intermédiaire (l'orignal) pendant la recherche de nourriture. La reproduction asexuée a lieu dans les poumons et, dans une moindre mesure, dans le foie de l'orignal, et lors de la prédation, l'hôte définitif (le loup) est exposé aux kystes hydatiques infectieux (Thompson 1995).

En habitant les poumons de l'orignal, *E. granulosus* pourrait inhiber la capacité des orignaux à supporter de longues périodes d'effort et, par conséquent, il pourrait y avoir une corrélation positive entre l'intensité du parasite et la probabilité de prédation par les loups (Mech 1970 ; Peterson 1977 ; Messier et al. 1989). Rau et Caron (1979) fournissent des preuves préliminaires de cette relation en se basant sur le déclin de la charge parasitaire moyenne des orignaux tués par les chasseurs avec le temps ; cependant, aucune étude à ce jour n'a démontré empiriquement que les orignaux fortement infectés courent un risque accru de prédation (McNeill et Rau 1987 ; Messier et al. 1989). L'examen du rôle des parasites dans la dynamique des populations sauvages est difficile (Tompkins et Begon 1999). Par exemple, un test direct d'un risque accru de prédation associé à une infection par *E. granulosus* chez l'orignal nécessiterait un grand nombre d'animaux munis de colliers émetteurs et dont la charge parasitaire est connue, ce qui est difficile à évaluer sans sacrifier l'orignal. De plus, comme les poumons des proies sont souvent parmi les premiers organes consommés par les loups (D.O. Joly, observation personnelle), il serait problématique de comparer les intensités d'infection des orignaux tués par les loups à un échantillon aléatoire d'orignaux pour évaluer la « préférence » des loups pour les orignaux fortement parasités. Un traitement expérimental pour réduire la charge parasitaire serait le meilleur moyen d'évaluer la vulnérabilité à la prédation induite par les parasites ; cependant, à notre connaissance, cela n'a pas été fait. Au lieu de cela, nous adoptons une **approche comparative**.

Les parasites ont souvent une distribution très agrégée dans leurs hôtes (c'est-à-dire que peu d'individus hébergent la majorité des parasites individuels ; voir les revues de Shaw et Dobson 1995 ; Shaw et al. 1998). La **vulnérabilité** à la prédation induite par les parasites peut se refléter dans le degré d'agrégation des parasites chez l'hôte (Anderson et Gordon 1982 ; Rousset et al. 1996). Plus précisément, lorsque la vulnérabilité à la prédation est une fonction positive de l'intensité de l'infection, les individus fortement infectés sont retirés de la population à un taux plus élevé que les individus ayant une intensité d'infection plus faible, ce qui entraîne un déficit relatif d'individus fortement infectés. Il en résulte une réduction de l'agrégation des parasites car les parasites restants sont distribués de manière relativement plus égale parmi les hôtes restants (Anderson et Gordon 1982 ; Rousset et al. 1996). Bien que les modèles à la base de cette prédiction ne soient pas basés sur un système comme le nôtre, où la mortalité des hôtes est nécessaire à la transmission du parasite, nous supposons que cela ne modifie pas la prédiction qualitative d'une réduction de l'agrégation avec une mortalité accrue induite par le parasite. Nous abordons comment les aspects de cette transmission trophique peuvent influencer nos résultats dans la discussion.

Nous avons testé la possibilité d'une augmentation de la vulnérabilité à la prédation des orignaux par les loups due à l'infection par *E. granulosus* en nous basant sur cette relation entre la mortalité de l'hôte et le degré d'agrégation du parasite. Si *E. granulosus* augmente la vulnérabilité à la prédation chez l'orignal, la distribution du parasite dans une population d'orignaux qui subit une forte pression de prédation devrait être moins agrégée que dans une population d'orignaux avec une

faible pression de prédation. Nous avons comparé la distribution d'*E. granulosus* chez les orignaux dans des zones où la prédation par les loups est faible, modérée et élevée, en utilisant des données déjà publiées (Messier et al. 1989). Nos résultats indiquent que l'agrégation du parasite était moindre dans une zone de forte prédation, ce qui est cohérent avec l'hypothèse qu'une forte infection par *E. granulosus* prédispose les orignaux à la prédation par les loups.

MATERIEL ET METHODES

Les données ont été recueillies dans le cadre d'une étude exhaustive sur les interactions orignal-loup (Messier 1985a, 1985b ; Messier et Crête 1985 ; McNeill et Rau 1987 ; Messier et al. 1989). Voir Messier et al. (1989) pour une description complète des méthodes. L'étude a été menée dans le sud-ouest du Québec, au Canada (47°N, 77°W ; voir Fig. 1 dans Messier 1985b). La zone d'étude peut être divisée en trois zones de densité d'orignaux (L, M et H) résultant de la variation de la pression de chasse (Tableau 1 ; Messier et Crête 1985 ; Crête et al. 1986). Les taux de prédation (i.e. proportion d'orignaux tués par les loups par année) ont augmenté de 6,1%/an dans la zone L, à 10,7%/an dans la zone M, pour finalement atteindre 19,3%/an dans la zone H (Tableau 1 ; Messier et al. 1989). Des poumons d'orignaux ont été recueillis auprès de chasseurs de chacune des trois zones en septembre et octobre 1985. L'âge des orignaux a été déterminé à partir des modèles de remplacement des dents ou par les anneaux de cémentation des incisives. Les poumons ont été tranchés (~1 cm d'épaisseur) et palpés pour localiser les kystes, qui ont ensuite été excisés, comptés et pesés. Nous reconnaissons que ces échantillons sont peu susceptibles d'être aléatoires en ce qui concerne l'abondance des parasites (Rau et Caron 1979), mais ce biais est très probablement conservateur (c'est-à-dire qu'il réduit notre capacité à détecter un effet). Nous reviendrons sur ce point dans la discussion.

L'agrégation dans les populations peut être évaluée à l'aide de plusieurs techniques (voir la revue dans Krebs 1999). Krebs (1999) a fait valoir qu'un indice d'agrégation ne devrait pas être affecté par la taille de l'échantillon ou la densité des observations. Parmi les indices d'agrégation couramment utilisés (rapport variance/moyenne, exposant binomial négatif, coefficient de Morisita, coefficient de Morisita standardisé et coefficient de Green), seul le coefficient de Green (pour des tailles d'échantillon >50) et le coefficient de Morisita standardisé répondent à ces deux critères (Myers 1978 ; Krebs 1999). Nous avons utilisé le coefficient de dispersion de Green (C) comme indice d'agrégation des parasites dans la population d'orignaux (Green 1966). L'avantage de cette méthode est l'utilisation de trois variables couramment rapportées dans la littérature. Le nombre moyen de parasites par orignal ($\sum x/N$) dans un échantillon de N orignaux et la variance

$$\left(\overline{s^2} = \left(\sum x^2 - (\sum x)^2/N \right) / (N - 1) \right)$$

associée sont utilisés pour calculer le coefficient de dispersion de Green comme suit :

$$C = \left(\left(\overline{s^2} / \left(\sum x/N \right) \right) - 1 \right) / \left(\sum x - 1 \right)$$

Il existe donc un risque de résultat erroné. Nous avons abordé ce potentiel en normalisant pour l'effort en estimant quelle serait la valeur de C dans la zone H s'il n'y avait que 40 échantillons de cette zone (le point médian approximatif des tailles d'échantillon pour les zones L et M). Nous avons sélectionné au hasard 10 000 groupes de 40 parmi les 137 orignaux examinés dans la zone H (échantillonnage sans remplacement), et pour chacun des 10 000 groupes de 40, nous avons calculé C pour générer la distribution attendue des valeurs de C si nous n'avions examiné que 40

originaux de la zone H. Nous avons ensuite testé si les valeurs de C pour les zones L et M étaient probables à partir de cette distribution bootstrapped en utilisant un test pour comparer un seul échantillon contre une distribution d'échantillon (Eq. 9.5 dans Sokal et Rohlf 1995).

Comme la taille des échantillons était insuffisante pour stratifier l'analyse par âge sur les trois sites d'étude, les changements liés à l'âge dans l'agrégation des parasites pourraient potentiellement confondre nos résultats. Par conséquent, nous avons testé une différence dans la distribution des âges entre les zones L et H en utilisant un test de Kolmogorov-Smirnov (Siegel et Castellan 1988). Nous avons choisi ce test car nous nous attendions à voir la plus grande différence dans la distribution des âges entre les deux zones en raison des taux disparates de prédation et de pression de chasse (Tableau 1). En cas d'erreur de type I dans cette analyse, nous avons examiné la relation entre l'âge et l'agrégation des parasites pour l'échantillon plus large de la zone H. Nous avons regroupé toutes les classes d'âge dans chaque zone si nous n'avons pas pu détecter une différence dans la distribution des classes d'âge et si nous n'avons pas trouvé d'effet de l'âge sur l'agrégation.

RESULTATS

Aucun kyste n'a été trouvé chez les animaux âgés de moins d'un an (Messier et al. 1989). Il n'a pas été possible de déterminer si cela était le résultat d'un développement immature du parasite ou d'une faible exposition aux stades infectieux. Par conséquent, les faons ont été exclus de l'analyse comme dans Messier et al. (1989). Nous n'avons pas réussi à détecter une différence dans les distributions d'âge entre les zones L et H (test K-S, $D_{max} = 0,17$, $P > 0,1$; Fig. 1). De plus, nous avons constaté qu'il n'y avait pas de relation entre la classe d'âge et le degré d'agrégation dans la zone H (classe d'âge *vs* C ; corrélation produit-moment de Pearson, $r = 0,08$, $P = 0,89$, $n = 6$). Par conséquent, tous les individus (>1 an) ont été regroupés pour comparer l'agrégation des parasites dans les trois zones d'étude.

La prévalence (c.-à-d. la proportion de la population d'originaux qui est infectée) d'*E. granulosus* était de 32%, 29% et 59% dans les zones L, M et H, respectivement (Messier et al. 1989 ; Tableau 1). L'intensité moyenne (c.-à-d. le nombre moyen de kystes par original infecté) de l'infection a augmenté de 7,2 kystes dans la zone L, en passant par 13,3 kystes dans la zone M, jusqu'à 28,3 kystes dans la zone H (Tableau 1).

Tableau 1. Caractéristiques des trois zones d'étude adjacentes (L, M et H) du sud-ouest du Québec où des poumons d'originaux ont été recueillis pour cette étude. Les données sur la population d'originaux proviennent de Messier et al. (1989). Le coefficient de dispersion de Green est indiqué par C . Les erreurs standard sont indiquées entre parenthèses

	Study area		
	L	M	H
Moose population characteristics			
Moose density (moose/km ²)	0.17	0.23	0.37
Hunting rate (%/year)	20–25	20–25	3–4
Wolf density (wolves/100 km ²)	0.36	0.82	1.38
Predation rate (%/year)	6.1	10.7	19.3
<i>Echinococcus granulosus</i> population characteristics			
Number of moose examined	37	45	131

La population d'*E. granulosus* était fortement agrégée dans les trois zones : moins de 15% des orignaux des zones L, M et H abritaient respectivement 89,5%, 76,7% et 74,4% de la population de parasites. Après avoir contrôlé la taille de l'échantillon, le coefficient de dispersion C de Green était plus grand dans la zone L que dans la zone H ($t=1,574$, $P=0,06$; Tableau 1) indiquant un degré d'agrégation plus faible dans la zone H. Nous n'avons pas pu détecter de différence dans le C entre les zones M et H ($t=0,19$, $P=0,42$).

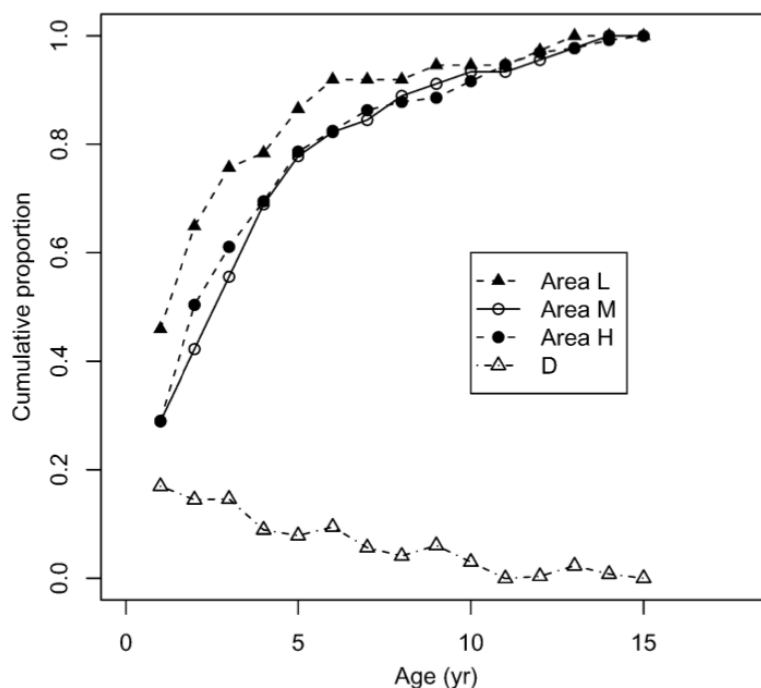


Fig. 1 Distribution cumulative des âges des orignaux examinés pour l'infection à *E. granulosus* dans le sud-ouest du Québec. La taille des échantillons d'orignaux était de 37, 45 et 131 pour les zones L, M et H respectivement. D fait référence à la différence absolue entre les distributions d'âge cumulatives des zones L et H

DISCUSSION

Nous avons constaté que les *E. granulosus* chez les orignaux du sud-ouest du Québec étaient plus agrégés dans une zone à faible taux de prédation par les loups (zone L) par rapport à une zone à forte prédation (zone H). Il n'y a aucune raison a priori de s'attendre à ce qu'une intensité moyenne élevée soit associée à une forte agrégation puisqu'un degré d'agrégation donné peut être associé à différentes intensités moyennes et vice versa (Pennycuik 1971). Par exemple, la distribution agrégée la plus extrême de parasites aurait tous les parasites dans un individu, et aucun dans le reste de la population. Il importe peu qu'il y ait 20 ou 200 parasites dans cet individu, car les deux sont également agrégés (par exemple, le C de Green et le coefficient de Morisita normalisé =1 ; Krebs 1999), bien que l'intensité moyenne change d'un ordre de grandeur.

Il existe des preuves théoriques (Anderson et Gordon 1982 ; Rousset et al. 1996) et empiriques (par exemple Gordon et Rau 1982 ; Adjei et al. 1986) que la mortalité des hôtes induite par les parasites entraîne une réduction de l'agrégation des populations de parasites. Cette réduction de l'agrégation peut être observée dans les indices d'agrégation spécifiques à l'âge (e.g., Rousset et al. 1996) ou dans les séries temporelles (e.g., Gordon et Rau 1982). Comme nous avons observé une relation inverse similaire entre le taux de prédation et l'agrégation des parasites, nous supposons que les orignaux fortement infectés subissent un risque accru de prédation par les loups.

Cependant, comme cette étude est basée sur un nombre limité de sites et repose sur une méthode de substitution, il est important de considérer d'autres explications pour nos résultats.

Il est peu probable que les densités accrues d'originaux et de loups dans la zone H causent directement une diminution de l'agrégation des parasites. D'abord, la densité d'originaux à elle seule n'a probablement pas d'effet sur l'agrégation des parasites, puisque les parasites ne sont pas transmis directement entre les originaux. De plus, l'abondance accrue des stades infectieux d'*E. granulosus* associée à l'augmentation de la densité des loups ne peut pas expliquer nos résultats puisqu'une augmentation du taux d'infection n'entraîne pas une diminution de la dispersion (par exemple, Fig. 2 dans Rousset et al. 1996). Enfin, la prédation dépendante de la densité en l'absence de vulnérabilité à la prédation induite par le parasite ne réduit pas l'agrégation des parasites (Rousset et al. 1996).

Le degré d'agrégation peut également diminuer lorsque la mortalité parasitaire intra-hôte est dépendante de la densité (Anderson et Gordon 1982). Bien que nous ne puissions pas tester directement cette relation avec ces données, nous soutenons qu'il est peu probable que la mortalité parasitaire dépende de la densité chez l'hôte intermédiaire d'un système à transmission trophique (sensu Lafferty 1999), où tout facteur qui augmente la probabilité de transmission à l'hôte définitif est adaptatif.

Les schémas d'utilisation de l'espace par les loups pourraient affecter la distribution des parasites dans la population d'originaux car l'hétérogénéité spatiale des stades infectieux des parasites peut créer une distribution agrégée dans la population hôte (par exemple, Janovy et Kutish 1988 ; Keymer et Anderson 1979). Les loups regroupent leurs activités autour des sites d'abattage (Messier 1985a ; Gray 1993), par conséquent les fèces et les œufs infectés d'*E. granulosus* qui y sont associés seront également regroupés dans l'espace. Cependant, Messier (1985a) a constaté que les petites meutes à faible densité de loups utilisaient leurs territoires de manière plus intensive que celles à forte densité. Ceci aurait pour effet de distribuer les fèces sur l'ensemble du territoire. De plus, nous avons mesuré l'agrégation des emplacements radio-téléométriques de deux meutes de loups autour des sites de prédation hivernaux (populations à faible et forte densité ; Fig. 5 de Messier 1985a). Nous avons superposé une grille de 2×2 km sur les sites d'hiver de chaque meute et déterminé la distribution de fréquence des emplacements radio-téléométriques (nombre d'emplacements par 4 km²). Les emplacements de loups ont montré un degré d'agrégation similaire à faible et à forte densité (faible densité : $C = 0,028$, $n = 203$; forte densité : $C = 0,028$, $n = 146$). Ceci suggère que les fèces et les œufs d'*E. granulosus* n'auraient pas une distribution plus agrégée à de faibles densités de loups, écartant ainsi les modèles d'utilisation de l'espace des loups comme **facteur de confusion**.

Rau et Caron (1979) ont présenté des preuves que les originaux fortement infectés par *E. granulosus* peuvent avoir un risque accru d'être tués par des chasseurs humains. Ceci pourrait potentiellement affecter nos résultats, puisque les données présentées ici sont basées sur des enquêtes auprès des chasseurs et que les taux de chasse variaient entre les trois zones (Tableau 1). L'abattage sélectif d'originaux fortement infectés par les chasseurs humains devrait entraîner un degré moindre d'agrégation des parasites dans une zone où la mortalité par chasse est élevée par rapport à une zone où la mortalité par chasse est faible, de la même manière que la prédation. Dans cette étude, la zone où la mortalité par chasse était la plus élevée (zone L) présentait également le plus haut degré d'agrégation des parasites (Tableau 1). Par conséquent, la chasse humaine sélective n'a pas

été aussi efficace pour réduire l'agrégation des parasites dans la zone L que la prédation par les loups dans la zone H. Par conséquent, nous avons trouvé une corrélation négative entre la prédation par les loups et le degré d'agrégation des parasites malgré l'effet de confusion de la chasse humaine.

Dans cette analyse, nous avons regroupé les orignaux entre les classes d'âge en raison de la taille relativement petite des échantillons dans chaque région. Ce faisant, nous faisons plusieurs hypothèses sur les relations entre l'agrégation des parasites et la vulnérabilité à la prédation. Ce regroupement nécessite l'hypothèse que la courbe de la relation entre l'âge et l'agrégation parasitaire ne varie pas entre les trois zones d'étude ; seule la hauteur de la courbe est affectée. Comme la vulnérabilité à la prédation chez l'original est clairement liée à l'âge dans cette région (Messier et Crête 1985), l'effet d'une forte infection parasitaire sur le risque de prédation peut ne pas être constant entre les classes d'âge (c.-à-d. qu'un jeune animal fortement infecté peut être moins vulnérable à la prédation qu'un animal plus âgé ayant une charge parasitaire équivalente). Par conséquent, en regroupant les classes d'âge, nous supposons qu'un effet interactif âge-parasite sur la vulnérabilité est similaire pour les trois zones d'étude. Nos données sont insuffisantes pour tester cette hypothèse ; cependant, nous pensons être protégés contre un éventuel effet de confusion car nous n'avons pas détecté de différences dans la distribution des âges entre les zones L et H. Cependant, si ce résultat reflète une erreur de type I, il est important de noter deux autres aspects de ces données. **Premièrement**, nous n'avons pas pu détecter de relation entre l'âge et l'agrégation des parasites dans l'échantillon plus important de la zone H, ce qui suggère que l'âge ne joue peut-être pas un rôle de confusion. **Deuxièmement**, même si nous n'avons pas réussi à détecter une véritable relation entre l'âge et l'agrégation des parasites, Rousset et al. (1996) ont montré que l'agrégation des parasites augmente avec l'âge, soit dans toute la distribution (taux d'infection distribué en loi Poisson), soit qu'elle diminue seulement dans les classes d'âge plus élevées (taux d'infection distribué par binôme négatif). La différence entre les distributions cumulées par âge dans les zones L et H est la plus grande pour les jeunes animaux et diminue avec l'âge (voir D dans la Fig. 1). Ceci indique que, toutes choses égales par ailleurs, la zone L devrait avoir une distribution de parasites moins agrégée que les autres zones car elle est relativement plus jeune. Cependant, comme la population de parasites dans la zone L était la plus agrégée, nous pensons que nos résultats sont conservateurs.

Hudson et al. (1992) ont démontré que la prédation d'individus fortement infectés pouvait réduire le rôle régulateur du parasite et augmenter la taille de la population hôte lorsque les parasites ont un cycle de vie direct. Cependant, dans les systèmes où le parasite dépend de la prédation pour entrer dans l'hôte définitif, la prédation pourrait exacerber le rôle du parasite comme facteur de régulation. La prédisposition des proies fortement infectées (hôtes intermédiaires) à la prédation augmenterait la transmission à l'hôte définitif prédateur et donc la taille globale de la population parasitaire. Messier et al. (1989) ont démontré que la prévalence et l'intensité d'*E. granulosus* dans les populations d'orignaux étaient liées à la densité de loups (Tableau 1). Ils ont avancé qu'une augmentation de la densité et du taux de consommation des loups augmenterait la contamination des œufs dans l'environnement et donc l'exposition des orignaux aux stades infectieux (Messier et al. 1989). Une relation positive entre l'intensité du parasite et la vulnérabilité à la prédation faciliterait la transmission, augmenterait la prévalence et diminuerait la condition physique globale des orignaux. Il semble même possible que la présence de ténias soit nécessaire à la persistance de la population de loups dans certaines circonstances (R.O. Peterson cité par Hadelier et Freedman 1989).