



**HAL**  
open science

# LES MÉCANISMES DE RECRUTEMENT CHEZ LES MÉTAZOAIRES PARASITES ET LEUR INTERPRÉTATION EN TERMES DE STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES

Claude Combes

► **To cite this version:**

Claude Combes. LES MÉCANISMES DE RECRUTEMENT CHEZ LES MÉTAZOAIRES PARASITES ET LEUR INTERPRÉTATION EN TERMES DE STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1980, 30, pp.55 - 63. hal-03007880

**HAL Id: hal-03007880**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03007880>**

Submitted on 16 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# LES MÉCANISMES DE RECRUTEMENT CHEZ LES MÉTAZOAIRES PARASITES ET LEUR INTERPRÉTATION EN TERMES DE STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES

Claude COMBES

Département de Biologie Animale, Université de Perpignan  
Avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan Cédex (France)

DISPERSION, FAVORISATION,  
INFESTATION, MIMÉTISME,  
PARASITES, PATHOGÉNÈSE,  
RECRUTEMENT,  
STADES INFESTANTS,  
STRATÉGIE DÉMOGRAPHIQUE

DISPERSION, FAVORISATION,  
INFESTATION, MIMETISM,  
PARASITES, PATHOGENESIS,  
RECRUITMENT,  
DEMOGRAPHIC STRATEGY

**RÉSUMÉ.** – L'atteinte de l'hôte-cible convenable est l'étape capitale des cycles biologiques des parasites. Des mécanismes (favorisation) augmentent les chances des stades infestants d'être recrutés par les hôtes potentiels; ces mécanismes peuvent être groupés en cinq types principaux : localisation dans l'espace, localisation dans le temps, mimétisme de proie, contre-mimétisme, pathogénèse. L'accent est mis sur l'importance quantitative de la favorisation; celle-ci peut être assimilée à un caractère de stratégie K, tandis que la production du nombre maximum de stades infestants sans processus de favorisation peut être assimilée à un caractère de stratégie r.

**ABSTRACT.** – The attainment of the suitable target host is the critical step in the life-cycles of parasites. Certain mechanisms (favorisation) increase the chances of being recruited by potential hosts for the infectious stages; these mechanisms are classified in five major types : localisation in space, localisation in time, prey mimetism, counter-mimetism, pathogenesis. The quantitative importance of the favorisation is emphasized; favorisation can be considered as a K-strategy character, while the production of a maximal number of infectious stages without favorisation could be a r-strategy character.

## INTRODUCTION

Les concepts de sélection r et de sélection K, créés par Mac Arthur et Wilson (1967) et généralisés par Pianka (1970) ont déjà fait l'objet d'essais d'application à des organismes très divers.

Une première tentative pour apprécier la valeur de ces concepts dans le monde du parasitisme a été faite par Esh, Hazen et Aho (1977). Ces auteurs, qui présentent leur travail comme une réflexion sur ce problème, aboutissent à la conclusion que beaucoup de caractères de la démographie des parasites en font, avant tout, des stratégies r.

Ces caractères r pourraient être résumés ainsi :

- populations se formant par colonisation rapide de vides écologiques (c'est-à-dire, des hôtes sains);

- longévité réduite des individus, corrélée avec un renouvellement, le plus souvent annuel, des populations;
- courbes de survie paraissant appartenir au type III de Pearl (mortalité dominante des jeunes stades);
- overdispersion (1) des parasites dans les populations d'hôtes interprétées comme minimisant les phénomènes de compétition;
- confrontation à d'importants changements de l'environnement tout au long du cycle biologique.

D'autres caractères se situeraient, suivant les parasites, à des niveaux variables du continuum r-K. Ce serait notamment la mortalité, densité-indépendante (r) ou densité-dépendante (K), et l'intensité faible (r) ou forte

(1)  $\sigma^2 > \bar{x}$  (variance supérieure à la moyenne du nombre de parasites par hôte).

(K) des phénomènes de compétition intra et inter-spécifique (2).

Que globalement, les parasites soient plutôt des stratégies r n'est certainement pas discutable. Euzet et Combes (1979) soulignent que les espèces parasites, à cause de la fugacité (c'est-à-dire le caractère mortel) de leur environnement voient leur survie confrontée aux conditions les plus exagérées des organismes ne peuplant que des milieux temporaires, et sont donc astreintes à une stratégie continue de pionniers.

Mais il est tout aussi évident que la situation précise des parasites sur le continuum r-K est propre à chaque espèce, et nous pensons que cette situation doit tenir compte, en particulier, des mécanismes de recrutement des parasites par l'hôte. L'hôte représente en effet une cible pour les stades infestants du parasite et cette cible peut être, a priori, touchée par deux stratégies distinctes :

- ou bien le parasite ne mise que sur le grand nombre de ses germes, se fiant au seul hasard pour rencontrer les cibles;
- ou bien le parasite a sélectionné des mécanismes plus ou moins sophistiqués qui favorisent la rencontre avec la cible en limitant le gaspillage des germes.

Il est clair que le premier cas doit être rangé au nombre des stratégies r et le second, au nombre des stratégies K.

Sachant que l'atteinte de l'hôte-cible convenable est l'étape capitale et critique de tous les cycles parasitaires, la compréhension des mécanismes de régulation dans les populations des parasites doit nécessairement s'appuyer sur une connaissance qualitative puis quantitative de cet aspect de la transmission.

Nous qualifions du nom de *favorisation*, l'ensemble des processus qui ne laissent pas au seul hasard, la rencontre de l'hôte-cible. Nous essayons dans ce travail de proposer une approche coordonnée des mécanismes actuellement connus de cette favorisation.

## DISPERSION ET RECRUTEMENT DES PARASITES

D'une manière générale le parasite présent à l'état adulte sur ou dans un hôte a recours à une phase de dispersion larvaire pour permettre la survie de ses descendants chez de nouveaux hôtes. Cette phase de disper-

(2) Les propositions de Esh *et al.* ne peuvent malheureusement être confrontées qu'à très peu d'exemples. Sur des aspects aussi importants que la production et la dispersion des stades infestants, la longévité, les courbes de survie, les effets dépendant de la densité, les interactions entre parasites d'espèces différentes et d'une façon générale la régulation des populations parasitaires, on ne possède aujourd'hui aucun modèle global autre que théorique et les résultats concrets disponibles se limitent à des compartiments plus ou moins disparates de cycles évolutifs. Il est donc indispensable que de nouvelles données soient recueillies et permettent d'analyser comparativement des modèles de systèmes hôte-parasite nombreux et différents.

sion succède à la reproduction. Elle a son équivalent chez tous les êtres vivants, libres ou fixés.

### a) Nature de la dispersion

Suivant les événements qui se succèdent entre la multiplication du parasite et son recrutement par l'hôte où se fera à nouveau cette multiplication, on peut distinguer quatre types de dispersion :

- dispersion libre (Fig. 1A) : le parasite est recruté dans le milieu extérieur à l'état libre (cas des Monogènes, des Nématodes du type *Ascaris*, des Mollusques et Crustacés parasites);
- dispersion libre suivie d'une dispersion portée (Fig. 1B) : le parasite se disperse librement comme dans le cas précédent, mais cette dispersion libre est « prolongée » à l'intérieur d'organismes porteurs (cas des Cestodes du type *Taenia*, des Nématodes du type *Dracunculus*);
- dispersion interne suivie d'une dispersion portée (Fig. 1C) : le parasite subit d'abord une dispersion à l'intérieur de son hôte, puis celle-ci est prolongée à l'intérieur d'organismes porteurs (cas des Filaires);
- double dispersion (Fig. D et E), liée à l'existence de deux phases différentes de multiplication dans le cycle (cas des Trématodes); la première dispersion, entre le Vertébré et le Mollusque, est du type libre; la deuxième, entre le Mollusque et le Vertébré, est soit libre (cas des *Schistosoma*), soit libre puis portée (cas général).

### b) Nature du recrutement

Quel que soit le niveau des cycles où l'on se place, le recrutement d'un parasite par un hôte peut-être de deux types :

- recrutement passif (sous-entendu de la part de l'hôte) : le stade infestant se fixe sur son hôte ou y pénètre;
- recrutement actif (toujours de la part de l'hôte) : l'hôte consomme le stade infestant.

Par opposition à la dispersion, le recrutement correspond donc à une phase de concentration et c'est des mécanismes réglant cette concentration que vont dépendre l'évolution des effectifs du parasite et leur distribution dans la population-hôte.

### c) Rôle de la favorisation

Dispersion et recrutement font de la transmission d'un parasite un problème de rencontre entre le stade infestant et sa cible potentielle.

La favorisation a pour effet, à effectifs donnés du parasite et de l'hôte, d'augmenter ces chances de rencontre. Elle peut, soit orienter le stade infestant vers sa cible (principalement dans le cas des recrutements passifs),

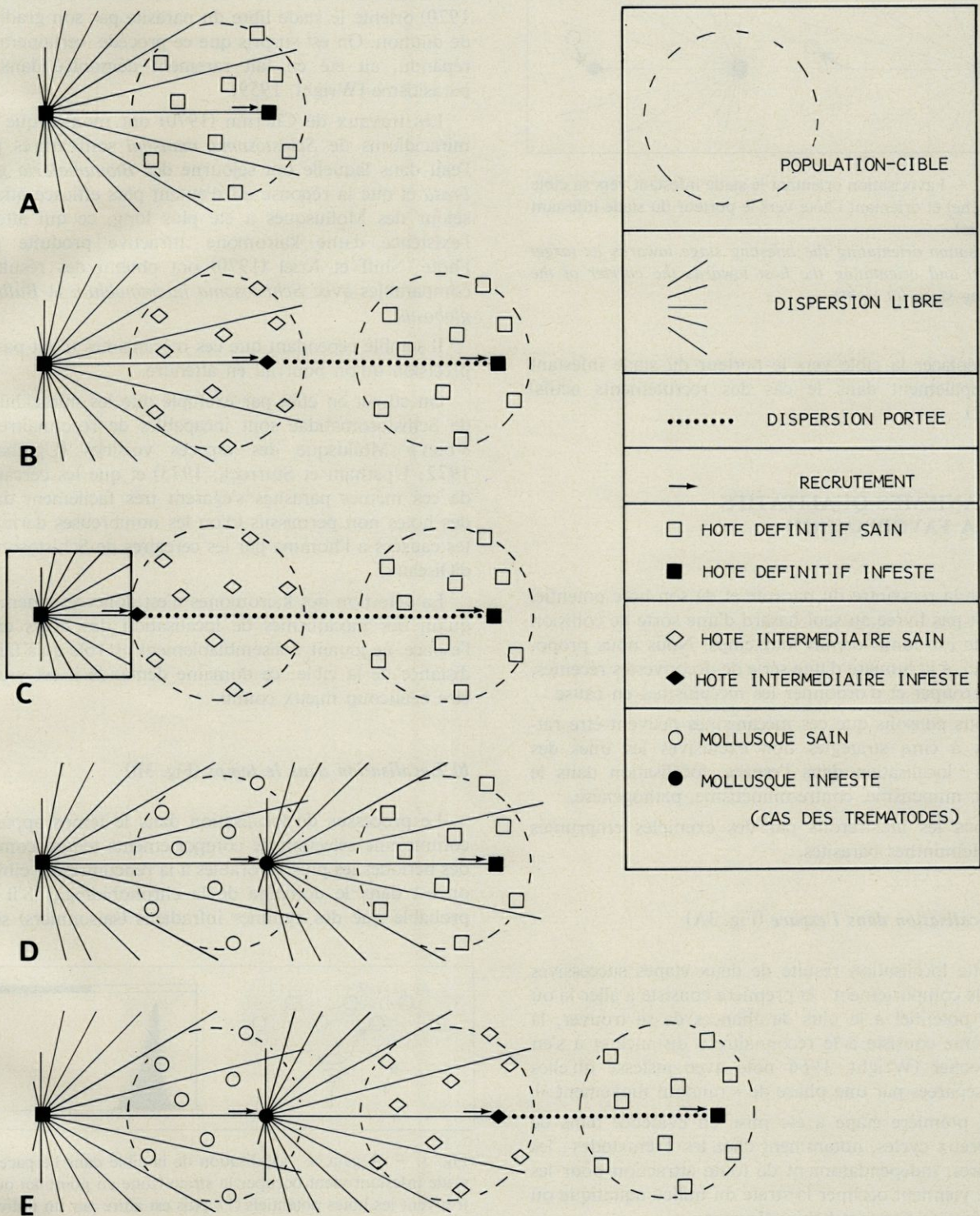


Fig. 1. - Divers modes de dispersion et de recrutement chez les Métazoaires parasites.

A : dispersion libre; B : dispersion libre suivie d'une dispersion portée; C : dispersion interne suivie d'une dispersion portée; D : double dispersion dans le cas d'un Trématode du type *Schistosoma*; E : double dispersion dans le cas d'un Trématode du type général.

Various modes of dispersal and of recruitment in parasitic Metazoa.

A : free dispersal; B : free dispersal, followed by carrier dispersal; C : internal dispersal followed by carrier dispersal; D : double dispersal in the case of a Trematode of the *Schistosoma* type; E : double dispersal in the case of a trematode of the general type.

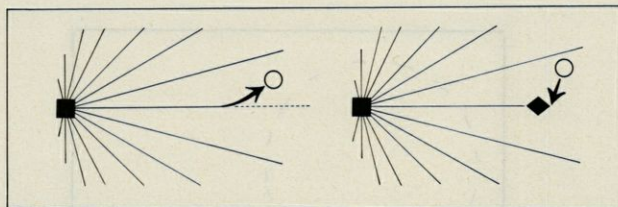


Fig. 2. — Favorisation orientant le stade infestant vers sa cible (à gauche) et orientant l'hôte vers le porteur du stade infestant (à droite).

*Favorisation orientating the infesting stage towards its target (at left) and orientating the host towards the carrier of the infesting stage (at right).*

soit déplacer la cible vers le porteur du stade infestant (principalement dans le cas des recrutements actifs) (Fig. 2).

### MÉCANISMES QUALITATIFS DE LA FAVORISATION

Que la rencontre du parasite et de son hôte potentiel ne soit pas livrée au seul hasard d'une sorte de collision fortuite est admis depuis longtemps. Nous nous proposons ici, à la lumière d'une série de découvertes récentes, de regrouper et d'ordonner les mécanismes en cause.

Nous pensons que ces mécanismes peuvent être rattachés à cinq stratégies non exclusives les unes des autres : localisation dans l'espace, localisation dans le temps, mimétisme, contre-mimétisme, pathogénèse.

Nous les illustrerons par des exemples empruntés aux Helminthes parasites.

#### a) Localisation dans l'espace (Fig. 3A)

Cette localisation résulte de deux étapes successives dans le comportement : la première consiste à aller là où l'hôte potentiel a le plus de chances de se trouver, la deuxième consiste à le reconnaître à distance et à s'en rapprocher (Wright, 1966 note avec justesse qu'elles sont séparées par une phase de « random movement »).

La première étape a été mise en évidence dans de nombreux cycles, notamment chez les Trématodes : les cercaires, indépendamment de toute attraction pour les hôtes, viennent occuper la strate du milieu aquatique où ces hôtes se tiennent habituellement.

Ainsi les cercaires de *Microphallus pachygrapsi* se dirigent vers la surface où se tient habituellement leur hôte potentiel (le crabe *Pachygrapsus marmoratus*), même si, expérimentalement, on oblige les crabes à rester sur le fond (Prévoit, 1975).

La deuxième étape est représentée par un tactisme biochimique, consistant en une reconnaissance à distance suivie d'un véritable comportement localisateur :

une kairomone issue de l'hôte (xénomone de Chernin, 1970) oriente le stade libre du parasite par son gradient de dilution. On est surpris que ce procédé, certainement répandu, ait été en fait rarement démontré dans le parasitisme (Wright, 1959).

Les travaux de Chernin (1970) ont montré que les miracidiums de *Schistosoma mansoni* sont attirés par l'eau dans laquelle ont séjourné des *Biomphalaria glabrata* et que la réponse est d'autant plus efficace que le séjour des Mollusques a été plus long, ce qui atteste l'existence d'une kairomone attractive produite par l'hôte; Shiff et Kriel (1970) ont obtenu des résultats comparables avec *Schistosoma haematobium* et *Bulinus globosus*.

Il semble cependant que ces mécanismes n'ont pas la précision qu'on pourrait en attendre.

On admet en effet par exemple que les miracidiums de Schistosomatidae sont incapables de reconnaître le « bon » Mollusque des espèces voisines (Upatham, 1972; Upatham et Sturrock, 1973) et que les cercaires de ces mêmes parasites s'égarent très facilement dans des hôtes non permissifs (d'où les nombreuses dermatites causées à l'homme par les cercaires de Schistosomes d'Oiseaux).

La détection des kairomones n'est donc certainement qu'un des mécanismes de localisation des hôtes dans l'espace, ne jouant vraisemblablement un rôle qu'à faible distance de la cible; ce domaine demande il est vrai à être beaucoup mieux connu.

#### b) Localisation dans le temps (Fig. 3B)

Le processus de localisation dans le temps apparaît comme une sélection de comportements tenant compte des périodes les plus favorables à la rencontre des cibles; on est dans le domaine de la chronobiologie. S'il est probable que des rythmes infradiens (saisonniers) sont

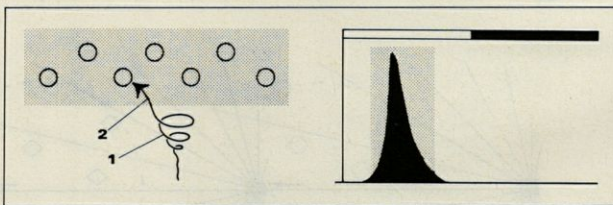


Fig. 3. — A gauche : localisation de la cible dans l'espace; le stade infestant vient occuper la strate (zone en pointillé) où se trouvent les hôtes potentiels (1), puis est attiré par un individu (2).

A droite : localisation de la cible dans le temps; le stade infestant est libéré dans le milieu au moment où l'activité de l'hôte (intervalle en pointillé) est favorable à l'infestation.

*At left : localization of the target in space; the infesting stage enters the stratum (dotted zone) where the potential hosts are located (1), and is then attracted by an individual (2).*

*At right : localization of the target in time; the infesting stage is released at the moment when the host activity (dotted interval) favours infestation.*

concernés dans certains cycles, la démonstration a été faite surtout pour des rythmes circadiens.

Chez les Monogènes, les œufs libèrent les oncomiracidiums soit à l'aurore, par exemple chez *Entobdella soleae* et plusieurs *Diclidophora*, parasites de Poissons de mer (Kearn, 1973; Mac Donald, 1975), soit au crépuscule, par exemple chez *Diplozoon homoion*, parasite de Poissons d'eau douce (Mac Donald et Jones, 1978) soit en plein jour, par exemple chez *Polystoma integerimum*, parasite de têtards d'Amphibien (Mac Donald et Combes, 1978). Bien que la relation avec le comportement précis des hôtes reste à approfondir, il semble acquis que ces rythmes augmentent fortement les chances de rencontre avec les hôtes potentiels.

Chez les Trématodes, les cercaires ont des rythmes d'émergence (hors du Mollusque) corrélés avec la période où l'hôte peut être atteint, et la variété de ces rythmes est très grande (Combes et Théron, 1977); par exemple les *Schistosoma* de l'homme ont des cercaires sortant exclusivement aux heures diurnes d'activité humaine, tandis que les cercaires de *Ribeiroia marini*, qui infestent un poisson d'eau douce, sortent, comme les *Diplozoon* cités plus haut, au début de la nuit (Théron, 1975). Ici, l'effet favorisant est évident, tout spécialement dans le cas des *Schistosomes*.

Chez les Nématodes, le cas des microfilaires est connu depuis longtemps : celles qui doivent être prises par un Insecte piqueur diurne émigrent dans les vaisseaux périphériques du Vertébré le jour et inversement quand l'Insecte est nocturne (Hawking, 1967; Worms, 1972). Il y a là un cas remarquable de localisation dans le temps associée à une localisation très précise dans l'espace, puisque l'insecte ne peut prendre les filaires qu'à une faible profondeur sous le tégument.

Les phénomènes d'enkystement doivent être considérés comme des processus évitant de telles contraintes horaires puisque le stade infestant enkysté peut ainsi attendre son hôte parfois très longtemps, attente qui augmente d'autant les chances de rencontre.

### c) Mimétisme (Fig. 4A, B, C)

Dans tout phénomène de mimétisme existe un modèle, un mime et une dupe (Pasteur, 1972) mais le mime a un « but » tout différent dans un système proie-prédateur et dans un système hôte-parasite. Dans le premier cas le mime retire l'avantage de ne pas être mangé : dans le deuxième, c'est l'inverse : au lieu que le modèle soit de type immangeable ou dangereux, il y a dans le parasitisme un véritable *mimétisme de proie*.

Cette stratégie n'est pas fréquente, mais elle intervient dans quelques cycles remarquables, en concernant soit un stade libre, soit un stade porté.

Chez les Trématodes Gorgoderidae (Fig. 4A), la cercaire doit être consommée par une larve d'Insecte aquatique; sa queue devient un énorme appât mobile, mimant un vermisseau et portant le corps cercarien infes-

tant à son extrémité antérieure; les mouvements de l'appât déclenchent le réflexe de prédation chez l'Insecte (Combes, 1968). Ce genre de cercaire consommable s'observe chez les Azygiidae.

Chez le Trématode *Leucochloridium paradoxum*, le sporocyste (qui constitue le stade infestant de l'hôte définitif dans ce cycle particulier) mime une chenille d'Insecte par sa couleur et ses mouvements; il se développe dans le tentacule des Mollusques (*Succinea*) puis finit par en crever le tégument et tomber à l'extérieur; l'hôte définitif est un Oiseau, attiré par cette fausse chenille. Des espèces voisines présentent des adaptations comparables.

Un cas très étonnant a été récemment découvert (Maillard, 1976) : dans le cycle du Trématode *Paratimonia gobii* (Fig. 4C), l'hôte intermédiaire est un Lamellibranche du genre *Abra*, l'hôte définitif un Gobie du genre *Potamoschistus*. Chez l'*Abra*, les cercaires s'enkystent dans le siphon inhalant et provoquent son autotomie; le siphon détaché, bourré de métacercaires, s'agite sur le sable et est consommé par le Poisson.

On voit que le mimétisme de proie peut intervenir à la fois dans le cas de dispersion libre et de dispersion portée, pourvu qu'il y ait recrutement actif.

### d) Contre-mimétisme (Fig. 4D)

Beaucoup d'organismes susceptibles d'être des hôtes porteurs de parasites ont développé un certain degré de mimétisme, ne serait-ce que par homochromie avec le milieu. Que ce mimétisme soit rompu et l'individu concerné devient une proie désignée pour un prédateur, hôte-définitif du parasite. Le stade infestant porté tire donc avantage à « démimétiser » son porteur et nous proposons de donner à ce processus le nom de contre-mimétisme.

Par exemple, le cycle des Clinostomidae implique un Poisson d'eau douce du genre *Lebistes* (ou voisin) qui est porteur des métacercaires et doit être consommé par un Oiseau Ardéidé, hôte du Trématode adulte. Le Poisson, vu par dessus, est homochrome avec le fond des mares. Les métacercaires se développent sur son dos en larges tâches blanchâtres (« yellow grub ») qui rendent visibles pour les Oiseaux les porteurs de parasite, tandis que les poissons sains restent protégés.

Il serait intéressant de rechercher des processus de ce type, peut-être plus discrets, mais statistiquement efficaces, dans tous les cycles à dispersion portée et à recrutement actif.

### e) Pathogénèse (Fig. 4E, F, G)

Il est classique de dire que dans les systèmes proie-prédateur, ce sont les faibles ou les malades qui sont consommés les premiers; il est donc avantageux pour le stade infestant d'affaiblir son organisme porteur. A côté de l'affaiblissement diffus que peut procurer tout para-

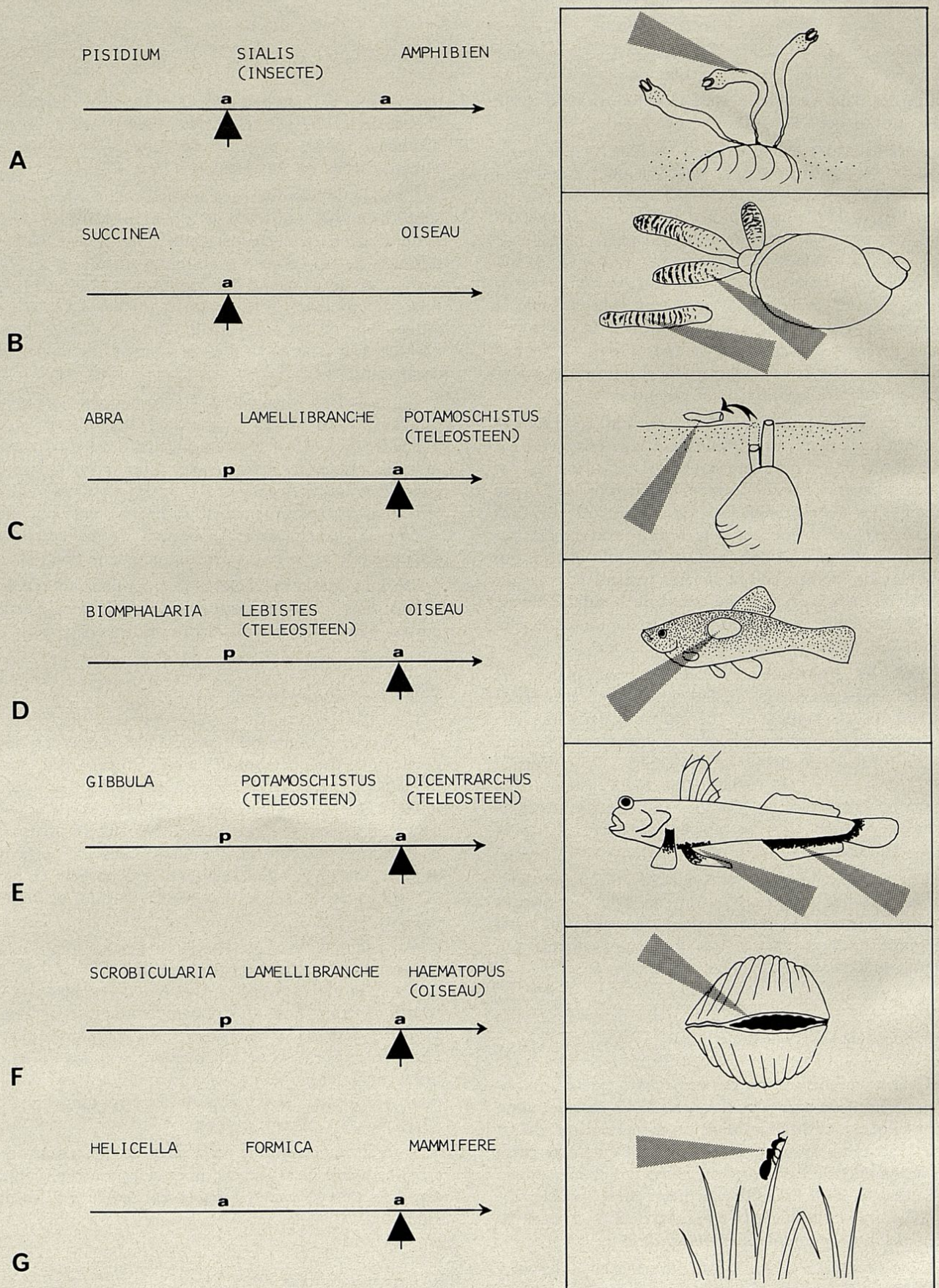


Fig. 4. - Quelques mécanismes de favorisation dans des cas de recrutement actif.

A : Gorgoderidae; B : *Lencochloridium paradoxum*; C : *Paratimonia gobii*; D : Clinostomidae; E : *Cainocreadium labracis*; F : *Gymnophallus fossarum*; G : *Dicrocoelium dendriticum*; p : recrutement passif; a : recrutement actif; les flèches noires indiquent les recrutements auxquels se rapportent les processus schématisés à droite; les flèches en gris indiquent le caractère favorisant qui est décrit dans le texte.

*Some mechanisms of favorisation in the case of active recruitment.*

p : passive recruitment; a : active recruitment; black arrows indicate the recruitment to which the favorisation processes represented at the right correspond; the grey arrows point to the favouring character described in the text.

site, il existe des mécanismes précis qui favorisent la consommation des porteurs et qui dépendent d'un effet pathogène s'exerçant sur l'activité générale, sur la morphologie ou sur l'éthologie.

Dans le cycle de *Cainocreadium labracis* (Fig. 4E) étudié par Maillard (1976) les cercaires s'enkystent spécialement au niveau des nageoires du Gobie *Potamochistus microps*, diminuant fortement sa capacité de fuite devant l'hôte définitif du Trématode, le prédateur *Dicentrarchus labrax* (Loup).

Dans le cycle remarquable de *Gymnophallus fossarum* (Fig. 4F) les cercaires s'établissent dans le bord du manteau des Lamellibranches provoquant un défaut de fermeture des valves qui facilite leur ouverture par les Huîtres-pies, hôtes définitifs du Trématode (Bartoli, 1974).

Le cas de *Dicrocoelium dendriticum* (Fig. 4G) est le plus connu : les fourmis porteuses de métacercaires adoptent un comportement aberrant : elles vont aux heures froides s'immobiliser au sommet des brins d'herbes, s'offrant à l'ingestion accidentelle par les Mammifères herbivores. Des modifications dans le comportement des hôtes intermédiaires ont été également observées par Holmes et Bethel (1972) dans le cycle de certains Acanthocéphales.

Cette stratégie de pathogénèse tient sûrement compte dans beaucoup des cas de la charge en stades infestants : plus le porteur est parasité, plus il est diminué et plus ses chances d'être consommé s'accroissent, ce qui est encore favorable à la démographie du parasite adulte (1).

## IMPORTANCE QUANTITATIVE DE LA FAVORISATION

Les mécanismes que nous venons de passer en revue ont pour effet de réduire le gaspillage des stades infestants et la simple observation des différences considérables dans la production de ces stades suivant les parasites laisse supposer que la stratégie adoptée doit être variable. Des données précises permettraient de construire des modèles de transmission différant non seulement par les mécanismes qualitatifs de la favorisation (stratégies mises en jeu et niveau du cycle où elles interviennent) mais encore et surtout par leur importance quantitative (probabilité de recrutement du stade infestant dans les conditions naturelles, comparée à la probabilité théorique de recrutement en l'absence de favorisation).

Si comme nous l'avons vu plus haut, les mécanismes commencent à être assez bien connus (encore que de nombreux autres restent à découvrir), leur impact démographique fait partie des questions à peine abordées

(1) Rothschild (1962) a souligné combien les altérations éventuelles du comportement des animaux parasités peuvent être susceptibles de fausser même les échantillonnages des épidémiologistes.

jusqu'ici. Il importe donc de s'interroger sur les approches possibles de cette étude.

*Dans le cas de recrutement passif*, le problème met en jeu le temps de vie du stade libre, la capacité d'exploration du milieu et la surface de la cible. La favorisation peut être calculée par comparaison entre la réalité des rencontres et la probabilité théorique de rencontre sans favorisation.

*Dans le cas de recrutement actif*, on est ramené à l'étude d'un système proie-prédateur. La favorisation peut être calculée par comparaison entre la probabilité d'être consommé pour un hôte porteur et la probabilité d'être consommé pour un hôte potentiel sain ; pour ne citer qu'un exemple, dans le cycle de *Cainocreadium labracis* on pourrait, par analyse du système proie-prédateur que constituent le Gobie et le Loup, estimer la probabilité pour un Gobie quelconque d'être consommé par un Loup ; on peut d'autre part, à partir de la population métacercarienne globale, de la population de parasites et de la longévité des parasites, estimer la fréquence des recrutements : l'écart entre le prévu et le réel exprimerait la favorisation (ici conséquence de l'effet pathogène).

*L'approche expérimentale* de la favorisation peut être envisagée dans certains cas et elle est la base du seul résultat vraiment quantifié dont on dispose actuellement : par des tests de prédation, Holmes et Bethel (1972) ont montré que les Gammare infestés par des cystacanthes de l'Acanthocéphale *Polymorphus paradoxus* ont une chance en moyenne quatre fois supérieure à celle des Gammare sains d'être consommés par les canards hôtes définitifs (dans ce cycle, les Gammare porteurs du parasite ont leur comportement modifié dans le sens d'un phototactisme positif qui les amène en surface à portée des canards).

## CONCLUSION

Les essais de modèles mathématiques en parasitologie sont fondés sur une série de probabilités : probabilité de l'œuf d'être déposé dans le milieu convenable, probabilité pour le stade infestant de localiser un hôte, probabilité qu'il se développe dans cet hôte, etc. (Hirsch, 1977).

Dans l'étape capitale des cycles qu'est la conquête d'un nouveau milieu-hôte, le maintien de la population parasite à un niveau donné dépend d'un facteur global  $(E) \times (P)$  ; (E) représente l'effectif de stades infestants (par unité de lieu et de temps), (P) représente la probabilité d'un germe donné de rencontrer l'hôte convenable (probabilité déterminée par plusieurs paramètres, au nombre desquels bien entendu l'effectif de la population-cible).

Il est clair que (E) devra être d'autant plus grand que (P) est plus faible et il est clair aussi que les différentes espèces parasites utilisent pour leur transmission toutes les possibilités d'un continuum entre (E) et (P) dominant.



Nous pensons que ce continuum doit être interprété au même titre qu'un continuum r - K et il ne nous semble pas abusif de dire qu'il existe en parasitologie des transmissions plutôt r et des transmissions plutôt K, même si globalement et par rapport aux autres êtres vivants, les parasites apparaissent avant tout comme des stratèges r.

*La connaissance de ces aspects quantitatifs* de l'écologie des parasites aurait des conséquences importantes dans de multiples domaines :

a) Compréhension de l'évolution des cycles : les stratégies que nous avons décrites résultent de phénomènes de sélection et trois paramètres dominants ont dû jouer un rôle dans cette sélection :

- type de macro-environnement où se trouve la cible;
- type de démographie de la population-cible;
- structure du réseau alimentaire dans lequel circule éventuellement le parasite.

b) Analyse de la part prise par les parasites dans le fonctionnement des écosystèmes : beaucoup de processus de transmission parasitaire ont pour effet de modifier qualitativement et quantitativement les systèmes proie-prédateur, de sorte que toute apparition ou disparition d'une parasitose doit retentir sur l'ensemble d'un réseau alimentaire.

c) Construction de modèles mathématiques descriptifs ou théoriques permettant de prévoir réellement certaines fluctuations des populations : les processus de favorisation, surtout lorsqu'ils mettent en œuvre des effets pathogènes, doivent entraîner une non-proportionalité entre l'effectif des stades infestants et la réussite de l'infestation; cela pourrait expliquer de nombreux effets de seuil. Dans cette optique, l'overdispersion des stades infestants chez les hôtes intermédiaires pourrait être interprétée comme un caractère adaptatif ayant une valeur dans la recherche de l'effet de seuil.

d) Choix des moyens de contrôle dans les campagnes de lutte contre les parasites, qu'il s'agisse des parasites humains ou des parasites d'importance économique : dans les conditions d'élevage (telles que celles de l'aquaculture en particulier) la connaissance des caractères de la dispersion et du recrutement des stades infestants doit être la base logique de la prévention et du contrôle des parasitoses.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BARTOLI P., 1974. - Recherches sur les Gymnophallidae D.N. Morozov, 1955 (Digenea) parasites d'Oiseaux des côtes de Camargue : systématique, biologie et écologie. *Thèse Université Aix-Marseille* (n° C.N.R.S. : A.O. 9429) : 1-338.
- CHERNIN E., 1970. - Behavioral responses of miracidia of *Schistosoma mansoni* and other trematodes to substances emitted by snails. *J. Parasitol.*, **56** : 287-296.
- COMBES C., 1968. - Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. Natl. Hist. nat.* (Sér. A), **51** : 1-195.
- COMBES C. et A. THERON, 1977. - Rythmes d'émergence des cercaires de trématodes et leur intérêt dans l'infestation de l'homme et des animaux. *Exc. Parasitol. mem.* D' E. Caballero y Caballero, *Publ. espec.*, **4** : 141-150.
- ESH G.W., T.C. HAZEN and J.M. AHO, 1977. - Parasitism and r-and K - selection in Regulation of Parasite populations, New York, G.W. Esch, Academic Press : 9-62.
- EUZET L. et C. COMBES, 1979. - Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. in : Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **3** : 239-285.
- HAWKING F., 1967. - The 24 hour periodicity of microfilariae : biological mechanisms responsible for its production and control. *Proc. R. Soc. (B)*, **169** : 59-76.
- HIRSCH R.P., 1977. - Use of Mathematical Models in Parasitology, in Regulation of Parasite populations, New York, G.W. Esch, Academic Press, 169-207.
- HOLMES J.C. and W.M. BETHEL, 1972. - Modification of intermediate host behavior by parasites. In Behavioral aspects of parasite transmission. *Zool. J. linn. Soc.*, **51**, suppl. **1** : 23-149.
- KEARN G.C., 1973. - An endogenous circadian hatching rhythm in the monogenean skin parasite *Entobdella soleae* and its relationship to the activity rhythm of the host (*Solea solea*). *Parasitology*, **66** : 101-122.
- MCARTHUR R.H. et E.O. WILSON, 1967. - The theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MACDONALD S., 1975. - Hatching rhythms in three species of *Diclidophora* (Monogenea) with observations on host behaviour. *Parasitology*, **71** : 211-228.
- MACDONALD S. and C. COMBES, 1978. - The hatching rhythm of *Polystoma integerrimum*, a monogenean from the frog *Rana temporaria*. *Chronobiologia*, **5** : 277-285.
- MACDONALD S. and A. JONES, 1978. - Egg-laying and hatching rhythm in the monogenean *Diplozoon homoion gracile* from the southern barbel (*Barbus meridionalis*) *J. Helminthol.*, **52** : 23-28.
- MAILLARD C., 1976. - Distomatoses de Poissons en milieu lagunaire. *Thèse Université Montpellier* (n° C.N.R.S. : A.O. 12304) : 1-383.
- PASTEUR G., 1972. - Le mimétisme. Coll. Que sais-je ? Paris, P.U.F. : 1-128.
- PIANKA E.R., 1970. - On r- and K- selection. *Am. Nat.*, **104** : 592-597.
- PREVOT G., 1974. - Recherches sur le cycle biologique et l'écologie de quelques Trématodes nouveaux parasites de *Larus argentatus* Michaelis Naumann dans le Midi de la France. *Thèse Université Aix-Marseille* (n° C.N.R.S. : A.O. 9436) : 1-319 p.
- ROTHSCHILD M., 1962. - Changes in behaviour in the intermediate hosts of Trematodes. *Nature*, **193** : 1312-1313.
- SHIFF C.J. and R.L. KRIEL, 1970. - A water-soluble product of *Bulinus (Physopsis) globosus* attractive to *Schistosoma haematobium* miracidia. *J. Parasitol.*, **56** : 281-286.
- THERON A., 1975. - Chronobiologie des cercaires de *Ribeiroia marini* (Faust et Hoffmann, 1934) parasite de *Biomphalaria glabrata* : action de la photopériode sur le rythme d'émission. *Acta trop.*, **32** : 309-316.
- UPATHAM E.S., 1972. - Interference by unsusceptible aquatic animals with the capacity of the miracidia of *Schistosoma mansoni* Sambon to infect *Biomphalaria glabrata* (Say) under field-simulated conditions in St-Lucia, West Indies. *J. Helminthol.*, **3** : 277-283.

- UPATHAM E.S. and R.F. STURROCK, 1973. - Field investigations of the effect of other aquatic animals on the infection of *Biomphalaria glabrata* by *Schistosoma mansoni* miracidia. *J. Parasitol.*, **59** : 448-453.
- WORMS M.J., 1972. - Circadian and seasonal rhythms in blood parasites. In Behavioral aspects of parasite transmission. *Zool. J. linn. Soc.*, **51**, suppl. 1 : 53-67.

- WRIGHT C.A., 1959. - Host-location by trematode miracidia. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, **53** : 288-292.
- WRIGHT C.A., 1966. - Miracidial responses to molluscan stimuli. *Proc. 1st Int. Congr. Parasitol. (Rome, 1964)*: 1058.

*Accepté le 15 mai 1979.*