

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
NICOLE DUBOIS

EFFET DE L'INTRODUCTION DU MEUNIER NOIR, *Catostomus commersoni*, SUR LA
FAUNE PARASITAIRE DE L'OMBLE DE FONTAINE, *Salvelinus fontinalis*

DÉCEMBRE 1994

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RÉSUMÉ

Le Meunier noir, *Catostomus commersoni*, a été introduit dans plusieurs lacs à Omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, du bouclier laurentien (Québec, Canada). Le but de cette étude consistait à évaluer l'impact de ces introductions sur la faune parasitaire de l'Ombles de fontaine. Trois lacs contenant seulement de l'Ombles de fontaine et trois lacs contenant de l'Ombles et du Meunier noir ont été étudiés. Les objectifs étaient (1) déterminer si les parasites du Meunier noir ont colonisé les lacs relativement oligotrophes de ce milieu; (2) établir s'il y a eu échange de parasites entre les Meuniers noirs et les Ombles de fontaine et (3) étudier l'effet de la diète de l'Ombles de fontaine sur sa faune parasitaire, puisqu'en présence de Meunier noir l'Ombles déplace sa niche alimentaire du zoobenthos au zooplancton. Douze espèces de parasites ont été identifiées chez le Meunier noir: *Anonchhaptor anomalus*, *Lissorchis attenuatum*, *Glaridacris laruei*, *Philometroides huronensis*, *P. nodulosa*, *Octospinifer macilentus*, *Pomphorhynchus bulbocolli*, *Actinobdella inequiannulata*, *Crepidostomum farionis*, *Ligula intestinalis*, *Contracaecum* sp. et *Raphidascaris acus*. Le trématode *C. farionis* est un parasite de l'Ombles de fontaine, *R. acus* a probablement été introduit par le Ventre rouge du nord tandis que *L. intestinalis* et *Contracaecum* sp. ont pu être introduits par un oiseau ou par le Meunier noir. Les huit autres espèces ont été introduites par le Meunier noir. Les 11 espèces de parasites suivantes ont été identifiées chez l'Ombles de fontaine: *Crepidostomum farionis*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Eubothrium salvelini*, *Contracaecum* sp., *Raphidascaris acus*, *Sterliadochona ephemeridarum*, *Echinorhynchus lateralis*, *Salmincola edwardsii*, *Apophallus* sp., *Tetracotyle* sp. et *Diplostomulum* sp. Ici *Contracaecum* sp. est le seul parasite qui a peut-être été introduit par le Meunier noir et échangé à l'Ombles de fontaine. La rareté des échanges de parasites du Meunier à l'Ombles serait principalement liée aux différences taxonomiques,

physiologiques (au niveau de la digestion) et écologiques (au niveau de la distribution spatiale et de la diète) qui existent entre les deux espèces de poissons. Le Meunier noir affecte peu la composition en espèces de la faune parasitaire de l'Ombre de fontaine mais il influence le nombre d'individus présents par espèce de parasites. Les Ombles de fontaine vivant avec le Meunier noir ont significativement plus de parasites transmis par le zooplancton (*Diphyllbothrium ditremum* et *Eubothrium salvelini*) et significativement moins de parasites transmis par le zoobenthos (*Crepidostomum farionis* et *Sterliadochona ephemeridarum*) que les Ombles de fontaine vivant en allopatrie. Ces différences seraient en relation avec le déplacement de niche alimentaire des Ombles de fontaine lorsqu'ils sont retrouvés en sympatrie avec le Meunier noir. *Salmincola edwardsii* est disparu des trois populations sympatriques. Une hypothèse suggérée pour expliquer cette situation est que le Meunier noir affecte le comportement de l'Ombre de fontaine de telle sorte qu'il n'entre plus en contact avec les copépodites du parasite. Certains facteurs propres aux lacs telles la profondeur et l'importance de la zone littorale ont pu avoir un effet sur les résultats obtenus, par exemple pour *Apophallus* sp., *Tetracotyle* sp. et *Diplostomulum* sp., en agissant sur les relations hôtes parasites entre les poissons, les oiseaux et (ou) les mammifères utilisant les zones humides.

AVANT-PROPOS

Suite aux réformes effectuées en septembre 1991, concernant les exigences relatives à l'obtention du diplôme de 2e cycle en Sciences de l'environnement, les étudiants peuvent maintenant présenter leurs résultats sous forme d'articles scientifiques plutôt que sous forme du mémoire traditionnel, comme il était obligatoire par le passé.

Il a été convenu avec mes deux codirecteurs de recherche, Pierre Magnan et David J. Marcogliese, qu'un article issu de mon projet serait soumis à des revues scientifiques. Le présent mémoire comprend donc cet article scientifique (chapitre I) auquel nous avons ajouté la problématique, présentée lors de la remise du protocole de recherche en avril 1992, et une revue de littérature mise à jour.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes codirecteurs les Docteurs Pierre Magnan et David J. Marcogliese pour leur disponibilité, leur soutien et leurs précieux conseils qui ont largement contribué à ma formation scientifique. Je remercie aussi le Docteur Dan McLaughlin, de l'Université Concordia, qui m'a enseigné la parasitologie et qui m'a gentiment accueillie dans son laboratoire, me permettant de me pratiquer à identifier des parasites. La complémentarité disciplinaire et la belle collaboration de mes codirecteurs m'ont permis de côtoyer des gens de deux milieux différents: l'Université du Québec à Trois-Rivières et l'Institut Maurice Lamontagne. Chacun de ces milieux a constitué une source d'enrichissement personnel et scientifique remarquable. Parmi les personnes de l'Université du Québec à Trois-Rivières qui ont joué un rôle clé au cours de ma maîtrise, je voudrais remercier Pierre East, Michèle Lapointe, Jean-François Duchesne et son équipe qui m'ont apporté une aide précieuse et irremplaçable pour mon terrain. Un merci spécial à Patrice Hamel avec qui j'ai échantillonné les populations allopatriques et sans qui je serais probablement encore en train de chercher ce que j'ai oublié. Parmi les gens de l'Institut Maurice Lamontagne, je tiens à remercier Elaine Albert pour son aide et ses conseils et Johanne Guérin qui m'a grandement aidée en disséquant les Meuniers noirs. Merci aussi à Mark Siddall qui a identifié *Actinobdella inequiannulata* et au Docteur John S. Mackiewicz qui a identifié *Glaridacris laruei*. Merci à tous les membres du Laboratoire de Recherche sur les Communautés Aquatiques de l'Université du Québec à Trois-Rivières et aux gens du département de Parasitologie de l'Institut Maurice Lamontagne qui ont contribué à faire de mes années de maîtrise de belles et enrichissantes années.

Je remercie enfin le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada de m'avoir consenti, par le biais d'une bourse d'excellence, le soutien financier nécessaire à la poursuite de mes études supérieures.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
RÉSUMÉ	ii
AVANT-PROPOS	iv
REMERCIEMENTS.....	v
TABLE DES MATIÈRES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
LISTE DES FIGURES.....	x
1. INTRODUCTION	1
1.1 Problématique	1
1.2. Revue de la littérature.....	2
1.2.1 Principaux patrons et facteurs responsables de la composition et de la richesse de la faune parasitaire chez les poissons.....	3
1.2.1.1 Composition de la faune parasitaire des poissons.....	4
1.2.1.2 Richesse en espèces de parasites	9
1.2.2 Colonisation des lacs par les parasites	11
1.2.3 Échanges de parasites entre hôtes.....	15
1.2.4 Effets de la diète sur la composition de la faune parasitaire des poissons	17
CHAPITRE I	
EFFET DE L'INTRODUCTION DU MEUNIER NOIR, <i>Catostomus</i> <i>commersoni</i> , SUR LA FAUNE PARASITAIRE DE L'OMBLE DE FONTAINE, <i>Salvelinus fontinalis</i>	22

2.1	Résumé.....	23
2.2	Introduction.....	24
2.3	Matériel et Méthodes.....	25
2.4	Résultats	30
2.5	Discussion	40
2.5.1	Colonisation des lacs par les parasites du Meunier noir.....	40
2.5.2	Parasites de l'Ombre de fontaine.....	43
2.5.3	Échanges de parasites du Meunier noir à l'Ombre de fontaine	44
2.5.4	Effets du changement de diète de l'Ombre de fontaine sur sa faune parasitaire	45
2.6	Remerciements	48
2.7	Références	48
3.	RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	54

LISTE DES TABLEAUX

Tableau

1. Caractéristiques générales des lacs étudiés.....	26
2. Prévalence de chacune des espèces de parasites retrouvées chez le Meunier noir (n = 10 Meuniers noirs par lac)	31
3. Prévalence et abondance (± 1 E. T.) de chacune des espèces de parasites de l'Ombre de fontaine (n = 20 Ombres par lac)	32
4. Prévalence de chacune des espèces de parasites retrouvées chez le Ventre rouge du nord (n = 10 Ventres rouges du nord par lac)	34
5. Nombre moyen ± 1 é. t. de parasites transmis par le zoobenthos et le zooplancton chez les Ombres de fontaine des trois populations allopatriques et des trois populations sympatriques. Les moyennes ont été comparées à l'aide d'un test de t de Student. Le test a été fait sur des données transformées (log x+1) mais les moyennes présentées ont été calculées avec les données brutes.	37

LISTE DES FIGURES

Figure

1. Agglomération hiérarchique (groupements moyens) sur les parasites transmis à l'Ombre de fontaine par sa diète. Les distances euclidiennes ont été calculées à partir des données d'abondance des parasites, transformées en $\log (x+1)$ 38
2. Agglomération hiérarchique (groupements moyens) sur l'ensemble des parasites de l'Ombre de fontaine. Les distances euclidiennes ont été calculées à partir des données d'abondance des parasites, transformées en $\log (x+1)$ 39

1. INTRODUCTION

1.1 Problématique

Malgré les 30 dernières années de recherche en la matière, les parasitologistes ignorent encore aujourd'hui quels sont, de façon précise, les mécanismes qui déterminent les communautés de parasites des poissons¹, de milieu lacustre. Au début, il y avait l'école de Wisniewski (1958) et Chubb (1963, 1964, 1970) tenante du raisonnement suivant: les parasites dépendent des poissons et l'occurrence de ces derniers dépend des conditions trophiques des lacs, donc la communauté de parasites des poissons dépend des conditions trophiques du lac. Puis, il y a eu l'école de Halvorsen (1971) et Wootten (1973) dont les résultats indiquaient que la communauté de parasites d'une espèce de poissons est constante, et ce même si l'hôte est retrouvé dans des conditions géographiques et (ou) limnologiques différentes. Depuis, plusieurs hypothèses ont été proposées mais le consensus semble être que l'élaboration des communautés de parasites est influencée par de multiples facteurs dont, entre autres, le niveau trophique du lac, sa morphométrie et l'abondance relative des hôtes.

Le présent projet s'est attardé plus particulièrement sur les facteurs susceptibles d'influencer la communauté de parasites d'une espèce de poissons, l'Omble de fontaine *Salvelinus fontinalis*, dans certains lacs du bouclier laurentien.

Six lacs de la réserve Mastigouche ont servi à l'étude. Certains de ces lacs ont la particularité d'avoir été l'objet d'introductions de poissons. En effet, il y a environ 50 ans, les pêcheurs utilisaient le Meunier noir, *Catostomus commersoni*, comme appât pour la pêche à l'Omble de fontaine, seule espèce piscicole à habiter ces lacs à l'époque. À la fin de leur

¹L'emploi de la majuscule dans ce texte suit la recommandation de Chabot et David (1986)

journée, les pêcheurs rejetaient souvent les poissons non utilisés à l'eau, ce qui a entraîné l'établissement de populations de Meuniers noirs. Ainsi, ce ne sont plus les conditions trophiques qui ont été le déterminant majeur de la communauté piscicole de ces lacs mais l'activité humaine. Il devenait alors intéressant d'étudier le changement potentiel de la communauté de parasites de ces poissons, en particulier de comparer la faune parasitaire de l'Omble de fontaine en situation allopatrique (sans espèces introduites) à celle de l'Omble de fontaine en situation sympatrique (vivant avec le Meunier noir). Le sort réservé aux parasites des Meuniers noirs, espèces typiques des lacs eutrophes vivant maintenant dans des eaux oligotrophes, devenait aussi un sujet d'étude intéressant.

Nous avons étudié la faune parasitaire des poissons de trois lacs contenant des populations allopatriques d'Omble de fontaine et de trois autres contenant des Ombles de fontaine vivant en sympatrie avec le Meunier noir. L'étude comportait les trois objectifs spécifiques suivants: (1) déterminer si les parasites des Meuniers noirs ont colonisé les lacs du bouclier laurentien, (2) établir si le Meunier noir a transmis des parasites à l'Omble de fontaine et (3) étudier l'effet du changement de la diète de l'Omble de fontaine sur sa faune parasitaire puisqu'en présence de Meunier noir, l'Omble déplace sa niche alimentaire du zooplancton au zoobenthos (Tremblay et Magnan 1991).

1.2. Revue de la littérature

Cette revue de littérature est divisée en quatre sections. La première constitue une revue des principaux patrons et facteurs responsables de la composition et de la richesse de la faune parasitaire chez les poissons. Les trois sections suivantes documentent chacun des facteurs analysés dans cette étude, soit la colonisation des lacs par les parasites, les échanges de parasites entre hôtes et les effets de la diète sur la composition de la faune parasitaire des poissons.

1.2.1 Principaux patrons et facteurs responsables de la composition et de la richesse de la faune parasitaire chez les poissons

Kennedy (1981) ainsi que Holmes et Price (1986) notent que traditionnellement l'ichtyoparasitologie s'intéresse à la cueillette de données comme la prévalence d'un parasite, son intensité moyenne d'infestation, la dynamique de sa population ou alors cherche à faire la liste des parasites d'une espèce de poissons en particulier. Wisniewski (1958) a été le premier à proposer l'étude des parasites au niveau de ce que Holmes et Price (1986) appellent la communauté composée². Il voulait déterminer s'il était possible d'anticiper la présence de toutes les espèces de parasites s'attaquant aux poissons étant données les caractéristiques d'un lac. En effet, si les caractéristiques d'un lac tel son niveau trophique permettent d'avoir une idée des espèces de poissons présentes et de leur abondance relative, il devrait alors être possible d'avoir une idée de la présence et de l'abondance des espèces de parasites qui dépendent des poissons. Son étude du lac Druzno, en Pologne, a été la première d'une série de travaux ayant pour objet de détecter et d'expliquer les patrons et les facteurs responsables de la composition et de la richesse de la faune parasitaire chez les poissons (Chubb 1963, 1964, 1970; Esch 1971; Halvorsen 1971; Wootten 1973; Leong et Holmes 1981; Price et Clancy 1983; Kennedy 1981, 1985; Kennedy *et al.* 1986a; Esch *et al.* 1988; Kennedy et Fitch 1990; Marcogliese et Cone 1991a; Guégan *et al.* 1992; Hartvigsen et Kennedy 1993). Dans le cadre de cette revue, les recherches qui ont mis l'accent sur la composition de la faune parasitaire des poissons seront présentées en premier, suivies de celles qui ont davantage insisté sur la richesse en espèces de parasites.

² Holmes et Price (1986) parlent d'une hiérarchisation des communautés de parasites où il y aurait, d'abord, l'infracommunauté (angl.: infracommunity) qui est la communauté de parasites d'un seul individu-hôte, puis la communauté composante (angl.: component community) qui est celle des parasites d'une population hôte et finalement, la communauté composée (angl.: compound community) qui regroupe tous les parasites du système.

1.2.1.1 Composition de la faune parasitaire des poissons

Chubb (1963, 1964, 1970) a identifié deux principaux facteurs responsables de l'inclusion ou de l'exclusion d'un parasite dans un environnement, soit la présence ou non des hôtes dont il a besoin au cours de son cycle vital et le degré de complexité de ce cycle, c'est-à-dire le nombre d'hôtes requis et la spécificité du parasite pour son hôte à chaque étape du cycle. Il a également souligné l'importance du lieu géographique et des conditions physico-chimiques du lac puisqu'ils jouent un rôle déterminant dans sa colonisation par les poissons et par leurs parasites. Bailey et Margolis (1987) ainsi que Conneely et McCarthy (1986) ont aussi noté l'importance de ces facteurs auxquels Conneely et McCarthy ont ajouté les habitudes alimentaires et les variations intraspécifiques de l'hôte, tels le sexe, l'âge et la taille, facteurs dont Dogiel (1961) avait déjà fait mention et qui agissent plutôt au niveau de l'infracommunauté. De plus, pour Chubb (1963, 1964, 1970) comme pour Wisniewski (1958), si une espèce-hôte est typique d'une communauté, alors ses parasites le sont aussi. Ainsi, Chubb répartit en trois classes les parasites de ses études: ceux des Salmonidés, caractéristiques comme leurs hôtes, des lacs oligotrophes; ceux du Brochet, *Esox lucius*, du Gardon, *Rutilus rutilus*, et de la Perchaude, *Perca fluviatilis*, caractéristiques des lacs eutrophes et ceux des Anguilles, *Anguilla anguilla*, qui n'ont ni les caractéristiques des parasites de la première classe ni celles des parasites de la deuxième classe.

Esch (1971) classifie les parasites selon le niveau trophique du lac mais en se basant sur les relations prédateurs-proies. Dans les lacs oligotrophes, les poissons sont généralement le dernier maillon des chaînes alimentaires et, par conséquent, les derniers hôtes auxquels les parasites peuvent avoir accès. C'est pourquoi la faune parasitaire de ces poissons est dominée par des individus adultes. Par contre, dans les lacs eutrophes, la présence fréquente des oiseaux et des mammifères introduit dans le système des parasites dont le cycle vital, avant de se terminer dans les oiseaux et les mammifères, passe par leurs proies, les poissons. La communauté de parasites de ces derniers est donc dominée par des individus au stade

larvaire, en attente de leur hôte définitif. Wisniewski (1958) a observé cette importance des parasites larvaires chez les poissons du lac Druzno, lac eutrophe servant de sanctuaire d'oiseaux. Leong et Holmes (1981) ont trouvé une proportion de parasites larvaires supérieure à celle normalement attendue pour des poissons de lacs oligotrophes. Ils ont expliqué ce résultat en disant que les relations prédateurs-proies étaient probablement différentes dans les lacs qui ont servi à leur étude, puisqu'ils étaient situés dans des régions plus sauvages que celles des lacs étudiés par Esch (1971) et Wisniewski (1958).

Marcogliese et Cone (1991b) ajoutent l'élément de profondeur à celui des conditions trophiques pour expliquer les différentes proportions de parasites adultes et larvaires dans les poissons. En effet, en autant qu'il soit peu profond, un lac oligotrophe peut attirer la sauvagine et les oiseaux en général vu l'accessibilité de son benthos. Ces auteurs concluent que la morphométrie d'un lac est un des éléments les plus importants et utiles à l'explication de la distribution des parasites.

Pour Halvorsen (1971) la morphométrie d'un lac, ses conditions trophiques et sa position géographique n'exercent aucune influence sur la composition de la faune parasitaire d'un poisson. Celle-ci ne dépendrait que de l'espèce de poissons elle-même. Ainsi, les relations hôtes-parasites seraient constantes peu importe les conditions environnementales, ce que des raisons d'ordre phylogénétique expliqueraient. Wootten (1973) est en accord avec Halvorsen mais ajoute que la distribution des hôtes intermédiaires est aussi un facteur important.

Leong et Holmes (1981) ont voulu trancher entre les deux écoles de pensées soit, d'une part, celle de Wisniewski et Chubb et, d'autre part, celle de Halvorsen et Wootten. Pour ce faire, ils ont étudié la communauté de parasites des poissons du lac Cold, en Alberta. Ils ont évalué l'envergure des échanges de parasites entre des hôtes d'espèces différentes puis ont comparé leurs résultats avec ceux d'autres études effectuées en Amérique du Nord. Si l'hypothèse de Halvorsen et Wootten est juste, il devrait y avoir peu ou pas d'échange de

parasites entre espèces différentes et une même espèce de poissons devrait toujours avoir la même faune parasitaire, qu'elle vive dans un lac du Yukon ou dans le lac Erié. Or les résultats obtenus vont à l'encontre de ces prédictions; les parasites des poissons appartenant à l'espèce dont les effectifs sont les plus importants dominent la communauté. De plus, les échanges de parasites entre les différentes espèces de poissons constituent une contribution importante à la richesse de leur faune parasitaire et cette dernière, pour une espèce de poissons donnée, varie d'un lac à l'autre.

Ces résultats ne réfutent pas nécessairement l'hypothèse de Halvorsen (1971) et Wootten (1973). En effet, Chubb (1970) a suggéré de séparer les parasites de tout hôte en trois catégories: une première, constituée de parasites géographiquement très répandus et pour lesquels un hôte spécifique est requis; une deuxième, comprenant des parasites un peu moins communs mais qui ont aussi besoin de cet hôte spécifique pour compléter leur cycle vital; puis une troisième, composée de parasites acquis lors d'échanges et qui n'ont pas besoin, à proprement parler, de cet hôte. L'hypothèse de Halvorsen et Wootten pourrait s'appliquer à la première catégorie de parasites, comme le proposent Marcogliese et Cone (1991a, 1991b). Le deuxième de ces articles indique que six espèces de parasites spécialistes des Salmonidés sont largement répandues dans les lacs de Terre-Neuve ce qui semble suggérer une composante phylogénétique à l'association hôte-parasite. Toutefois, la plupart des auteurs s'accordent pour dire que les communautés de parasites d'une espèce de poissons sont variables d'un lac à l'autre et que cette variation, ou individualité, dépend des conditions particulières régnant autour et dans le lac étudié.

Kennedy (1978a, 1981, 1985), Kennedy *et al.* (1986b) ainsi que Esch *et al.* (1988) reconnaissent cette variabilité. Pour eux, le déterminant majeur des communautés d'helminthes³ serait la colonisation et puisque celle-ci se ferait surtout au hasard, elle serait

³Kennedy (1981) préfère utiliser le terme parasitocénose et Janovy *et al.* (1992) préfèrent le terme assemblage puisque dans une communauté typique, les animaux sont dépendants les uns des autres; ils ne sont pas tous au même niveau trophique mais sont liés par des relations prédateurs-proies qui n'existent pas chez les parasites. Cependant, d'autres auteurs, dont Holmes et Price (1986), conservent tout de même le terme "communauté".

responsable de l'individualité des faunes parasitaires des lacs. On ne pourrait donc pas, comme voulaient le faire Wisniewski (1958) et Chubb (1963, 1964, 1970), prédire ou caractériser les communautés de parasites des milieux dulcicoles. Ce point de vue est appuyé par Hartvigsen et Kennedy (1993) qui ont comparé la richesse et la composition des communautés d'helminthes de Truites brunes, *Salmo trutta*, de 10 réservoirs situés près les uns des autres dans le sud-ouest de l'Angleterre. Malgré le fait que les réservoirs soient comparables à plusieurs points de vue, les communautés d'helminthes se ressemblent peu. Les auteurs concluent que les facteurs régionaux n'auraient pas assez de poids pour conférer une similitude à l'ensemble des communautés d'helminthes des divers réservoirs. Les facteurs locaux, incluant les introductions, colonisations et extinctions au hasard, seraient plus forts et favoriseraient l'individualité des communautés de parasites. Les assemblages de parasites métazoaires chez les poissons seraient donc, par nature, imprévisibles.

Il est bien établi, en écologie générale, que peu importe les mécanismes et les interactions qui structurent les communautés, elles sont composées d'espèces communes et d'autres rares (Hartvigsen et Halvorsen 1994). Les espèces abondantes localement et abondantes dans leur région sont appelées espèces principales et celles qui sont rares localement ainsi que dans leur région sont les espèces satellites⁴ (Hanski 1982). Les patrons d'abondance et de distribution de ces deux types d'espèces peuvent s'expliquer par l'hypothèse de l'effet de sauvetage⁵ (Hanski 1991) qui suppose que le taux d'extinction sur une parcelle est une fonction décroissante de la taille de la population s'y trouvant. De plus, le taux d'émigration serait une fonction croissante de la taille de la population occupant une parcelle, d'où la corrélation existant entre l'abondance locale et la distribution régionale. Nee *et al.* (1991) ont proposé une hypothèse alternative que Hanski (1991) a nommée l'hypothèse de la capacité de support⁶. Selon cette dernière, chaque espèce possède sa propre capacité de support locale et lorsqu'une espèce atteint une taille de population élevée sur une parcelle, elle aura un taux

⁴Espèces principales (ang.: core species); espèces satellites (ang.: satellite species)

⁵Hypothèse effet de sauvetage (ang.: rescue effect hypothesis).

⁶Hypothèse de la capacité de support (ang.: carrying capacity hypothesis).

d'extinction plus bas et (ou) un taux de colonisation plus grand qu'une espèce similaire dont la taille de la population serait plus faible. La principale difficulté au niveau de l'application du concept de Hanski semble être la détermination des espèces principales et des espèces satellites (Holmes 1987). Par exemple, Hartvigsen et Halvorsen (1993) ont mené une étude sur les parasites de la Truite brune en Norvège et ont trouvé des parasites "intermédiaires", c'est-à-dire abondants dans leur région mais peu abondants localement, et vice versa. Néanmoins, leur étude a démontré que les espèces principales ont une meilleure capacité de dispersion et de colonisation que les espèces rares, ce qui appuie l'hypothèse de l'effet de sauvetage.

Holmes (1987) utilise le concept d'espèces principales et satellites pour expliquer la composition des infracommunautés. Ces dernières seraient des échantillons tirés de deux communautés d'helminthes plus vastes; celle de la population hôte, qui fournit les espèces principales (essentiellement des parasites spécialistes) et celle de la communauté de l'hôte, qui fournit les parasites généralistes et les espèces satellites. La richesse de ces communautés serait affectée par divers facteurs historiques, écologiques et évolutionnistes.

Janovy *et al.* (1992) estiment que les facteurs évolutionnistes, telle la compatibilité biochimique et physiologique entre un hôte et un parasite, sont responsables de la présence du parasite chez l'hôte tandis que les facteurs écologiques, comme les conditions environnementales locales, sont responsables de sa prévalence. Les événements écologiques peuvent agir sur les caractères liés à l'évolution et influencer l'assemblage des parasites d'un hôte. Par exemple, la prévalence d'un parasite peut chuter chez son hôte final si des conditions abiotiques défavorables entraînent une baisse de la population de l'hôte intermédiaire. Dobson et Pacala (1992) arrivent à des conclusions semblables dans leur étude des parasites des lézards *Anolis* dans les Antilles. La distribution des espèces de parasites chez les lézards dépend (1) de leur type de cycle vital (caractéristique liée à l'évolution) et (2) des événements écologiques, comme les colonisations et extinctions qui se font au hasard.

Le premier facteur détermine les patrons d'abondance relative d'un parasite dans une île ainsi que son habilité à coloniser d'autres îles et le deuxième facteur détermine l'absence ou la présence d'une espèce sur une île.

Pour Hartvigsen et Halvorsen (1994), l'abondance et la distribution des parasites de poissons d'eau douce dépendent de plusieurs facteurs qui diffèrent selon l'échelle considérée. Les facteurs importants au niveau de l'hôte sont l'immunologie et la compétition interspécifique. Au niveau du lac, les paramètres importants sont l'immigration et la composition faunique mais au niveau du cours d'eau ce sont les liens entre les différentes parcelles et l'immigration des hôtes tandis qu'au niveau de la région, ce sont le climat et la géologie. Tous les facteurs mentionnés précédemment par les autres auteurs peuvent s'insérer à un niveau ou à un autre parmi ceux proposés par Hartvigsen et Halvorsen. Ces derniers soulignent qu'il faut faire attention à l'échelle à laquelle une étude est menée car les conclusions peuvent changer selon l'échelle considérée: ce qui est important à un niveau peut ne pas l'être à un autre.

1.2.1.2 Richesse en espèces de parasites

La théorie de la biogéographie des îles, développée par MacArthur et Wilson (1967), stipule que la richesse en espèces d'une île dépend de l'équilibre entre le taux de colonisation des espèces et leur taux d'extinction. Elle se base sur les deux observations empiriques suivantes: les plus grandes îles sont celles qui peuvent abriter le plus grand nombre d'espèces et les îles les plus près du continent, qui sont les plus faciles d'accès par les colonisateurs, peuvent abriter un nombre plus élevé d'espèces que les îles plus éloignées.

En parasitologie, le concept d'île peut être associé, par exemple, à un individu hôte, une population hôte ou une espèce hôte. Plusieurs parasitologistes ont utilisé la théorie de la biogéographie des îles pour expliquer avec plus ou moins de succès leurs résultats (ex.: Dritschilo 1975; Kennedy 1978a, 1978b; Freeland 1979; Kennedy *et al.* 1986b; Marcogliese

et Cone 1991b). Des difficultés ont été relevées à chaque niveau d'application de la théorie (Kuris *et al.* 1980). Quoi qu'il en soit, Price et Clancy (1983) ont opté d'étudier la distribution de l'hôte comme étant l'île et, à partir de données puisées dans la littérature, ont observé que 68% de la variance du nombre d'espèces de parasites par espèce de poissons en Grande-Bretagne était expliquée par l'aire de distribution. Gregory (1990) apporte deux critiques à cette étude: la première est que les auteurs n'ont pas tenu compte de l'effort d'échantillonnage qui, indépendamment de la méthodologie utilisée, est corrélé positivement avec le nombre d'espèces de parasites trouvés chez un hôte. La deuxième critique tient au fait que Price et Clancy n'ont pas évalué l'impact que pouvaient avoir les liens phylogénétiques entre les espèces de poissons sur la richesse de leur faune parasitaire. Guégan et Kennedy (1993) ont repris les calculs de Price et Clancy mais en apportant les corrections suggérées par Gregory en plus de soustraire à l'analyse les sept espèces de poissons introduites en Grande-Bretagne. Leurs résultats n'indiquent aucune corrélation entre la richesse de la communauté de parasites des 25 espèces de poissons restantes et leur aire de distribution. Les espèces introduites étaient largement responsables de la corrélation obtenue par Price et Clancy. C'est pourquoi Guégan et Kennedy ne favorisent pas la théorie de la biogéographie des îles mais préfèrent l'hypothèse selon laquelle la richesse en helminthes est proportionnelle au temps écoulé depuis l'arrivée de l'espèce hôte dans son milieu. Hartvigsen et Halvorsen (1994) considèrent que Price et Clancy, d'une part, et Guégan et Kennedy, d'autre part, arrivent à des conclusions différentes parce que leurs études ont été réalisées à des échelles différentes. Les premiers ont calculé la richesse en parasites en faisant la somme de toutes les espèces de parasites identifiées chez un hôte en Grande-Bretagne alors que les deuxièmes ont utilisé le nombre d'espèces de parasites dans la communauté composante la plus riche. Or, les processus et les paramètres importants à une échelle peuvent ne pas être importants à une autre échelle, d'où les résultats et les interprétations différentes.

En choisissant la superficie du lac comme "île", Kennedy (1978a) a pu expliquer 86% de la variance du nombre d'espèces de parasites de la Truite brune en Grande-Bretagne.

Hartvigsen et Halvorsen (1993) ont étudié les parasites de la Truite brune dans quatre lacs du nord de la Norvège et ils ont obtenu une corrélation positive entre le nombre d'espèces de parasites infestant les Truites brunes et la superficie des lacs. Cette corrélation n'était pas significative dans l'étude de Leong et Holmes (1981). Marcogliese et Cone (1991b) ont noté que leurs grands lacs avaient une faune parasitaire plus riche que leurs petits; toutefois, leurs lacs de taille intermédiaire présentaient un nombre d'espèces similaire à celui noté dans les grands lacs alors qu'il aurait dû être inférieur. Dans leur étude de l'île Jersey, Channel Islands, Kennedy *et al.* (1986b) n'ont pas obtenu de résultats pouvant appuyer entièrement la théorie de MacArthur et Wilson (1967). Ils ont démontré que ces îles avaient un nombre d'espèces de parasites inférieur à celui du continent, mais ils n'ont pas observé de lien entre la grandeur de l'île ou son éloignement du continent et le nombre d'espèces de parasites qu'elle possédait. Ils ont conclu que les conditions locales et surtout la colonisation au hasard de ces milieux étaient les meilleurs éléments explicatifs des communautés de parasites observées.

1.2.2 Colonisation des lacs par les parasites

Lorsque de nouveaux parasites sont mentionnés dans un milieu, il s'agit le plus souvent de parasites pathogènes (voir par exemple Bauer et Hoffman 1976 ou Bauer 1991). Seulement quelques auteurs se sont intéressés à la colonisation de milieux par des parasites dans un contexte relativement semblable à celui abordé dans ce projet (Esch *et al.* 1988; Kennedy *et al.* 1991; Marcogliese 1992; Marcogliese et Cone 1991a).

Les espèces introduites apportent rarement tous leurs parasites avec elles et parmi les espèces qu'elles apportent, certaines mourront dans le transit et d'autres ne réussiront pas à s'établir dans le nouveau milieu, soit parce que la taille du propagule est trop petite ou parce que les hôtes intermédiaires requis sont absents (Guégan et Kennedy 1993). Dobson et Pacala (1992) expliquent que non seulement les hôtes doivent être présents, mais qu'ils doivent l'être en quantité suffisante. La valeur minimale de la densité d'hôtes à laquelle une

espèce de parasites peut s'établir dépend de la fécondité du parasite, de ses taux de transmission, de reproduction et de survie ainsi que de sa virulence. Les parasites avec une grande efficacité de transmission peuvent s'établir à de faibles densités de population d'hôtes; les espèces avec un taux de transmission moins efficace ou une virulence plus prononcée ont besoin de densités plus élevées pour les soutenir.

Esch *et al.* (1988) ont proposé une classification des parasites basée sur le potentiel colonisateur de ceux-ci. Ils ont partagé les parasites en deux groupes: les autogéniques et les allogéniques. Les premiers sont ceux dont l'hôte final est un poisson, alors que les deuxièmes terminent leur cycle vital dans un vertébré autre que les poissons, le plus souvent un oiseau ou un mammifère. Ainsi, un parasite autogénique ne peut coloniser un nouveau milieu que si un de ses hôtes (poisson ou hôte intermédiaire invertébré) migre ou est déplacé lors d'activités humaines. Ce type de parasite dominerait la faune parasitaire des Salmonidés. Un parasite allogénique, en plus de disposer des moyens de dispersion d'un parasite autogénique, peut être transporté par les oiseaux et les mammifères. Si ce parasite montre en plus une faible spécificité pour ses hôtes, son potentiel de colonisation sera accru et sa distribution devrait être encore plus vaste. La faune parasitaire des Cyprinidés serait dominée par des parasites allogéniques.

Esch *et al.* (1988) soulignent aussi que le potentiel de colonisation supérieur des espèces allogéniques n'est pas nécessairement toujours réalisé puisque deux facteurs peuvent l'influencer: le temps de résidence de l'hôte définitif dans le nouveau milieu et la grandeur des fenêtres de transmission (période durant laquelle un parasite peut s'établir avec succès dans l'hôte suivant). Ainsi, un parasite transporté par un oiseau dans un nouveau lac aura peu de chance de s'y établir si l'oiseau ne fait qu'un court séjour dans le milieu en plus de le faire à un moment où le parasite n'est pas prêt à infester l'hôte suivant.

Kennedy et Fitch (1990) ainsi que Kennedy *et al.* (1991) ont repris les idées de Esch *et al.* (1988) mais soulignent que le potentiel de colonisation des parasites autogéniques n'est

pas à sous-estimer, surtout de nos jours. En effet, les activités humaines jouent un rôle important dans les transferts de poissons, que ce soit pour des raisons de marketing, d'aménagement ou autres (Kennedy *et al.* 1991). À partir du moment où les poissons ont été transférés, le fait que leurs parasites soient autogéniques ou allogéniques n'a plus d'importance et ce qui compte, ce sont leurs qualités en tant que colonisateurs.

Bauer et Hoffman (1976) mentionnent que la facilité de transmission, c'est-à-dire la simplicité du cycle vital du parasite ou une vaste distribution du ou de ses hôte(s) intermédiaire(s), est une des qualités qu'un bon colonisateur devrait posséder, un peu comme Chubb (1963, 1964, 1970) l'avait déjà proposé. D'après Bauer et Hoffman, les monogènes seraient les parasites les plus faciles à transférer vu leur cycle vital direct (sans hôtes intermédiaires), suivis des cestodes et des nématodes dont plusieurs hôtes intermédiaires sont cosmopolitains et finalement, des trématodes, pour qui la complexité du cycle vital et le nombre d'hôtes intermédiaires requis (souvent deux ou plus) représentent une entrave à leur dissémination. Guégan *et al.* (1992) ajoutent que, tous taxons confondus, les parasites non spécialisés sont de meilleurs colonisateurs que ceux qui sont très spécialisés. Les résultats de Hartvigsen et Halvorsen (1993) indiquent que les espèces principales sont plus habiles que les espèces satellites à coloniser de nouveaux habitats.

Dans les huit lacs qu'ils ont étudiés à Terre-Neuve, Marcogliese et Cone (1991b) ont noté que les parasites autogéniques avaient généralement une distribution plus étendue que celle des parasites allogéniques. Les auteurs expliquent ce résultat, qui va à l'encontre de ce que Esch *et al.* (1988) ont proposé, par la simplicité des cycles vitaux des parasites autogéniques ainsi que par l'abondance et la vaste distribution de leur(s) hôte(s) intermédiaire(s), lorsqu'ils en ont. Kennedy et Fitch (1990) expliquent le grand succès colonisateur (prévalence de 100% et intensité moyenne d'infestation de 6,7 en moins d'un an) qu'un nématode autogénique, *Anguillicola crassus*, connaît en Grande-Bretagne de la façon suivante: le transport du parasite est facilité par les bateaux impliqués dans l'import-

export des anguilles (les hôtes définitifs); le potentiel reproducteur du parasite est élevé, son cycle vital est relativement simple, sa spécificité envers ses hôtes intermédiaires est faible, ses oeufs et ses larves L2 peuvent survivre et demeurer infectieux durant de longues périodes en eau douce, même sous plusieurs pH, et jusqu'à 2 semaines dans de l'eau de mer pure. *Anguillicola crassus* peut s'attaquer à toutes les tailles d'anguilles et se transmettre d'anguille à anguille; l'adulte est très spécifique à son hôte définitif mais ce dernier est largement distribué et peut tolérer plusieurs types d'habitats auxquels le parasite semble aussi être adapté. Il est donc possible, une fois le transport assuré, qu'un parasite autogénique soit aussi bon colonisateur qu'un parasite allogénique.

Qu'advient-il des espèces, poissons et parasites, qui étaient déjà présentes dans le lac au moment où un nouveau parasite arrive? Kennedy (1981, 1985) fournit une réponse avec son étude du Slapton Ley, un petit lac en voie d'eutrophisation situé au sud-ouest de l'Angleterre. Les parasites de trois espèces de poissons, soit la Perchaude, le Gardon et le Rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, ont été étudiés sur une période de onze ans, de 1966 à 1977. Or, en 1973, deux nouveaux parasites sont apparus pour la première fois: *Ligula intestinalis*, dans le Gardon et *Tylodelphys clavata* dans la Perchaude. Leur arrivée a coïncidé avec celle de grèbes, *Podiceps cristatus*, venues nicher près du lac. Ces oiseaux sont probablement responsables de l'introduction des deux parasites. À cette époque, le Gardon était le poisson dominant de la communauté et sa population avait atteint un niveau de surpeuplement, deux conditions qui ont favorisé une dispersion rapide de la ligule dans cette espèce. Dès lors, les effectifs de la population de Gardon ont diminué et ceux du Rudd ont augmenté. Ce dernier est un compétiteur du Gardon et, avant l'eutrophisation, il était l'espèce dominante du lac. Il semble aujourd'hui que le niveau d'infestation par la ligule détermine l'équilibre entre les deux espèces de poissons. *Tylodelphys clavata* pour sa part est rapidement devenu le parasite dominant de la Perchaude avec *T. podicipina*, aussi introduit par les grèbes, mais en 1978. L'impact de ces introductions ne s'est pas limité aux poissons mais a aussi affecté les parasites. En effet, les niveaux de *Diplostomum spathaceum* (dans le Gardon) ont augmenté

puis ont chuté alors que ceux de *D. gasterostei* et *Acanthocephalus clavula* (dans la Perchaude) ont tellement chuté qu'ils sont à peine détectables. Cette étude illustre bien l'importance que peut avoir la colonisation due au hasard dans l'élaboration et la richesse des communautés d'helminthes dans les écosystèmes aquatiques.

Les introductions d'hôtes dans de nouveaux milieux n'ont toutefois pas toujours un impact aussi notable. Kennedy *et al.* (1991) ont comparé, en Angleterre, deux groupes de réservoirs: un premier lié par des transferts récents de Truites arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*, introduites pour la pêche sportive et un second où les réservoirs sont indépendants les uns des autres et ne reçoivent plus de Truites depuis un certain temps. Leurs résultats indiquent que les transferts de poissons ont eu peu ou pas d'impact dans la dissémination des parasites, autogéniques ou allogéniques, à travers les réservoirs. Ceci serait dû au fait que les Truites arc-en-ciel introduites subissent une pression de pêche telle qu'elles ne resteraient pas suffisamment longtemps dans le milieu pour que leurs parasites puissent s'y établir et (ou) les parasites rateraient constamment la fenêtre de transmission. Les auteurs ajoutent cependant que des facteurs n'ayant pas trait aux poissons seraient importants.

1.2.3 Échanges de parasites entre hôtes

Leong et Holmes (1981) considèrent que les échanges de parasites entre poissons devraient être étudiés à partir d'un ensemble de données que d'ailleurs peu d'auteurs utilisent. Ces données sont l'abondance relative des hôtes et des parasites ainsi que, pour ces derniers, la prévalence et l'intensité moyenne d'infestation.

Les résultats de l'étude de Leong et Holmes indiquent que les échanges de parasites entre les hôtes semblent jouer un rôle important dans l'enrichissement de la communauté de parasites de chaque hôte ainsi que dans le degré de similitude de ces communautés entre les diverses espèces de poissons. Les échanges constituent aussi un facteur important dans l'établissement et la persistance des communautés de parasites des Corégonidés du nord du

Québec et du Labrador (Curtis 1988). Le manque d'échanges avec des poissons d'autres familles et avec leurs parasites serait à l'origine de la pauvreté des communautés de parasites des Ombles de fontaine de Terre-Neuve comparativement à celles du continent (Marcogliese et Cone 1991a).

Leong et Holmes (1981) ciblent deux facteurs qui seraient déterminants dans l'étendue des échanges entre les espèces hôtes, soit l'affinité taxonomique et la taille de la population. Leurs données indiquent que les échanges semblent plus fréquents entre les hôtes les plus abondants⁷ et les parasites de ces derniers dominent la communauté, ce qui appuie les résultats de Wisniewski (1958). Dans le lac Cold, les échanges surviennent plus souvent à l'intérieur d'une même famille. Quand des parasites passent d'une famille à une autre, ils sont plus nombreux à le faire dans le sens "Salmonidés vers non-Salmonidés" que dans le sens inverse. Par contre, Kennedy (1978a) a noté que dans les lacs de Grande-Bretagne, les échanges semblent se faire aussi bien dans un sens que dans l'autre.

D'après la liste des poissons et parasites du Canada de Margolis et Arthur (1979), 4% des monogènes, 47% des digènes, 37% des cestodes, 63% des acanthocéphales, 49% des nématodes et 35% des copépodes peuvent infester plus de deux familles, les autres étant spécifiques à une seule famille (Andersen et Valtonen 1990). Les résultats de Leong et Holmes (1981) indiquent que ce sont les acanthocéphales, les nématodes et les copépodes qui sont les plus souvent échangés, les cestodes l'étant le moins souvent.

Lorsqu'il y a des échanges de parasites, ceux-ci sont moins abondants et souvent immatures dans leur hôte atypique (Wootten, 1973). Cette particularité a servi d'indicateur d'échanges dans l'étude de Leong et Holmes (1981). En effet, ils ont consigné, pour chaque parasite identifié, le stade du cycle vital où il se trouvait ce qui leur a permis de différencier entre hôte requis, satisfaisant et insatisfaisant. Les premiers sont l'espèce de poissons qui possède la plus grande proportion d'un parasite à l'état adulte, les seconds sont les espèces

⁷Leong et Holmes spécifient que l'abondance devrait se mesurer en termes d'individus plutôt que d'espèces.

qui possèdent aussi le parasite adulte mais dans une proportion moindre et dans les derniers, les parasites demeurent immatures faute des conditions nécessaires à leur développement. Toutefois, certains parasites demeurent toujours immatures dans les poissons car ces derniers leur servent d'hôtes intermédiaires. Dans ce cas, l'espèce de poissons qui possèdent la plus grande proportion de la larve est l'hôte requis, tous les autres poissons sont des hôtes satisfaisants. Leong et Holmes considèrent que dès qu'un poisson contient des parasites pour lesquels il n'est pas l'hôte requis, il y a eu échange.

Les échanges ne jouent pas toujours un rôle important dans l'enrichissement des communautés de parasites de poissons. Par exemple, Kennedy *et al.* (1986b) n'ont constaté qu'un échange minimal de parasites entre les poissons de l'île Jersey, Channel Islands. Les Anguilles ont acquis un parasite de Salmonidés, *Echinorhynchus truttae*, mais cet échange entre hôtes non apparentés ne serait pas dû à la dominance numérique des Salmonidés, comme Leong et Holmes (1981) l'ont suggéré. Ce serait plutôt parce que les acanthocéphales caractéristiques des Anguilles étaient absents et *E. truttae* a occupé la niche vacante. Andersen et Valtonen (1990) ont étudié les cestodes des poissons de 2 lacs de la Finlande et ils ont remarqué que chaque espèce de poissons ne pouvait soutenir qu'une seule espèce de cestodes adultes. Un seul cas d'échange n'impliquant qu'un seul parasite a eu lieu parmi les poissons récoltés et ce, malgré la facilité apparente des échanges dans ce lac; tous les cestodes y utilisent, comme hôtes intermédiaires, des copépodes auxquels tous les poissons ont accès. Les auteurs imputent ces résultats à la grande spécificité des cestodes adultes envers leur hôte définitif.

1.2.4 Effets de la diète sur la composition de la faune parasitaire des poissons

La diète et les comportements alimentaires sont des facteurs qui influencent la richesse et la composition des communautés d'endoparasites puisqu'un grand nombre de parasites internes sont acquis via l'alimentation de l'hôte (Dogiel 1961). Price et Clancy (1983) ont montré que la diète expliquait 15% de la variance du nombre d'espèces d'helminthes entre

différentes espèces de poissons de la Grande-Bretagne. La diète est demeurée un élément important suite à la reprise des calculs de Price et Clancy (1983) par Guégan et Kennedy (1993). Ils ont démontré, entre autres, que ce sont les poissons dont la diète est la plus variée qui présentent les communautés d'helminthes les plus riches. Ceci serait lié à leur diète mais aussi à leur habitat puisque les espèces omnivores sont souvent trouvées dans des habitats productifs qui possèdent une large variété d'invertébrés pouvant servir d'hôtes intermédiaires à plusieurs espèces de parasites. Par exemple, la Truite brune et l'Omble chevalier, *Salvelinus alpinus*, sont des carnivores au régime alimentaire varié et, en autant qu'ils vivent dans des milieux riches et diversifiés en invertébrés, ils possèdent des communautés d'helminthes plus diversifiées que la plupart des non-Salmonidés (Kennedy *et al.* 1986a).

La quantité de nourriture ingérée, l'alimentation sélective sur une proie servant d'hôte intermédiaire pour un grand nombre de parasites, le niveau de différenciation du système digestif et sa physiologie sont d'autres facteurs qui influencent la richesse et la composition des communautés d'endoparasites (Kennedy *et al.* 1986a). À titre d'exemple, les Salmonidés possèdent un estomac, des caeca pyloriques et un intestin lesquels offrent aux parasites une plus grande variété de niches que les poissons dont le système digestif n'est formé que d'un simple tube digestif.

Plusieurs études montrent que la faune parasitaire des poissons est différente selon les proportions de benthos ou de plancton retrouvées dans leur diète. Par exemple, l'Omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, du lac Yunoko, au Japon, est fortement infesté par un acanthocéphale, *Acanthocephalus opsariichthydis*, comparativement au Saumon biwa, *Oncorhynchus rhodurus*, et au Saumon kokani, *Oncorhynchus nerka*, qui le sont moins (Nagasawa *et al.* 1983). Les Ombles de fontaine se nourrissent de benthos, incluant l'hôte intermédiaire du parasite (un isopode), alors que le Saumon biwa et le kokani s'alimentent surtout de poissons et de plancton, respectivement. De plus, les isopodes et les Ombles de

fontaine habitent la zone littorale du lac alors que les populations des deux autres Salmonidés sont dispersées dans le lac.

Les Ombles chevaliers du lac Milugiak, dans le nord du Québec, présentent une prévalence et une abondance du cestode *Diphyllbothrium ditremum* plus faibles que celles observées pour les Ombles chevaliers du lac Kitturiak (18% et 1,2 parasite/Omble chevalier comparativement à 78% et 27,7 parasites/Omble chevalier, respectivement) (Bérubé et Curtis 1986). Les Ombles chevaliers du lac Milugiak s'alimentent principalement d'organismes benthiques et ceux du lac Kitturiak, de copépodes et d'épinoches, les hôtes intermédiaires de *D. ditremum*.

À Terre-Neuve, Marcogliese et Cone (1991b) ont noté que le nématode *Philonema agubernaculum* et les cestodes *Diphyllbothrium* sp. et *Eubothrium salvelini* étaient principalement retrouvés dans les lacs profonds. Ces helminthes utilisent des copépodes comme hôtes intermédiaires et ces derniers constitueraient vraisemblablement, avec d'autres organismes planctoniques, l'essentiel de la diète des Salmonidés de ces lacs, puisque la profondeur limiterait l'accès au benthos, en terme de surface relative de la zone littorale.

Suite à la formation d'un réservoir en Suède, des Corégonidés ont déplacé leur alimentation du benthos vers le plancton, ce qui a eu pour effet d'augmenter leur infestation par un cestode, *Triaenophorus crassus* (dont l'hôte intermédiaire est un copépode) à un niveau jamais atteint avant la formation du réservoir (Petersson 1971).

Frandsen *et al.* (1989) ont étudié quatre formes d'Omble chevalier dans le lac Thingvallavatn en Islande: petit benthivore (SB), grand benthivore (LB), planctivore (PL) et piscivore (PI). Ces Ombles chevaliers peuvent être séparés en deux grands groupes selon la composition de leurs communautés d'helminthes: (1) les Ombles SB et LB, chez qui les trématodes *Diplostomum* sp. et *Crepidostomum farionis* sont les parasites principaux et (2) les Ombles PL et PI dont les parasites dominants sont les cestodes *Diphyllbothrium* spp.,

Proteocephalus longicollis, *Eubothrium salvelini* et le nématode *Philonema oncorhynchi*. Les Ombles chevaliers SB et LB vivent en zone littorale et se nourrissent de zoobenthos alors que les Ombles PL et PI se nourrissent de plancton ou de poissons qui mangent du plancton. Les hôtes intermédiaires des trématodes identifiés ici sont en zone littorale (*Diplostomum* sp.) ou sont des organismes benthiques (*C. farionis*) alors que les hôtes intermédiaires des cestodes et des nématodes cités sont des organismes planctoniques. La faune parasitaire et la diète de ces poissons concordent bien car le flot de parasites est canalisé à travers des interactions hôtes-parasites simples et stables: chaque forme d'Ombles est caractérisé par une diète et un habitat qui lui sont propres, il n'y a pas de compétition interspécifique et les niches alimentaires sont relativement stables et diversifiées.

Il semble donc que les poissons qui se nourrissent surtout de benthos ont une faune parasitaire dominée par les trématodes (Frandsen *et al.* 1989) et les acanthocéphales (Nagasawa *et al.* 1983) alors que les poissons qui consomment beaucoup de plancton possèdent plus de cestodes (Petersson 1971; Bérubé et Curtis 1986; Frandsen *et al.* 1989; Marcogliese et Cone 1991b) et de nématodes (Frandsen *et al.* 1989; Marcogliese et Cone 1991b).

La taille, et donc l'âge, influencent aussi la diète. En effet, au fur et à mesure que les poissons grandissent, ils ont accès à un plus grand nombre de proies dont plusieurs sont aussi plus grosses. Une faune parasitaire plus importante devrait s'ensuivre. C'est ce qui a été constaté chez les Truites brunes et les Saumons atlantiques, *Salmo salar*, de la rivière Swincombe, en Angleterre (Aho et Kennedy 1984). Bell et Burt (1991) ont observé des corrélations positives entre la diversité en helminthes et la taille des poissons, leur longévité, leur diète et leur aire de distribution. La taille (ou la longévité) produit les corrélations les plus fortes; quand l'effet de la taille est retiré, seule la diète demeure corrélée avec la diversité en helminthes. La taille et la diète expliquent environ 40% de la variance dans la diversité en helminthes entre les espèces hôtes. Le modèle fonctionne mieux avec les cestodes pour

lesquels environ 60% de la variance est expliquée. Toutefois, ni Price et Clancy (1983) ni Andersen et Valtonen (1990) n'ont obtenu de corrélation entre la diversité en cestodes et la taille du poisson. Une corrélation significative a été trouvée pour les acanthocéphales (Price et Clancy 1983; Guégan et Kennedy 1993) et pour les nématodes (Price et Clancy 1983). Aucune corrélation n'a été trouvée entre la diète ou la taille de l'hôte et la diversité en trématodes (Bell et Burt 1991; Guégan et Kennedy 1993). La difficulté de démontrer ce type de corrélation dépend peut-être du fait que la taille d'un poisson et la longueur de ses intestins ne sont pas bien corrélées (Guégan et Kennedy 1993).

Le lien qui existe entre la diète et la faune parasitaire permet à certains auteurs d'utiliser les parasites des poissons pour mieux comprendre leur comportement alimentaire. Kennedy *et al.* (1992) montrent, à partir des parasites des Anguilles, que ces dernières semblent vivre en étroite association, tant spatiale qu'alimentaire, avec le plancton. En effet, la majorité des parasites spécifiques aux Anguilles, c'est-à-dire ceux qui se sont adaptés et qui ont coévolué avec leur hôte, ont un stade infectieux planctonique ou utilisent des copépodes comme hôtes intermédiaires. Plusieurs parasites généralistes communs chez les anguilles ont aussi un mode de transmission planctonique. Les parasites transmis de cette façon dominent souvent la communauté de parasites des anguilles et comprennent la majorité des individus de la faune parasitaire. Ces résultats indiquent que les anguilles ne se nourrissent pas exclusivement de benthos, comme on le croyait, et que le plancton est un élément important de leur diète. Les auteurs soulignent qu'il faudrait revoir le concept selon lequel les anguilles ont un mode de vie et une alimentation presque exclusivement benthiques.

CHAPITRE I

EFFET DE L'INTRODUCTION DU MEUNIER NOIR, *Catostomus commersoni*, SUR LA
FAUNE PARASITAIRE DE L'OMBLE DE FONTAINE, *Salvelinus fontinalis*

2.1 Résumé

Le Meunier noir, *Catostomus commersoni*, a été introduit dans plusieurs lacs à Omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, du bouclier laurentien (Québec, Canada). Le but de cette étude consistait à évaluer l'impact de cette introduction sur la faune parasitaire de l'Ombre de fontaine. Trois lacs contenant seulement de l'Ombre de fontaine et trois lacs contenant de l'Ombre et du Meunier noir ont été étudiés. Les objectifs étaient (1) de déterminer si les parasites du Meunier ont colonisé les lacs relativement oligotrophes de ce milieu; (2) d'établir s'il y a eu échange de parasites entre les Meuniers et les Ombres et (3) d'étudier l'effet de la diète de l'Ombre de fontaine sur sa faune parasitaire puisqu'il déplace sa niche alimentaire du zoobenthos au zooplancton en présence de Meunier noir. Huit espèces de parasites du Meunier noir sont des espèces colonisatrices. Parmi les 11 espèces de parasites identifiées chez l'Ombre de fontaine, seul *Contracaecum* sp. a pu être introduit par le Meunier noir et échangé à l'Ombre. La rareté des échanges de parasites du Meunier à l'Ombre serait principalement liée aux différences taxonomiques, physiologiques (digestion) et écologiques (distribution spatiale et diète) qui existent entre les deux espèces de poissons. Les Ombres de fontaine vivant avec le Meunier noir ont significativement plus de parasites transmis par le zooplancton (*Diphyllbothrium ditremum* et *Eubothrium salvelini*) et significativement moins de parasites transmis par le zoobenthos (*Crepidostomum farionis* et *Sterliadochona ephemeridarum*) que les Ombres de fontaine vivant en allopatrie. Ces différences seraient en relation avec le déplacement de niche alimentaire des Ombres de fontaine lorsqu'ils sont retrouvés en sympatrie avec le Meunier noir. *Salmincola edwardsii* est disparu des trois populations sympatriques peut-être parce que le Meunier noir affecte le comportement de l'Ombre de fontaine de telle sorte qu'il n'entre plus en contact avec les copépodes du parasite. Certains facteurs propres aux lacs tels que la profondeur et l'importance de la zone littorale ont pu avoir un effet sur les résultats obtenus, par exemple pour *Apophallus* sp., *Tetracotyle* sp. et *Diplostomulum* sp., en agissant sur les relations hôtes parasites entre les poissons, les oiseaux et (ou) les mammifères utilisant les zones humides.

2.2 Introduction

Au cours des dernières années, plusieurs auteurs ont tenté d'expliquer les patrons et les facteurs responsables de la composition et de la richesse de la faune parasitaire chez les poissons en milieu lacustre (Hartvigsen et Kennedy 1993). Certains ont attribué un rôle déterminant aux caractéristiques du lac, tel son niveau trophique (Wisniewski 1958; Chubb 1963, 1964, 1970; Esch 1971), sa superficie (Kennedy 1978b) ou sa profondeur (Marcogliese et Cone 1991b). D'autres ont souligné l'importance des caractéristiques de l'hôte dont son âge, sa taille, sa diète, sa morphologie, sa physiologie et son écologie (Dogiel 1961). L'aire de distribution de l'hôte (Price et Clancy 1983), le temps écoulé depuis qu'il a colonisé son milieu (Guégan et Kennedy 1993), son abondance relative dans la communauté et les parasites qu'il échange avec d'autres hôtes (Leong et Holmes 1981; Curtis 1988; Marcogliese et Cone 1991a) ont tous été présentés comme des facteurs jouant un rôle appréciable dans l'élaboration et la richesse des communautés de parasites. Certains auteurs jugent que les relations entre les hôtes et leurs parasites sont constantes indépendamment des conditions limnologiques et (ou) géographiques (Halvorsen 1971; Wootten 1973). Par contre, d'autres considèrent que les communautés de parasites sont très variables d'un lac à l'autre, ce qui serait dû à l'influence de facteurs locaux associés à des événements de colonisation dus au hasard (Kennedy 1978b, 1981, 1985; Kennedy *et al.* 1986; Esch *et al.* 1988; Hartvigsen et Kennedy 1993).

L'Omble de fontaine est souvent retrouvé avec d'autres espèces de poissons dans les lacs du bouclier laurentien. Parmi celles-ci, se trouve le Meunier noir, *Catostomus commersoni*, qui a été introduit dans plusieurs lacs par des pêcheurs sportifs au cours des années 50. Diverses recherches ont montré qu'il existe entre l'Omble et le Meunier une compétition qui a un impact significatif sur les rendements, la croissance, l'alimentation et la morphologie de l'Omble de fontaine (Magnan 1989; Tremblay et Magnan 1991; Lacasse et Magnan 1992).

Le but de ce projet a donc été d'étudier l'impact de l'introduction du Meunier noir sur la faune parasitaire de l'Omble de fontaine par l'intermédiaire des objectifs suivants 1) déterminer si les parasites du Meunier noir ont colonisé les lacs relativement oligotrophes du bouclier laurentien, 2) établir s'il y a eu échange de parasites entre les Meuniers et les Ombles de fontaine et 3) étudier l'effet de la diète de l'Omble de fontaine sur sa faune parasitaire puisqu'en présence de Meunier noir, l'Omble de fontaine déplace sa niche alimentaire du zoobenthos au zooplancton durant les mois de juin, juillet et août (Magnan 1989; Tremblay et Magnan 1991). Nous avons étudié la faune parasitaire des deux espèces dans trois lacs contenant seulement de l'Omble de fontaine et dans trois autres contenant de l'Omble de fontaine et du Meunier noir.

2.3 Matériel et Méthodes

Six lacs oligotrophes de la Réserve Mastigouche, Québec, Canada (46°40'N, 73°20'O) ont été étudiés. Ces lacs ont été sélectionnés selon deux critères: les espèces de poissons présentes et la morphométrie. Trois lacs contenaient des populations allopatriques d'Omble de fontaine et les trois autres contenaient de l'Omble de fontaine vivant en sympatrie avec le Meunier noir. Les lacs choisis étaient de faible superficie (<61 ha) et peu profonds (<10 m) (Tableau 1). Le Ventre rouge du nord, *Phoxinus eos*, était présent dans quatre des six lacs: De la Poche, Vautour, De la Joie et Sauterelle. Ce poisson représente moins de 1% de la biomasse totale des poissons de chacun des lacs (Magnan 1988). Les parasites du Ventre rouge du nord ont quand même été inventoriés afin de déterminer s'ils exerçaient une certaine influence dans le système.

Les lacs ont été échantillonnés au cours des étés 1991 et 1992 (Tableau 1) durant la période où les Ombles de fontaine des populations sympatriques déplacent leur niche alimentaire du zoobenthos au zooplancton (Tremblay et Magnan 1991). Les Ombles et les Meuniers noirs ont été échantillonnés à l'aide de quatre filets expérimentaux multifilaments mesurant 72 m de long et 2 m de large avec des mailles (étirées) de 19, 26, 32, 39, 48, 58,

Tableau 1. Caractéristiques générales des lacs étudiés.

Lac	Superficie (ha)	Profondeur moyenne (m)	Date d'échantillonnage
Lacs à Omble de fontaine			
Vautour	7,2	4,8	22 juillet 1992
Chute Noire	16,9	3,5	23 et 24 juillet 1992
De la Poche	9,0	---	24 juillet 1992
Moyenne	11,0	4,2	
(± 1 E.T.)	(5,2)	(0,9)	
Lacs à Omble de fontaine et Meunier noir			
De la Joie	10,9	6,5	8 et 9 août 1991
Sauterelle	8,1	5,4	27 août 1991
Plouf	60,9	9,2	29 août 1991
Moyenne	26,6	7,0	
(± 1 E.T.)	(29,7)	(2,0)	

70, 86 et 104 mm. Dans chacun des lacs, les filets ont été placés perpendiculairement à la rive au moment du coucher du soleil, pour une période maximale de 16 heures. En même temps, des nasses à ménés ont été installées sur le pourtour du lac pour récolter les Ventres rouges du nord. Vingt Ombles de fontaine, dix Meuniers noirs et dix Ventres rouges du nord, lorsqu'ils étaient présents, ont été échantillonnés dans chacun des lacs. Les poissons étaient conservés sur la glace jusqu'à ce qu'ils soient congelés à -4°C (généralement en deçà de 6 heures).

La longueur totale (± 1 mm), le poids ($\pm 0,1$ g) et le sexe de chaque poisson ont été notés. Le poids et la longueur des individus variaient respectivement de 58,4 à 443,9 g et de 189 à 344 mm pour les Ombles de fontaine et de 18,1 à 420,3 g et de 122 à 349 mm pour les Meuniers noirs. Les Ombles, les Meuniers et les Ventres rouges ont été disséqués selon les techniques courantes. Tous les organes et les tissus ont été examinés à l'aide d'un stéréoscope à l'exception du sang et du système nerveux qui n'ont pas été étudiés. Tous les parasites métazoaires ont été conservés puis identifiés et ceux des Ombles de fontaine ont été dénombrés. À chaque fois qu'il semblait y avoir plus de 500 individus de *Sterliadochona ephemeridarum* dans l'estomac d'un Omble de fontaine, la taille de la population du parasite a été estimée à l'aide de trois sous-échantillons. Pour ce faire, les parasites étaient étalés le plus uniformément possible dans un plat de Pétri contenant un peu d'eau et dont le fond était quadrillé. Trois carreaux étaient sélectionnés aléatoirement et les nématodes s'y trouvant étaient dénombrés. C'est le nombre moyen d'individus présents dans ces trois sous-échantillons qui était utilisé pour estimer le nombre total de *Sterliadochona ephemeridarum* dans l'échantillon. La prévalence et l'abondance de *Diplostomulum* sp. sont inconnues dans les lacs Vautour et Chute Noire suite à des difficultés logistiques. Chez les Meuniers noirs et les Ventres rouges du nord, seules les données de présence ou absence (prévalence) ont été notées.

Le terme prévalence, exprimé en pourcentage, fait référence au nombre d'individus d'une espèce hôte infestés par une espèce particulière de parasites divisé par le nombre d'hôtes examinés. L'abondance signifie le nombre total d'individus d'une espèce particulière de parasites dans un échantillon d'hôtes divisé par le nombre total d'individus de l'espèce hôte (infestés et non-infestés) dans l'échantillon (Margolis *et al.* 1982).

Les analyses statistiques sur les parasites de l'Omble de fontaine ont été réalisées à l'aide du logiciel Systat (version 5.1 pour le Macintosh 1990-1991) et selon Zar (1984). Avant d'aller plus loin, mentionnons qu'un Omble de fontaine du lac Chute Noire était infesté par 321 *Diphyllbothrium ditremum* et cette donnée extrême a été retirée de toutes les analyses décrites. Pour connaître l'impact du changement d'alimentation de l'Omble de fontaine sur sa faune parasitaire, une comparaison des abondances des parasites dominants et communs acquis par sa diète (*Crepidostomum farionis*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Eubothrium salvelini*, *Sterliadochona ephemeridarum* et *Echinorhynchus lateralis*) a été effectuée entre les deux populations. Avant de procéder aux comparaisons, une vérification a été faite pour déterminer si l'abondance des parasites pouvait dépendre d'un facteur autre que l'alimentation du poisson. Ainsi, des tests ont été effectués afin de détecter toute corrélation entre le sexe, la longueur, le poids des poissons et l'abondance des parasites dominants et communs transmis à l'Omble de fontaine par sa diète. Nous avons utilisé un test de t de Student pour comparer les abondances des divers parasites entre les Ombles mâles et femelles de l'ensemble des lacs. L'homogénéité des variances des abondances a été vérifiée à l'aide d'un test de F_{\max} (Sokal et Rohlf 1981). Les tests de t de Student font ressortir que *Sterliadochona ephemeridarum* et *Eubothrium salvelini* sont significativement plus abondants chez les mâles que chez les femelles. Cependant, tel que déterminé par un test du χ^2 , le rapport des sexes est constant d'un lac à l'autre. Le sexe des poissons ne devrait donc pas introduire de biais lorsque les abondances des parasites seront comparées lac par lac. Les longueurs et les poids moyens des Ombles de fontaine des différents lacs ont été comparées au moyen d'une analyse de variance à un critère de classification (ANOVA) afin de détecter

un effet possible de ces paramètres sur l'abondance des divers parasites. L'homogénéité des variances de ces paramètres a été vérifiée à l'aide d'un test de F_{\max} . Il existe des différences significatives entre les longueurs et les poids moyens des Ombles de fontaine de certains lacs ($p < 0,05$). Cependant, les coefficients de corrélation de Spearman ne montrent aucune corrélation significative entre ces variables et l'abondance de chacune des espèces de parasites. Connaissant ces résultats, nous pouvons comparer les abondances des parasites dominants et communs transmis par la diète entre les Ombles de fontaine des populations allopatriques et sympatriques.

Une ANOVA suivie d'un test de comparaisons multiples de Tukey a été utilisée pour comparer les abondances de *Crepidostomum farionis* et de *Eubothrium salvelini* entre les six lacs. Les analyses ont été effectuées sur des données transformées $\log(x+1)$ pour respecter le critère d'homogénéité des variances déjà mentionné. Par contre, les analyses concernant les abondances de *Diphyllbothrium ditremum*, *Sterliadochona ephemeridarum* et *Echinorhynchus lateralis* ont été réalisées chacune à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis (K-W) suivi d'un test de comparaisons multiples de Tukey (Zar 1984) car les variances n'étaient pas homogènes, même après transformations. *D. ditremum* était absent du lac De la Poche et aucun *E. lateralis* n'a été retrouvé dans le lac Sauterelle; ces données n'ont donc pas été analysées.

Le nombre moyen de parasites transmis aux Ombles de fontaine par le benthos, calculé à partir de tous les individus de *Crepidostomum farionis*, *Sterliadochona ephemeridarum* et *Echinorhynchus lateralis*, a été comparé entre les populations allopatriques et sympatriques à l'aide d'un test de t de Student sur les données transformées $\log(x+1)$. Le même calcul a été fait pour les parasites transmis par le plancton, soit *Diphyllbothrium ditremum* et *Eubothrium salvelini* afin de déterminer si le déplacement de niche de l'Ombre de fontaine du zoobenthos au zooplancton, en présence de Meunier noir, a un impact sur sa faune parasitaire.

Une agglomération hiérarchique des lacs a été réalisée avec les abondances des parasites dominants et communs transmis à l'Omble de fontaine par sa diète. Une deuxième agglomération des lacs a été effectuée pour l'ensemble des parasites de l'Omble (sauf *Diplostomulum* sp. dont l'abondance n'a pas été déterminée). Les données utilisées ont été transformées en $\log(x+1)$ pour diminuer l'effet des données extrêmes (Zar 1984). L'agglomération a été faite avec des groupements moyens calculés à partir de distances euclidiennes.

2.4 Résultats

Douze espèces de parasites ont été identifiées chez le Meunier noir (Tableau 2). Quatre de ces 12 espèces, soit *Crepidostomum farionis*, *Contracaecum* sp., *Raphidascaris acus* et *Pomphorhynchus bulbocolli*, sont aussi retrouvées chez l'Omble de fontaine et (ou) chez le Ventre rouge du nord (Tableaux 3 et 4).

Chez l'Omble de fontaine, 11 espèces de parasites ont été identifiées (Tableau 3). *Crepidostomum farionis* et *Sterliadochona ephemeridarum* sont les parasites dominants de l'Omble de fontaine car ces espèces sont présentes dans tous les lacs et elles possèdent, dans l'ensemble, les valeurs de prévalence et d'abondance les plus élevées. *Diphyllbothrium ditremum*, *Eubothrium salvelini* et *Echinorhynchus lateralis* sont les espèces communes; elles sont présentes dans au moins cinq des six lacs et leurs prévalences sont relativement élevées. Les parasites dominants et communs de l'Omble de fontaine lui sont transmis par l'intermédiaire de son alimentation. *Salmincola edwardsii* n'est présent que chez les Ombles vivant en allopatric. Les métacercaires *Apophallus* sp. et *Tetracotyle* sp. ne sont présents que dans le lac Chute Noire, alors que *Diplostomulum* sp. est présent dans les lacs Chute Noire et Vautour. L'Omble de fontaine partage trois espèces de parasites avec le Meunier noir soit *C. farionis*, *Contracaecum* sp. et *R. acus* (Tableaux 2 et 3), et deux espèces avec le Ventre rouge du nord, *Contracaecum* sp. et *R. acus* (Tableaux 3 et 4).

Tableau 2. Prévalence de chacune des espèces de parasites retrouvées chez le Meunier noir
(n = 10 Meuniers noirs par lac)

	Plouf	De la Joie	Sauterelle
	%	%	%
Monogenea			
<i>Anonchopator anomalus</i>	0	10	10
Trematoda			
<i>Lissorhis attenuatum</i>	30	80	20
<i>Crepidostomum farionis</i> (juv.)	0	10	0
Cestoidea			
<i>Ligula intestinalis</i> (juv.)	0	0	10
<i>Glaridacris laruei</i>	30	0	20
Nematoda			
<i>Contracaecum</i> sp. (juv.)	0	10	60
<i>Philometroides huronensis</i>	0	10	0
<i>Philometroides nodulosa</i>	0	10	0
<i>Raphidascaris acus</i> (juv.)	0	0	20
Acanthocephala			
<i>Octospinifer macilentus</i>	20	20	0
<i>Pomphorhynchus bulbocolli</i>	10	0	80
Hirudinoidea			
<i>Actinobdella inequiannulata</i>	20	10	70

Note: juv., juvénile

Tableau 3. Pévalence et abondance (± 1 E.T.) de chacune des espèces de parasites de l'Ombre de fontaine (n = 20 Ombles par lac)

	De la Poche		Vautour		Chute Noire		Plouf		De la Joie		Sauterelle	
	(A)		(A)		(A)		(S)		(S)		(S)	
	%	Ab	%	Ab	%	Ab	%	Ab	%	Ab	%	Ab
Trematoda												
<i>Apophallus</i> sp. (met)	0		0	0	100	44,3 (41,1)	0		0		0	
<i>Crepidostomum farionis</i>	100	100,5 ^{b c} (111,2)	100	308,6 ^c (499,2)	90	29,4 ^{a b} (30,8)	80	58,8 ^a (116,6)	95	15,6 ^a (15,3)	70	10,8 ^a (14,7)
<i>Diplostomulum</i> sp. (met)	0		0	P	P		0		0		0	
<i>Tetracotyle</i> sp. (met)	0		0	0	80	5,4 (8,5)	0		0		0	
Cestoidea												
<i>Diphyllbothrium</i> <i>ditremum</i> (juv.)	0		5	0,1 ^a (0,2)	55	2,9 ^{a b} (6,4)	60	3,7 ^b (7,9)	50	1,1 ^{a b} (2,0)	10	0,3 ^a (0,8)
<i>Eubothrium salvelini</i>	25	0,3 ^a (0,6)	80	4,3 ^{b c} (6,2)	45	1,2 ^{a b} (1,9)	100	5,5 ^c (6,4)	75	1,7 ^{a b} (3,2)	70	6,1 ^{a b c} (17,5)
Nematoda												
<i>Contracaecum</i> sp. (juv.)	0		0		5	1,0	0		0		35	14,0 (17,6)
<i>Raphidascaris acus</i> (adultes et juv.)	0		20	1,3 (0,5)	0		0		0		60	13,1 (26,4)

Tableau 3 (suite)

	De la Poche (A)		Vautour (A)		Chute Noire (A)		Plouf (S)		De la Joie (S)		Sauterelle (S)	
	%	Ab	%	Ab	%	Ab	%	Ab	%	Ab	%	Ab
Nematoda												
<i>Sterliadochona</i>	100	38,2 ^{a b}	100	1059,0 ^d	100	404,1 ^{c d}	100	155,8 ^{b c}	100	52,5 ^{a b}	90	35,8 ^a
<i>ephemeridarum</i>		(15,7)		(512,8)		(358,5)		(152,7)		(48,6)		(42,3)
Acanthocephala												
<i>Echinorhynchus</i>	20	0,3 ^a	30	0,9 ^a	90	35,7 ^b	95	13,4 ^b	5	0,1 ^a	0	
<i>lateralis</i>		(0,7)		(1,6)		(47,5)		(15,4)		(0,2)		
Copepoda												
<i>Salmincola edwardsii</i>	60	7,6	90	9,6	100	6,0	0		0		0	
		(13,6)		(9,5)		(5,3)						

Note: A, population allopatrique; S, population sympatrique; %, prévalence; Ab, abondance; P, présent mais prévalence et abondance inconnues;

juv., juvénile; met., métacercare.

: Pour un même parasite, les abondances marquées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes tel que déterminé, dans le cas de

C. farionis et *E. salvelini*, par une ANOVA suivie du test de comparaisons multiples de Tukey ($p < 0,001$) et dans le cas de *D. ditremum*,

S. ephemeridarum et *E. lateralis*, par un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de comparaisons multiples analogue à celui de Tukey ($p < 0,001$).

Tableau 4. Prévalence de chacune des espèces de parasites retrouvées chez le Ventre rouge du nord (n = 10 Ventres rouges du nord par lac)

	Vautour	De la Joie	Sauterelle
	(A)	(S)	(S)
	%	%	%
Trematoda			
<i>Allocreadium isoporum</i>	20	0	30
<i>Clinostomum</i> sp. (juv.)	0	0	30
Nematoda			
<i>Contracaecum</i> sp. (juv.)	0	10	20
<i>Raphidascaris acus</i> (juv.)	0	10	70
<i>Rhabdochona cascadilla</i>	60	10	20
<i>Tetrameres</i> sp. (juv.)	0	10	0
Acanthocephala			
<i>Pomphorhynchus bulbocolli</i>	0	0	10

Note: A, population allopatrique; S, population sympatrique; juv., juvénile

: Le Ventre rouge du nord était présent dans le lac De la Poche, mais aucun poisson n'était parasité.

Crepidostomum farionis est significativement plus abondant chez les Ombles de fontaine vivant en allopatrie dans les lacs De la Poche et Vautour que chez les Ombles vivant en sympatrie (ANOVA, $F = 14,94$, $p < 0,001$, Tableau 3). Par contre, les abondances observées au niveau du lac Chute Noire, un lac contenant des populations allopatriques, ne sont pas significativement différentes de celles observées pour les Ombles des populations sympatriques (Tableau 3).

Eubothrium salvelini a tendance à être plus abondant chez les Ombles de fontaine vivant en sympatrie (ANOVA, $F = 6,63$, $p < 0,001$, Tableau 3). Cette tendance est significative lorsque l'on compare les abondances obtenues pour le lac Plouf à celles des lacs Chute Noire et De la Poche. Cependant, les abondances calculées pour les Ombles de fontaine vivant en sympatrie dans les lacs De la Joie et Sauterelle ne sont pas significativement différentes de celles obtenues pour les Ombles vivant en allopatrie (Tableau 3).

Diphyllbothrium ditremum est présent dans les trois populations sympatriques et dans deux des trois populations allopatriques d'Omble de fontaine. *D. ditremum* tend à être plus abondant chez les Ombles vivant en sympatrie que chez les Ombles de fontaine vivant seuls ($K-W = 35,61$, $p < 0,001$, Tableau 3). Toutefois, la différence n'est significative qu'entre les Ombles de fontaine du lac Plouf et ceux du lac Vautour (Tableau 3).

L'abondance de *Sterliadochona ephemeridarum* tend à être plus élevée chez les Ombles de fontaine vivant en allopatrie ($K-W = 79,38$, $p < 0,001$, Tableau 3). La tendance est significative lorsque l'on compare les abondances calculées pour le lac Vautour à celles des lacs Plouf, De la Joie et Sauterelle. Elle est également significative si l'on compare les résultats du lac Chute Noire aux lacs De la Joie et Sauterelle. Par contre, l'abondance de *S. ephemeridarum* chez les Ombles de fontaine du lac De la Poche n'est pas significativement différente de celles notées chez les trois populations vivant en sympatrie (Tableau 3).

Aucun patron ne semble se dégager des abondances moyennes calculées pour *Echinorhynchus lateralis* ($K-W = 82,73$, $p < 0,001$, Tableau 3). D'une part, *E. lateralis* est plus abondant chez les Ombles de fontaine vivant en sympatrie dans le lac Plouf que chez les populations allopatriques des lacs De la Poche et Vautour. D'autre part, les Ombles vivant en allopatrie dans le lac Chute Noire possèdent significativement plus d'*Echinorhynchus lateralis* que les Ombles de fontaine vivant en sympatrie dans le lac De la Joie (Tableau 3).

Si on regroupe les données concernant les parasites transmis par le benthos (*Crepidostomum farionis*, *Echinorhynchus lateralis* et *Sterliadochona ephemeridarum*), une comparaison entre les deux types de populations d'Ombles de fontaine montre que ces parasites sont significativement moins abondants dans les populations sympatriques que dans les populations allopatriques (Tableau 5). Les Ombles de fontaine des lacs sympatriques possèdent significativement plus de parasites transmis par le zooplancton (*Diphyllbothrium ditremum* et *Eubothrium salvelini*) que les Ombles vivant en allopatrie (Tableau 5).

L'agglomération hiérarchique (groupements moyens) sur les cinq parasites dominants et communs transmis à l'Ombre de fontaine par sa diète montre deux groupes principaux. Les Ombles du lac De la Poche se regroupent avec ceux des lacs Sauterelle et De la Joie pour former le premier groupe (Figure 1). Le deuxième groupe d'Ombles de fontaine est d'abord formé par ceux des lacs Plouf et Chute Noire auxquels les Ombles du lac Vautour finissent par se greffer. Si tous les parasites (sauf *Diplostomulum* sp. dont l'abondance est inconnue) sont soumis à la même analyse, les groupes d'Ombles diffèrent; les Ombles des lacs Plouf, De la Joie, De la Poche et Vautour forment le groupe principal auquel se joignent d'abord les Ombles du lac Sauterelle puis ceux du lac Chute Noire (Figure 2).

Tableau 5. Nombre moyen \pm 1 É. T. de parasites transmis par le zoobenthos et le zooplancton chez les Ombles de fontaine des trois populations allopatriques et des trois populations sympatriques. Les moyennes ont été comparées à l'aide d'un test de t de Student. Le test a été fait sur des données transformées ($\log x+1$) mais les moyennes présentées ont été calculées avec les données brutes.

	Populations sympatriques	Populations allopatriques	t	p
Benthos	38,1 \pm 81,1	219,6 \pm 420,6	5,8	< 0,001
Plancton	3,0 \pm 8,5	1,4 \pm 4,0	2,9	< 0,01

n=180 pour les parasites transmis par le benthos;

n=120 pour les parasites transmis par le plancton chez les populations sympatriques et

n=119 pour les parasites transmis par le plancton chez les populations allopatriques.

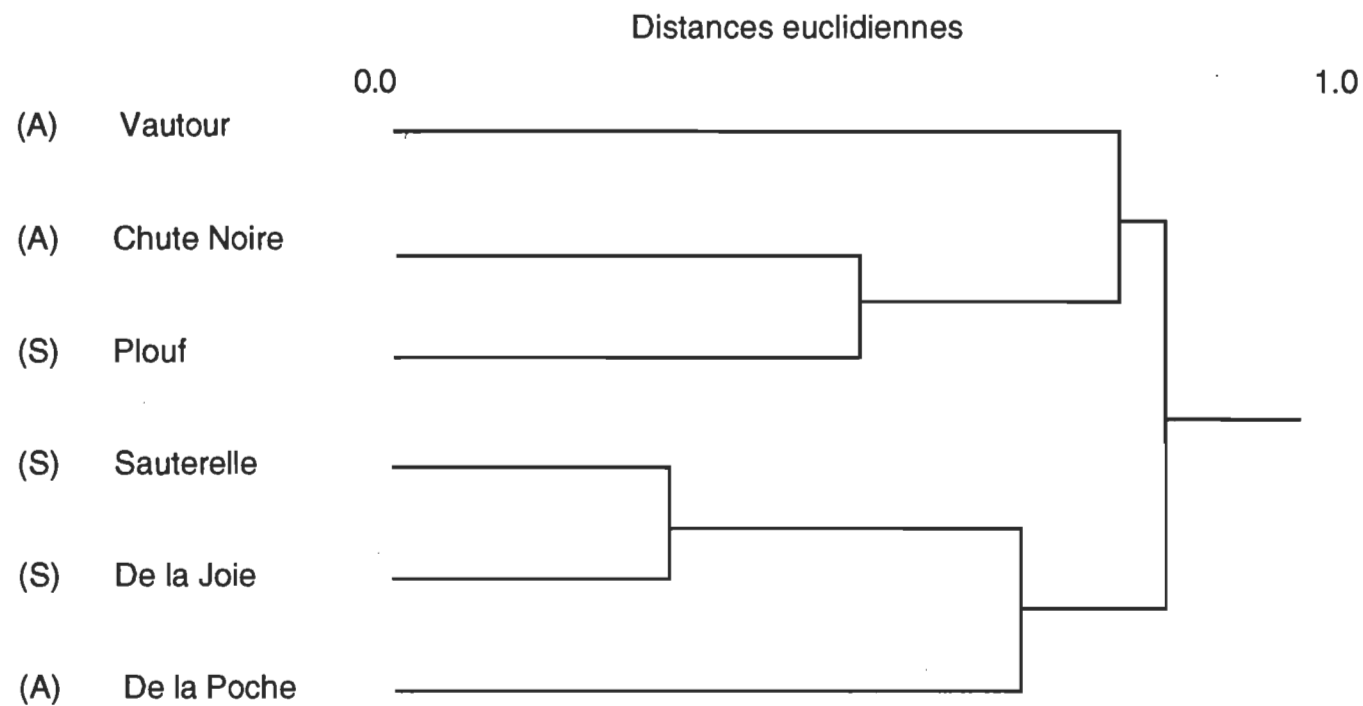


Figure 1. Agglomération hiérarchique (groupements moyens) sur les parasites dominants et communs transmis à l'Omble de fontaine par sa diète. Les distances euclidiennes ont été calculées à partir des données d'abondance des parasites, transformées en $\log(x+1)$.

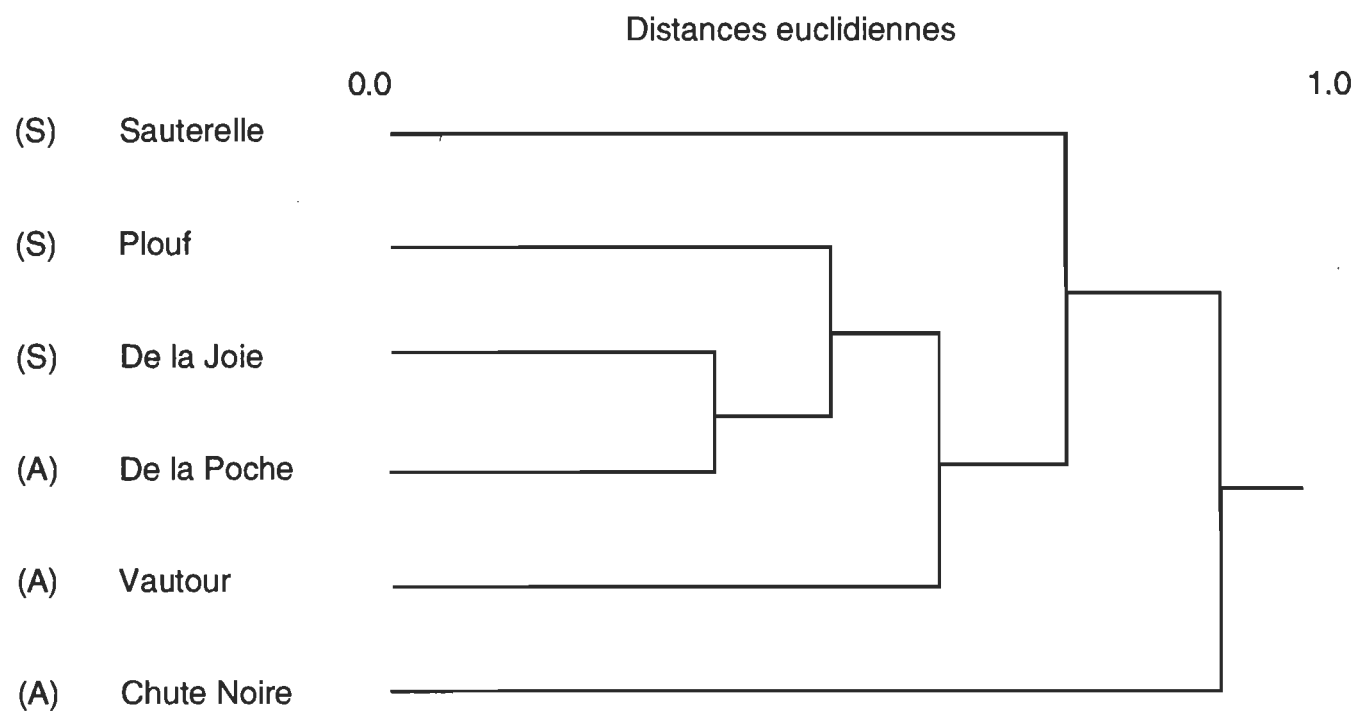


Figure 2. Agglomération hiérarchique (groupements moyens) sur l'ensemble des parasites de l'Ombre de fontaine.
 Les distances euclidiennes ont été calculées à partir des données d'abondance des parasites, transformées en $\log(x+1)$.

2.5 Discussion

2.5.1 Colonisation des lacs par les parasites du Meunier noir

Le Meunier noir a peut-être introduit *Ligula intestinalis* et *Contracaecum* sp. dans les lacs étudiés car il peut leur servir d'hôte intermédiaire. Il se peut aussi que ces parasites aient été introduits par leur hôte final, soit un oiseau piscivore dans le cas de *L. intestinalis* et un oiseau ou un mammifère dans le cas de *Contracaecum* sp. *Crepidostomum farionis* a vraisemblablement été introduit par les Ombles de fontaine car un seul Meunier noir du lac De la Joie possédait un seul *C. farionis* et il s'agit essentiellement d'un parasite de Salmonidés (Margolis et Arthur 1979). *Raphidascaris acus* utilise des invertébrés comme hôtes paraténiques, des poissons-proies comme hôtes intermédiaires et des poissons piscivores comme hôtes finaux (Smith 1984). Il est peu probable que *R. acus* ait été introduit par l'Omble de fontaine car il fut durant longtemps la seule espèce de poissons à habiter les lacs étudiés et il n'aurait pas pu maintenir le cycle vital du parasite à lui seul. Le parasite a peut-être été introduit par des invertébrés et (ou) par le Ventre rouge du nord car, dans les lacs étudiés, il est le principal poisson-proie consommé par l'Omble de fontaine (East et Magnan 1991; Lacasse et Magnan 1992). *R. acus* infeste probablement les Meuniers noirs de façon accidentelle au moment où le poisson se nourrit d'invertébrés qui servent d'hôtes paraténiques au nématode. Il semble que les Meuniers noirs soient à l'origine de l'introduction de *P. bulbocolli* puisque dans le lac Sauterelle, cet acanthocéphale est plus commun chez les Meuniers que chez les Ventres rouges du nord. De plus, *P. bulbocolli* n'est retrouvé qu'en un seul autre endroit, soit dans un Meunier noir du lac Plouf.

Les sept espèces de parasites restantes, soit *Anonchopator anomalus*, *Glaridacris laruei*, *Philometroides huronensis*, *Philometroides nodulosa*, *Octospinifer macilentus*, *Actinobdella inequiannulata* et *Lissorthis attenuatum* n'ont été identifiées que chez les Meuniers noirs. Les six premières espèces sont des parasites spécialisées envers les

Catostomidés alors que *Lissorchis attenuatum* est un parasite généraliste, mais aucune mention de sa présence chez le Ventre rouge du nord ou chez l'Omble de fontaine n'a été trouvée dans la littérature. Ainsi, ces sept espèces ont été introduites par les Meuniers et, avec *Pomphorhynchus bulbocolli*, elles constituent le groupe des espèces colonisatrices.

La nature et le lieu d'origine des Meuniers noirs transférés dans les lacs du bouclier laurentien sont inconnus, mais on suppose qu'il s'agissait de milieux eutrophes situés dans le bassin du St-Laurent. Les huit espèces colonisatrices se sont adaptées au nouveau milieu oligotrophe ce qui suggère une composante phylogénétique à la relation hôte-parasite, d'autant plus que six de ces espèces sont spécialisées envers les Catostomidés. Des observations semblables ont déjà été faites par Wootten (1973) qui a observé que des introductions de Truite brune, *Salmo trutta*, et de Truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri*, dans le réservoir eutrophe de Hanningfield, Angleterre, ont résulté en l'addition d'un élément oligotrophe à une faune parasitaire autrement eutrophe. Plus récemment, en Finlande, Andersen et Valtonen (1990) ont noté que les mêmes espèces de poissons appartenant à deux localités différentes étaient infestées par pratiquement les mêmes cestodes. À Terre-Neuve, six espèces de parasites spécialistes des Salmonidés sont largement répandues à travers les huit lacs étudiés par Marcogliese et Cone (1991b). Ces travaux appuient ceux de Halvorsen (1971) pour qui les relations hôtes-parasites sont constantes malgré des différences limnologiques et (ou) géographiques. Des facteurs d'ordre phylogénétique seraient donc déterminants dans la colonisation des espèces de parasites en milieu aquatique.

La facilité relative avec laquelle un parasite peut coloniser un milieu dépend aussi de son cycle vital et de ses hôtes intermédiaires (Marcogliese et Cone 1991b). *Anonchhaptor anomalus* et *Actinobdella inequiannulata* possèdent un cycle vital direct. *Glaridacris laruei*, *Octospinifer macilentus*, *Philometroides nodulosa*, *P. huronensis* et *Pomphorhynchus bulbocolli* ont un cycle vital indirect dans lequel un hôte intermédiaire est requis. Cet hôte est un oligochète dans le cas de *G. laruei* (Schmidt et Roberts 1989), un amphipode ou un

ostracode dans le cas de *O. macilentus* (Arai et Kussat 1967), un copépode dans les cas de *P. nodulosa* et *P. huronensis* (Hoffman 1967; Uhazy 1977) et un amphipode dans le cas de *P. bulbocolli* (Hoffman 1967). *Lissorchis attenuatum* a besoin de deux hôtes intermédiaires pour accomplir son cycle vital: le premier est un escargot et le deuxième est un oligochète ou une planaire (Schell 1985). Bauer et Hoffman (1976) mentionnent que les parasites ayant un cycle vital direct ou possédant un ou deux d'hôtes intermédiaires sont ceux qui sont les plus fréquemment transférés. Ils soulignent aussi qu'une vaste répartition géographique des hôtes intermédiaires, comme il est observé chez les copépodes et les oligochètes, expliquent la facilité d'établissement de certains cestodes et nématodes. Les résultats de cette recherche appuient les travaux de Bauer et Hoffman de même que ceux de Marcogliese et Cone (1991b) car le succès colonisateur des parasites du Meunier noir semble lié à la simplicité de leurs cycles vitaux et à la vaste distribution de leurs hôtes intermédiaires.

Esch *et al.* (1988) considèrent que, comparativement aux espèces autogéniques, les parasites allogéniques sont plus habiles à coloniser de nouveaux milieux, principalement à cause de la plus grande liberté de déplacement de leurs hôtes finaux. Toutefois, Kennedy et Fitch (1990) remarquent que plusieurs parasites ayant colonisé la Grande-Bretagne avec succès sont autogéniques. Les données de Marcogliese et Cone (1991b) sur huit lacs de Terre-Neuve montrent que, dans l'ensemble, les parasites autogéniques ont eu un plus grand succès de colonisation que les parasites allogéniques. Dans notre étude, toutes les espèces colonisatrices sont autogéniques. Leur présence s'explique, en plus des raisons développées précédemment, par le fait que les Meuniers noirs ont été transférés par des humains ce qui a augmenté le potentiel de déplacement habituellement faible de ces parasites. L'absence d'espèces allogéniques parmi les espèces colonisatrices peut être expliquée par trois hypothèses. Premièrement, la faune parasitaire originale des Meuniers noirs ne contenait peut-être pas de parasites allogéniques. Deuxièmement, les Meuniers noirs avaient peut-être des parasites allogéniques avant leur introduction mais ces derniers n'ont peut-être pas été capables de s'adapter aux lacs oligotrophes où les interactions avec les oiseaux et les

mammifères sont généralement plus rares que dans les lacs eutrophes. Troisièmement, la probabilité de colonisation est peut-être plus grande pour un parasite introduit au stade adulte que pour un parasite introduit au stade larvaire. Un parasite adulte est prêt à disséminer ses oeufs dans l'environnement alors qu'un parasite larvaire doit attendre son hôte final avant de se reproduire. L'ensemble des difficultés associées à la rencontre hôte final - parasite larvaire diminue peut-être le succès colonisateur des parasites introduits à l'état larvaire. Ceci explique peut-être le plus faible succès de colonisation des parasites allogéniques par rapport à celui des parasites autogéniques de cette étude.

2.5.2 Parasites de l'Ombre de fontaine

Il serait étonnant que la disparition de *Salmincola edwardsii* soit due entièrement au hasard car elle s'est produite dans les trois lacs contenant du Meunier noir et dans aucun des lacs contenant de l'Ombre de fontaine seulement. Toutefois, la ou les raisons spécifiques à l'origine de la disparition du copépode sont inconnues. Le Meunier est peut-être indirectement responsable de cette extinction car en sa présence, les Ombres de fontaine quittent la zone littorale du lac pour aller vers la zone pélagique, en juillet et en août (Magnan 1989; Tremblay et Magnan 1991). Ce changement dans la distribution spatiale des poissons serait peut-être suffisant pour affecter le taux de transmission du parasite pendant une fenêtre spécifique et entraîner sa disparition au fil du temps. En effet, quand les Ombres de fontaine vivent surtout dans la zone pélagique, ils ne vont peut-être pas suffisamment longtemps, ni assez souvent, près du substrat pour que les copépodites au mode de vie benthique puissent entrer en contact avec eux (voir Poulin *et al.* 1990 pour le cycle vital). De plus, le comportement des Ombres de fontaine des populations sympatriques, lorsqu'ils sont dans la zone benthique, est peut-être différent de celui des populations allopatriques, différence qui pourrait nuire à la transmission de *S. edwardsii*.

La présence des espèces allogéniques, *Apophallus* sp., *Tetracotyle* sp. et *Diplostomulum* sp. dans le lac Chute Noire peut être expliquée par le fait que ce lac est

différent des autres étant un élargissement peu profond d'une petite rivière. Marcogliese et Cone (1991b) ont conclu qu'on pouvait s'attendre à retrouver des proportions de parasites larvaires plus élevées dans les lacs peu profonds, même s'ils sont oligotrophes, à cause des interactions plus grandes avec les oiseaux et les mammifères que dans les lacs profonds. En fait, ils ont trouvé les trois mêmes métacercaires dans trois lacs de Terre-Neuve dont la profondeur est similaire à celle du lac Chute Noire.

2.5.3 Échanges de parasites du Meunier noir à l'Ombre de fontaine

Comme les Meuniers noirs n'ont pas introduit *Crepidostomum farionis* et *Raphidascaris acus* dans les lacs étudiés, ils ne sont pas responsables de leur présence chez les Ombles de fontaine. *Contracaecum* sp. a probablement été introduit par des oiseaux mais il est aussi possible, dans une moindre mesure, que ce soit le Meunier noir qui l'ait introduit. Si c'était le cas, ce serait le seul exemple d'un parasite de Meunier transmis à l'Ombre de fontaine. Sinon, l'Ombre de fontaine n'a acquis aucun parasite du Meunier noir. Pourtant, *Lissorhis attenuatum*, *Ligula intestinalis* et *Pomphorhynchus bulbocolli* avaient le potentiel d'être échangés à l'Ombre de fontaine puisqu'ils sont généralistes.

Diverses raisons peuvent expliquer pourquoi ces échanges n'ont pas eu lieu. Premièrement, les Catostomidés et les Salmonidés sont éloignés d'un point de vue taxonomique. Or les échanges surviennent plus fréquemment entre des espèces apparentées que non-apparentées (Leong et Holmes 1981). Deuxièmement, le tube digestif de l'Ombre de fontaine est divisé en 2 régions distinctes, soit l'estomac (et les caeca pyloriques) puis l'intestin, alors que le système digestif du Meunier noir n'est pas différencié. Ces différences morphologiques sont accompagnées de différences physiologiques. Chez l'Ombre de fontaine il y a, au cours de la digestion, une phase acide dans l'estomac et une phase basique dans l'intestin tandis que chez le Meunier noir seule la phase basique est présente. Ceci est peut-être suffisant pour perturber l'établissement des parasites du Meunier noir dans l'Ombre de fontaine puisque les signaux biochimiques de l'hôte doivent être reconnus par le parasite

pour que ce dernier s'établisse dans l'hôte (Dogiel 1961; Janovy *et al.* 1992). Troisièmement, on sait qu'en présence des Meuniers noirs, les Ombles de fontaine déplacent leur distribution spatiale et leur alimentation (Tremblay et Magnan 1991). De cette façon, les Ombles ne sont peut-être pas suffisamment en contact avec les hôtes intermédiaires des parasites des Meuniers noirs pour les retrouver dans leur faune parasitaire. Bref, la phylogénie, exprimée à travers la taxonomie, la physiologie et l'écologie, semble être le principal facteur déterminant l'absence d'échanges de parasites du Meunier noir à l'Omble de fontaine.

Marcogliese et Cone (1991a) ont émis une hypothèse selon laquelle les communautés de parasites des Ombles de fontaine de Terre-Neuve sont plus pauvres que celles du continent à cause du manque de contact avec des poissons d'autres familles dont les Percidés, les Cyprinidés, les Centrachidés, les Ésocidés et les Catostomidés et avec leurs parasites. Les résultats de cette étude suggèrent que le Meunier noir, un Catostomidé, a peu d'effets sur la composition de la faune parasitaire de l'Omble de fontaine.

2.5.4 Effets du changement de diète de l'Omble de fontaine sur sa faune parasitaire

Les populations allopatriques d'Ombles de fontaine se nourrissent principalement de zoobenthos alors que les Ombles vivant en sympatrie déplacent leur niche alimentaire du zoobenthos au zooplancton durant les mois de juin à août. Ce changement d'alimentation serait dû à une compétition interspécifique entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir dont la morphologie et le comportement le rendent mieux adapté pour se nourrir de zoobenthos que l'Omble de fontaine (Tremblay et Magnan 1991).

Diverses études montrent que les poissons qui se nourrissent surtout de benthos ont une faune parasitaire dominée par les trématodes (Frandsen *et al.* 1989) et les acanthocéphales (Nagasawa *et al.* 1983) alors que les poissons qui consomment beaucoup de plancton possèdent plus de cestodes (Petersson 1971; Bérubé et Curtis 1986; Frandsen *et al.* 1989;

Marcogliese et Cone 1991b). Les résultats de cette étude supportent ces travaux. Le trématode *Crepidostomum farionis* et le nématode *Sterliadochona ephemeridarum*, dont les nymphes d'éphémères sont les hôtes intermédiaires (Crawford 1943; Choquette 1955), ont tendance à être plus abondants chez les Ombles de fontaine des populations allopatriques. Les cestodes *Diphyllbothrium ditremum* et *Eubothrium salvelini*, dont les hôtes intermédiaires sont des copépodes (Freeman et Thompson 1969; Kennedy 1978a), ont tendance à être plus abondants chez les Ombles de fontaine des populations sympatriques. L'abondance de l'acanthocéphale *Echinorhynchus lateralis*, qui est transmis par un amphipode (Hoffman 1967), est faible dans la plupart des lacs sauf dans le Chute Noire. Des données sur la diète des Ombles de fontaine des lacs étudiés indiquent que seuls les Ombles du lac Chute Noire se nourrissent d'amphipodes (Lacasse et Magnan 1992; données non disponibles pour le lac De la Poche). Il a été démontré que ces proies sont plus nombreuses dans la diète des Ombles de fontaine quand la végétation émergente et les affleurements rocheux sont abondants dans la zone littorale du lac, ce qui est le cas du Chute Noire mais pas des cinq autres lacs.

Si l'on compare, pour un même lac, la somme algébrique des parasites transmis par le zoobenthos à celle des parasites transmis par le zooplancton, les premiers sont toujours supérieurs aux deuxièmes quel que soit le type de population d'Ombles de fontaine considéré (Tableau 3). Ceci est principalement dû à *Sterliadochona ephemeridarum* et *Crepidostomum farionis*. Ces deux parasites sont transmis par des larves d'éphémères qui sont les proies préférées des Ombles de fontaine des lacs étudiées (Tremblay et Magnan 1991). De plus, la communauté d'helminthes des poissons ne constitue pas une image ponctuelle de leur diète. Elle donne plutôt un reflet de ce qui a été mangé au cours des journées, des semaines et des mois précédents, vu la longévité des parasites. Les Ombles de fontaine des populations sympatriques, comme ceux des populations allopatriques, consomment principalement du zoobenthos au printemps (Tremblay et Magnan 1991), ce qui explique peut-être que la faune

parasitaire des deux populations soit dominée par des parasites transmis par le zoobenthos et ce, même durant les mois de juillet et août.

Si la comparaison est plutôt faite entre les populations allopatriques et sympatriques, l'analyse montre que les Ombles de fontaine des populations sympatriques possèdent significativement moins de parasites transmis par le zoobenthos et significativement plus de parasites transmis par le zooplancton que l'ensemble des Ombles vivant en allopatrie. Ceci peut être expliqué par le déplacement de niche alimentaire de l'Ombre de fontaine en présence du Meunier noir. En effet, au moment de l'échantillonnage en juillet et en août, les Ombles de fontaine des populations sympatriques consomment surtout du zooplancton et ceux des populations allopatriques s'alimentent principalement de zoobenthos (Tremblay et Magnan 1991).

Le Meunier noir exerce donc une influence significative sur le nombre de parasites que l'Ombre de fontaine possède, notamment en influençant la quantité de zoobenthos et de zooplancton que le Salmonidé ingère. Cependant, l'analyse de groupements faites sur les parasites dominants et communs transmis à l'Ombre de fontaine par son alimentation montre que les lacs ne se regroupent pas parfaitement selon le type de communautés (c. à d. allopatriques versus sympatriques). Dans chacun des deux groupes, il y a deux lacs représentant un type de population et un lac représentant l'autre type. Ceci montre que la présence du Meunier noir n'est pas le seul facteur qui influence la faune parasitaire de l'Ombre de fontaine. Tremblay et Magnan (1991) ont noté que l'intensité des interactions entre le Meunier et l'Ombre varie en fonction de l'abondance des ressources alimentaires. Bien que les plans d'eau aient été sélectionnés de façon à être comparables, il est possible que des facteurs autres que la présence ou l'absence de Meuniers noirs aient joué un rôle dans la faune parasitaire des Ombles de fontaine. Certains lacs pouvaient être plus productifs que d'autres influençant les interactions Ombre de fontaine - Meunier noir et, par conséquent, les parasites de l'Ombre de fontaine. Lacasse et Magnan (1992) ont conclu que, bien que la

compétition entre l'Omble et le Meunier explique la plus grande part de la variation entre les populations dans la composition de la diète de l'Omble de fontaine, des paramètres environnementaux sont aussi importants. Ils citent, entre autres, le développement de la zone littorale, la productivité des lacs, la végétation émergente et les affleurements rocheux, ce qui supporte les interprétations de Marcogliese et Cone (1991b). L'influence de ces paramètres ressort encore plus si on regroupe les lacs en se servant de l'abondance de tous les parasites de l'Omble de fontaine (sauf *Diplostomulum* dont l'abondance est inconnue). Les lacs contenant des populations allopatriques ne sont pas clairement séparés de ceux contenant des populations sympatriques. Ainsi, bien que les communautés de parasites étudiées soient soumises à des influences communes, comme la diète, elles répondent aussi à des facteurs locaux comme la profondeur du lac, l'importance de sa zone littorale et l'importance du comportement piscivore.

2.6 Remerciements

Nous remercions J.-F. Duchesne et son équipe, P. East, P. Hamel et M. Lapointe pour leur aide très appréciée sur le terrain. Nous remercions aussi J. Guérin pour avoir disséqué les Meuniers noirs, M. Siddall pour avoir identifié *Actinobdella inequiannulata* ainsi que le Dr. J. Mackiewicz qui a identifié *Glaridacris laruei*. Merci à V. Clément, C. Garceau et J. Archambault du ministère Environnement et Faune pour le support logistique côté terrain. Côté laboratoire, le support logistique a été fourni par l'Institut Maurice Lamontagne de Pêches et Océans Canada. Cette étude a été soutenue financièrement par une subvention accordée à P. Magnan par le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG). N. Dubois a reçu une bourse d'études supérieures du CRSNG.

2.7 Références

ANDERSEN, K. I., et VALTONEN, E. T. 1990. On the infracommunity structure of adult cestodes in freshwater fishes. *Parasitology*, **10**: 257-264.

- ARAI, H., et KUSSAT, R. H. 1967. Observations on the distribution of parasites of certain catostomid fishes of the Bow River, Alberta. *Can. J. Zool.* **45**: 1287-1290.
- BAUER, O. N., et HOFFMAN, G. L. 1976. Helminth range extension by translocation of fish. *Dans Wildlife Diseases Éditeurs : L. A. Page*. Plenum, New York. pp. 163-172.
- BÉRUBÉ, M., et CURTIS, M. A. 1986. Transmission of *Diphyllbothrium ditremum* to arctic char (*Salvelinus alpinus*) in two subarctic Québec lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 1626-1634.
- CHOQUETTE, L. P. E. 1955. The life history of the nematode *Metabronema salvelini* (Fujita, 1920) parasitic in the speckled trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in Québec. *Can. J. Zool.* **33**: 1-4.
- CHUBB, J. C. 1963. On the characterization of the parasite fauna of the fish of Llyn Tegid. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **141**: 609-621.
- CHUBB, J. C. 1964. A preliminary comparison of the specific composition of the parasite fauna of the fish of Llyn Padarn, Caernarvonshire, an oligotrophic lake, and Llyn Tegid (Bala lake), Merionethshire, a late oligotrophic or early mesotrophic lake. *Wiad. Parazyt.* **10**: 499-516.
- CHUBB, J. C. 1970. The parasite fauna of British freshwater fish. *Symp. Brit. Soc. Parasitol.* **8**: 119-144.
- CRAWFORD, W. W. 1943. Colorado trematode studies. I. A further contribution to the life history of *Crepidostomum farionis* (Müller). *J. Parasitol.* **29**: 379-384.
- CURTIS, M. A. 1988. Determinants in the formation of parasite communities in coregonids. *Finnish Fish. Res.* **9**: 303-312.
- DOGIEL, V. A. 1961. Ecology of the parasites of freshwater fishes. *Dans Parasitology of fishes. Éditeurs : V. A. Dogiel, G. K. Petrushevski, et Y. I. Polyanski*. Oliver and Boyd, Edinburgh. pp. 1-47.

- EAST, P., et MAGNAN, P. 1991. Some factors regulating piscivory of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 1735-1743.
- ESCH, G. W. 1971. Impact of ecological succession on the parasite fauna in Centrarchids from oligotrophic and eutrophic ecosystems. *Am. Midl. Nat.* **86**: 160-168.
- ESCH, G. W., KENNEDY, C. R., BUSH, A. O., et AHO, J. M. 1988. Patterns on helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. *Parasitology*, **96**: 519-532.
- FRANDSEN, F., MALMQUIST, H. J., et SNORRASON, S. S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Thingvallavatn, Iceland. *J. Fish Biol.* **34**: 281-297.
- FREEMAN, R. S., et THOMPSON, B. H. 1969. Observations on transmission of *Diphyllbothrium* sp. (Cestoda) to lake trout in Algonquin Park, Canada. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **26**: 871-878.
- GUÉGAN, J-F., et KENNEDY, C. R. 1993. Maximum local helminth parasite community richness in British freshwater fish: a test of the colonization time hypothesis. *Parasitology*, **106**: 91-100.
- HALVORSEN, O. 1971. Studies of the helminth fauna of Norway. XVIII. On the composition of the parasite fauna of coarse fish in the River Glomma, south-eastern Norway. *Norw. J. Zool.* **19**: 181-192.
- HARTVIGSEN, R., et KENNEDY, C. R. 1993. Patterns in the composition and richness of helminth communities in brown trout, *Salmo trutta*, in a group of reservoirs. *J. Fish Biol.* **43**: 603-615.
- HOFFMAN, G. L. 1967. *Parasites of North American freshwater fishes*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.

- JANOVY, J. Jr., CLOPTON, R. E., et PERCIVAL, T. J. 1992. The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. *J. Parasitol.* **78**: 630-640.
- KENNEDY, C. R. 1978a. The biology, specificity and habitat of the species of *Eubothrium* (Cestoda: Pseudophyllidea), with reference to their use as biological tags: a review. *J. Fish. Biol.* **12**: 393-410.
- KENNEDY, C. R. 1978b. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British lakes. *J. Fish Biol.* **13**: 255-263.
- KENNEDY, C. R. 1981. Parasitocoenoses dynamics in freshwater ecosystems in Britain. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akad. Nauk URSS.* **180**: 9-22.
- KENNEDY, C. R. 1985. Interactions of fish and parasite populations: to perpetuate or pioneer? *Dans Ecology and Genetics of Host-Parasite Interactions.* Linnean Soc. Symp. Series. Vol. II. *Éditeurs* : D. Rollinson et R. M. Anderson. Academic Press, London. p. 1-20.
- KENNEDY, C. R., et FITCH, D. J. 1990. Colonization, larval survival and epidemiology of the nematode *Anguillicola crassus*, parasitic in the eel, *Anguilla anguilla*, in Britain. *J. Fish Biol.* **36**: 117-131.
- KENNEDY, C. R., LAFFOLEY, D. d'A., BISHOP, G., JONES, P., et TAYLOR, M. 1986. Communities of parasites of freshwater fish of Jersey, Channel Islands. *J. Fish Biol.* **29**: 215-226.
- LACASSE, S., et MAGNAN, P. 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**: 1001-1009.
- LEONG, T. S., et HOLMES, J. C. 1981. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. *J. Fish Biol.* **18**: 693-713.

- MAGNAN, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Can. J. Zool.* **45**: 999-1009.
- MAGNAN, P. 1989. The impact of cyprinid and catostomid introductions on brook charr, *Salvelinus fontinalis*, populations: a review. *Physiol. Ecol. Japan, Spec.* **1**: 337-356.
- MARCOGLIESE, D. J., et CONE, D. K. 1991a. Do brook charr (*Salvelinus fontinalis*) from insular Newfoundland have different parasites than their mainland counterparts? *Can. J. Zool.* **69**: 809-811.
- MARCOGLIESE, D. J., et CONE, D. K. 1991b. Importance of lake characteristics in structuring parasite communities of salmonids from insular Newfoundland. *Can. J. Zool.* **69**: 2962-2967.
- MARGOLIS, L., et ARTHUR, J. R. 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Board Can.* No. 199.
- MARGOLIS, L., ESCH, G. W., HOLMES, J. C., KURIS, A. M. et SCHAD, G. A. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *J. Parasitol.* **68**: 131-133.
- NAGASAWA, K., EGUSA, S., HARA, T., et YAGISAWA, I. 1983. Ecological factors influencing the infection levels of Salmonids by *Acanthocephalus opsariichthydis* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in lake Yunoko, Japan. *Fish Pathology.* **18**: 53-60.
- PETERSSON, A. 1971. The effect of lake regulation on populations of Cestoda parasites of Swedish whitefish *Coregonus*. *Oikos*, **22**: 74-83.
- POULIN, R., CURTIS, M. A., et RAU, M. E. 1990. Responses of the fish ectoparasite *Salmincola edwardsii* (Copepoda) to stimulation, and their implication for host-finding. *Parasitology*, **100**: 417-421.
- PRICE, P. W., et CLANCY, K. M. 1983. Patterns in number of helminth parasite species in freshwater fishes. *J. Parasitol.* **69**: 449-454.

- SCHELL, S. C. 1985. Handbook of trematodes of North America north of Mexico. University Press of Idaho, Moscow.
- SCHMIDT, G. D., et ROBERTS, L. S. 1989. Foundations of parasitology. 4ième édition. Times Mirror/Mosby College Publishing, St-Louis.
- SMITH, J. D. 1984. Development of *Raphidascaris acus* (Nematoda, Anisakidae) in paratenic, intermediate, and definitive hosts. Can. J. Zool. **62**: 1378-1386.
- SOKAL, R. R., et ROHLF, F. J. 1981. Biometry. 2ième édition. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- TREMBLAY, S., et MAGNAN, P. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. **48**: 857-867.
- UHAZY, L. S. 1977. Biology of *Philometroides huronensis* (Nematoda: Dracunculoidea) in the white sucker (*Catostomus commersoni*). Can. J. Zool. **55**: 1430-1441.
- WISNIEWSKI, W. L. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake (parasitofauna of the biocoenosis of Druzno Lake. Part I). Acta Parasitol. Pol. **6**: 1-64.
- WOOTTEN, R. 1973. The metazoan parasite-fauna of fish from Hanningfield Reservoir, Essex in relation to features of the habitat and host populations. J. Zool. (Lond.), **171**: 323-331.
- ZAR, J. H. 1984. Biostatistical analysis. 2ième édition. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.

3. RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE

- AHO, J. M., et KENNEDY, C. R. 1984. Seasonal population dynamics of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder) from the River Swincombe, England. J. Fish Biol. **25**: 473- 489.
- ANDERSEN, K. I., et VALTONEN, E. T. 1990. On the infracommunity structure of adult cestodes in freshwater fishes. Parasitology, **10**: 257-264.
- BAILEY, R. E., et MARGOLIS, L. 1987. Comparison of parasite fauna of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from southern British Columbian and Washington lakes. Can. J. Zool. **65**: 420-431.
- BAUER, O. N. 1991. Spread of parasites and diseases of aquatic organisms by acclimatization: a short review. J. Fish Biol. **39**: 679-686.
- BAUER, O. N., et HOFFMAN, G. L. 1976. Helminth range extension by translocation of fish. Dans Wildlife Diseases Éditeurs : L. A. Page. Plenum, New York. pp. 163-172.
- BELL, G., et BURT, A. 1991. The comparative biology of parasite species diversity: intestinal helminths of freshwater fish. J. Anim. Ecol. **60**: 1047-1063.
- BÉRUBÉ, M., et CURTIS, M. A. 1986. Transmission of *Diphyllbothrium ditremum* to arctic char (*Salvelinus alpinus*) in two subarctic Québec lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **43**: 1626-1634.
- CHABOT, J., et DAVID, N. 1986. La majuscule dans la nomenclature biologique. Can. J. Zool. **64**: 2072-2073.
- CHUBB, J. C. 1963. On the characterization of the parasite fauna of the fish of Llyn Tegid. Proc. Zool. Soc. Lond. **141**: 609-621.
- CHUBB, J. C. 1964. A preliminary comparison of the specific composition of the parasite fauna of the fish of Llyn Padarn, Caernarvonshire, an oligotrophic lake, and Llyn Tegid (Bala lake), Merionethshire, a late oligotrophic or early mesotrophic lake. Wiad. Parazyt. **10**: 499-516.

- CHUBB, J. C. 1970. The parasite fauna of British freshwater fish. Symp. Brit. Soc. Parasitol. **8**: 119-144.
- CONNELLY, J. J., et MCCARTHY, T. K. 1986. Ecological factors influencing the composition of the parasite fauna of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in Ireland. J. Fish Biol. **28**: 207-219.
- CURTIS, M. A. 1988. Determinants in the formation of parasite communities in coregonids. Finnish Fish. Res. **9**: 303-312.
- DOBSON, A. P., et PACALA, S. W. 1992. The parasites of *Anolis* lizards the northern Lesser Antilles. II. The structure of the parasite community. Oecologia, **92**: 118-125.
- DOGIEL, V. A. 1961. Ecology of the parasites of freshwater fishes. Dans Parasitology of fishes. Éditeurs : V. A. Dogiel, G. K. Petrushevski, et Y. I. Polyanski. Oliver and Boyd, Edinburgh. pp. 1-47.
- DRITSCHILO, W., CORNELL, H., NAFUS, D., et O'CONNOR, B. 1975. Insular biogeography: of mice and mites. Science, **190**: 467-469.
- ESCH, G. W. 1971. Impact of ecological succession on the parasite fauna in Centrarchids from oligotrophic and eutrophic ecosystems. Am. Midl. Nat. **86**: 160-168.
- ESCH, G. W., KENNEDY, C. R., BUSH, A. O., et AHO, J. M. 1988. Patterns on helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. Parasitology, **96**: 519-532.
- FRANDSEN, F., MALMQUIST, H. J., et SNORRASON, S. S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Thingvallavatn, Iceland. J. Fish Biol. **34**: 281-297.
- FREELAND, W.J. 1979. Primate social groups as biological islands. Ecology, **60**: 719-728.
- GREGORY, R. D. 1990. Parasites and host geographic range as illustrated by waterfowl. Funct. Ecol. **4**: 645-654.

- GUÉGAN, J-F., et KENNEDY, C. R. 1993. Maximum local helminth parasite community richness in British freshwater fish: a test of the colonization time hypothesis. *Parasitology*, **106**: 91-100.
- GUÉGAN, J-F., LAMBERT, A., LÉVÊQUE, C., COMBES, C., et EUZET, L. 1992. Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? *Oecologia*, **90**: 197-204.
- HALVORSEN, O. 1971. Studies of the helminth fauna of Norway. XVIII. On the composition of the parasite fauna of coarse fish in the River Glomma, south-eastern Norway. *Norw. J. Zool.* **19**: 181-192.
- HANSKI, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, **38**: 210-221.
- HANSKI, I. 1991. Reply to Nee, Gregory and May. *Oikos*, **62**: 88-89.
- HARTVIGSEN, R., et HALVORSEN, O. 1993. Common and rare trout parasites in a small landscape system. *Parasitology*, **106**: 101-105.
- HARTVIGSEN, R., et HALVORSEN, O. 1994. Spatial patterns in the abundance and distribution of parasites of freshwater fish. *Parasitology Today*, **10**: 28-31.
- HARTVIGSEN, R., et KENNEDY, C. R. 1993. Patterns in the composition and richness of helminth communities in brown trout, *Salmo trutta*, in a group of reservoirs. *J. Fish Biol.* **43**: 603-615.
- HOLMES, J. C. 1987. The structure of helminth communities. *International Journal for Parasitology*, **17**: 203-208.
- HOLMES, J. C., et PRICE, P. W. 1986. Communities of parasites. *Dans Community ecology; patterns and process. Éditeurs : J. Kikkawa et D. J. Anderson. Blackwell Scientific Publications, Oxford.* pp. 187-213.
- JANOVY, J. Jr., CLOPTON, R. E., et PERCIVAL, T. J. 1992. The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. *J. Parasitol.* **78**: 630-640.

- KENNEDY, C. R. 1978a. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British lakes. J. Fish Biol. **13**: 255-263.
- KENNEDY, C. R. 1978b. The parasite fauna of resident char *Salvelinus alpinus* from Arctic islands, with special reference to Bear Island. J. Fish Biol. **13**: 457-466.
- KENNEDY, C. R. 1981. Parasitocoenoses dynamics in freshwater ecosystems in Britain. Trudy Zoologicheskogo Instituta Akad. Nauk URSS. **180**: 9-22.
- KENNEDY, C. R. 1985. Interactions of fish and parasite populations: to perpetuate or pioneer? Dans Ecology and Genetics of Host-Parasite Interactions. Linnean Soc. Symp. Series. Vol. II. Éditeurs : D. Rollinson et R. M. Anderson. Academic Press, London. p. 1-20.
- KENNEDY, C. R., et FITCH, D. J. 1990. Colonization, larval survival and epidemiology of the nematode *Anguillicola crassus*, parasitic in the eel, *Anguilla anguilla*, in Britain. J. Fish Biol. **36**: 117-131.
- KENNEDY, C. R., BUSH, A. O., et AHO, J. M. 1986a. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? Parasitology, **93**: 205-215.
- KENNEDY, C. R., HARTVIGSEN, R., et HALVORSEN, O. 1991. The importance of fish stocking in the dissemination of parasites throughout a group of reservoirs. J. Fish Biol. **38**: 541-552.
- KENNEDY, C. R., NIE, P., KASPERS, J., et PAULISSE, J. 1992. Are eels (*Anguilla anguilla* L.) planktonic feeders? Evidence from parasite communities. J. Fish Biol. **41**: 567-580.
- KENNEDY, C. R., LAFFOLEY, D. d'A., BISHOP, G., JONES, P., et TAYLOR, M. 1986b. Communities of parasites of freshwater fish of Jersey, Channel Islands. J. Fish Biol. **29**: 215-226.
- KURIS, A. M., BLAUSTEIN, A. R., et ALIÓ, J. J. 1980. Hosts as islands. Am. Nat. **116**: 570-586.

- LEONG, T. S., et HOLMES, J. C. 1981. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. *J. Fish Biol.* **18**: 693-713.
- MacARTHUR, R. H., et WILSON, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MARCOGLIESE, D. J. 1992. Metazoan parasites of sticklebacks on Sable Island, Northwest Atlantic Ocean: biogeographic considerations. *J. Fish Biol.* **41**: 399-407.
- MARCOGLIESE, D. J., et CONE, D. K. 1991a. Do brook charr (*Salvelinus fontinalis*) from insular Newfoundland have different parasites than their mainland counterparts? *Can. J. Zool.* **69**: 809-811.
- MARCOGLIESE, D. J., et CONE, D. K. 1991b. Importance of lake characteristics in structuring parasite communities of salmonids from insular Newfoundland. *Can. J. Zool.* **69**: 2962-2967.
- MARGOLIS, L., et ARTHUR, J. R. 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. Bull. Fish. Res. Board Can. No. 199.
- NAGASAWA, K., EGUSA, S., HARA, T., et YAGISAWA, I. 1983. Ecological factors influencing the infection levels of Salmonids by *Acanthocephalus opsariichthydis* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in lake Yunoko, Japan. *Fish Pathology.* **18**: 53-60.
- NEE, S., GREGORY, R. D., et MAY, R. M. 1991. Core and satellite species: theory and artefacts. *Oikos*, **62**: 83-87.
- PETERSSON, A. 1971. The effect of lake regulation on populations of Cestoda parasites of Swedish whitefish *Coregonus*. *Oikos*, **22**: 74-83.
- PRICE, P. W., et CLANCY, K. M. 1983. Patterns in number of helminth parasite species in freshwater fishes. *J. Parasitol.* **69**: 449-454.
- TREMBLAY, S., et MAGNAN, P. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 857-867.

- WISNIEWSKI, W. L. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake (parasitofauna of the biocoenosis of Druzno Lake. Part I). *Acta Parasitol. Pol.* **6**: 1-64.
- WOOTTEN, R. 1973. The metazoan parasite-fauna of fish from Hanningfield Reservoir, Essex in relation to features of the habitat and host populations. *J. Zool. (Lond.)*, **171**: 323-331.