

INTRODUCTION DE POISSONS DANS LES MILIEUX AQUATIQUES CONTINENTAUX : « QUID DE LEURS PARASITES ? »

A. LAMBERT

Laboratoire de Parasitologie Comparée, Unité Mixte de Recherche C.N.R.S. 5555,
Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon,
34095 Montpellier Cedex 5, France.

RÉSUMÉ

L'introduction d'une espèce dans un nouveau milieu est, en réalité, celle d'un Système Parasite Hôte (SPH). Les SPH, sièges d'interactions durables entre populations hôtes et leurs communautés parasitaires, sont le résultat d'une longue coévolution et correspondent à des équilibres fragiles.

A partir d'exemples tirés des plathelminthes, nous présentons des cas illustrant dans quel sens ont évolué les populations parasitaires suite à l'introduction de leurs hôtes : pour des cycles holoxènes (*Monogenea*) et pour des cycles hétéroxènes (*Bucephalus polymorphus*, Trematoda et *Bothriocephalus acheilognathi*, Cestoda).

Nous proposons trois recommandations qui tiennent compte des données de la spécificité parasitaire, des types de cycles et des règles de pathologie : 1) éviter l'introduction d'hôtes dont certains parasites ont pu sélectionner des processus pathogènes pour leur transmission ; 2) ne pas introduire des hôtes porteurs de parasites euryxènes susceptibles de former de nouveaux SPH ; 3) essayer d'évaluer, au préalable, les facteurs biotiques et abiotiques susceptibles de favoriser une meilleure transmission parasitaire.

THE INTRODUCTION OF FRESHWATER FISH SPECIES IN CONTINENTAL AREAS. « WHAT ABOUT THEIR PARASITES ? »

ABSTRACT

The introduction of an animal species into a new environment means, in fact, the introduction of a host-parasite system (HPS). These HPSs, which are characterized by long-lasting interactions between host populations and their parasite communities, are the result of a long coevolution and represent a delicate equilibrium.

From several examples chosen among platyhelminths, the present paper illustrates the destiny of some parasitological populations following the introduction of their hosts. Some of these examples are related to holoxenous life-cycles (*Monogenea*) and others to heteroxenous ones (*Bucephalus polymorphus*, Trematoda and *Bothriocephalus acheilognathi*, Cestoda).

As regards the introduction of such host-parasite systems, the author suggests three recommendations that take into account data about parasitological specificity, the type of life-cycle, and potentially pathological effects : 1) Try to avoid the introduction of hosts, some parasites of which can have selected pathogenic mechanisms that favour their transmission ; 2) Do not

introduce hosts harbouring euryxenic parasites that could give rise to new host-parasite systems ; 3) Try beforehand to estimate which biotic or abiotic factors may improve parasite transmission.

INTRODUCTION

L'épidémiologie parasitaire s'est naturellement développée et confortée sur des thèmes médicaux et vétérinaires, qu'il s'agisse de parasitoses continentales exclusivement terrestres, ou de parasitoses dites « eau-transmissibles » lorsque l'eau intervient comme vecteur de ces maladies. A l'inverse, nous sommes très en retard dans la connaissance de l'épidémiologie des parasitoses susceptibles d'affecter notre patrimoine ichtyologique. Ce handicap est urgent à surmonter, si on considère le problème de l'évolution du parasitisme lié à l'introduction de nouvelles espèces de poissons. Un effort a pourtant été fait au plan international pour attirer l'attention sur ce sujet (HOFFMAN, 1970 ; BAUER et HOFFMAN, 1976 ; BAUER, EGUSA et HOFFMAN, 1981 ; BAUER, 1991 ; KENNEDY, 1993), mais qui reste insuffisant pour répondre avec précision à la question : sur quelles bases sanitaires faut-il gérer les empoisonnements ?

Il est nécessaire pour apporter des éléments de réflexion, sinon de réponse, de rappeler des données fondamentales relevant de l'écologie du parasitisme.

De manière générale, lorsqu'on introduit une espèce, quelle qu'elle soit, dans un nouveau milieu, on a trop tendance à oublier que c'est d'abord un Système Parasite Hôte (SPH) dont il s'agit. Dans les relations entre les êtres vivants, les écologistes ont fini par admettre « que le parasitisme était une situation normale, qu'on ne connaissait aucun être vivant sans parasite, qu'il n'y avait pas lieu de faire du parasitisme une anomalie, mais au contraire une régularité, et que le problème posé était celui des limites supportables, celui des mécanismes de survie, de synchronisme, d'évolution entre organismes placés en interactions durables, expression qui remplace maintenant, au plan conceptuel, celle du parasitisme » (LEGAY, 1995). Ainsi, découvre-t-on depuis peu que la biodiversité des parasites est supérieure à celle des espèces libres : ce sont les « acteurs » à la fois invisibles et discrets de ces interactions durables, fruit d'une longue histoire évolutive commune au cours de laquelle ont été sélectionnés : chez les parasites, des « gènes pour rencontrer » et des « gènes pour survivre » ; chez leurs hôtes, des « gènes pour éviter » et des « gènes pour tuer ». Cette « course aux armements » a abouti à la mise en place de ces interactions durables (COMBES, 1995), sortes de compromis évolutifs entre la virulence des parasites et la résistance des hôtes. Le SPH dans sa globalité représente l'entité biologique de base, siège de ces interactions.

EUZET et COMBES (1980) ont appelé « filtres » les mécanismes responsables de la mise en place des SPH : le FILTRE de RENCONTRE, de nature écologique, et le FILTRE de COMPATIBILITÉ, de nature physiologique.

LE FILTRE DE RENCONTRE correspond à deux processus qui permettent d'expliquer, pour un parasite donné, la restriction de son spectre d'hôtes :

a) Ceux qui ne peuvent rencontrer un hôte, parce qu'ils se trouvent en dehors de sa « limite de biocénose ».

b) Ceux qui ne peuvent rencontrer un hôte, pour des raisons comportementales : ils ne passent pas le « filtre éthologique ».

LE FILTRE DE COMPATIBILITÉ permettra d'exclure, parmi les hôtes rencontrés :

a) ceux qui n'apporteront pas au parasite les ressources métaboliques nécessaires : on les dit hors de « l'angle d'exigence du parasite ».

b) ceux qui sont capables d'empêcher son installation, grâce à une réaction immunitaire efficace.

D'où quatre combinaisons d'ouverture/fermeture des filtres de rencontre et de compatibilité (COMBES, 1995). L'introduction, volontaire ou non, d'une nouvelle espèce hôte dans un milieu revient à intervenir sur le filtre de rencontre en l'aidant à franchir la limite de biocoenose ; reste à savoir si les filtres éthologique et de compatibilité permettront ou non le passage sur la faune autochtone. Pour un parasite donné, ces mécanismes « de filtration » plus ou moins efficaces vont resserrer son spectre d'hôtes ; EUZET et COMBES (1980) définissaient précisément trois types d'espèces parasites :

- les espèces oïoxènes (= spécificité stricte) qui ne peuvent vivre que chez une seule espèce hôte ;
- les espèces sténoxènes (= spécificité étroite) qui se rencontrent chez quelques espèces hôtes phylogénétiquement apparentées ;
- les espèces euryxènes (= spécificité large) qui se développent chez des hôtes que seules des convergences écologiques et/ou comportementales rapprochent.

Si ces paramètres permettent de cerner globalement les facteurs essentiels qui vont conditionner le maintien ou la disparition des espèces parasites lorsque leurs hôtes sont introduits dans un nouveau milieu, il sera toujours difficile cependant, pour chaque situation, de prévoir l'évolution des populations parasitaires : vont-elles se maintenir sur leurs hôtes ? Vont-elles passer sur la faune locale ? Si oui, quelle sera l'ampleur de leur démographie ? Y aura-t-il des effets pathogènes, des mortalités ? Et, en définitive, quel sera l'impact de la parasitose sur tout l'écosystème ?

Pour alimenter le débat, nous évoquerons ici quelques exemples limités aux plathelminthes car bien représentatifs de la diversité des cycles biologiques. Nous considérerons successivement les cas d'espèces à cycle simple direct, à un seul hôte (cycle holoxène), et d'espèces à cycle complexe à plusieurs hôtes (cycle hétéroxène).

PARASITES À CYCLE HOLOXÈNE : LES MONOGÈNES

Ces ectoparasites branchiaux ou cutanés ont un cycle direct et, exception faite des Gyrodactylidae vivipares où l'infestation des hôtes nécessite un contact direct, l'élément infestant issu de l'oeuf est une larve libre nageante : l'oncomiracidium. Leur spécificité est oïoxène ou sténoxène et, dans la nature, les poissons présentent de manière générale un parasitisme branchial simultané par espèces congénériques. Ces guildes parasitaires, qui se partagent l'espace branchial, sont à prendre en compte, comme nous le verrons, dans l'évaluation des risques pathogènes.

Comment se comportent-elles en situation d'introduction de l'hôte ? Nous envisageons successivement les situations telles qu'elles ont été considérées par COMBES et LE BRUN (1990).

A) Invasion sans modification qualitative de la biocoenose

C'est le cas de *Diplozoon nipponicum*, eu égard au fait que la carpe, son hôte, est considérée maintenant comme faisant partie de l'ichtyofaune autochtone. Ce monogène polyopisthocotylea a été décrit à l'origine au Japon sur *Carassius carassius*, puis sur *Cyprinus carpio* (KAMEGAI *et al.*, 1966) ; son aire de répartition s'est élargie jusqu'en Europe de l'est, via le continent asiatique. Nous l'avons signalé pour la première fois en Europe occidentale (LAMBERT et DENIS, 1982) ; l'obtention expérimentale d'oeufs et de larves infestantes prouve que ce parasite peut accomplir son cycle biologique dans les étangs de carpiculture du sud-est de la France. Il a rarement fait l'objet de communication quant à son pouvoir pathogène, mais il ne faut pas négliger cette éventualité, le cycle direct pouvant, dans certaines conditions de milieu, favoriser une hyperinfestation branchiale. Les seules conséquences pathologiques signalées et étudiées concernent une anémie due à *D. nipponicum* (KAWATSU, 1978).

B) Invasions liées à l'introduction de nouvelles espèces hôtes

B1- Introduction des espèces hôtes avec leurs parasites, sans passage sur la faune locale

Les Centrarchidae, perche soleil (*Lepomis gibbosus*), black-bass (*Micropterus salmoides*) et Ictaluridae, poisson-chat (*Ictalurus melas*), nord-américains, ont importé leurs monogènes branchiaux (LAMBERT, 1977). Mais ils constituent des guildes moins diversifiées spécifiquement que dans la région biogéographique d'origine (BEVERLEY-BURTON, 1984). La naturalisation en zone paléarctique ne concerne que quelques espèces parasites parmi celles qui peuplent les branchies de leurs hôtes. Signalons que certaines conditions expérimentales sont susceptibles de générer des hyperinfestations avec un important développement post-larvaire, pour une espèce donnée (LAMBERT, 1975-1980).

Une situation analogue a été décrite sur le continent malgache (RAKOTOFIRINGA, 1986) puisque, à côté d'une faune autochtone, ont été introduits des poissons d'origine africaine et paléarctique ; les Cichlidae endémiques portent leurs monogènes (RAKOTOFIRINGA et EUZET, 1983) : ce sont des espèces appartenant à des genres très différents (*Insulacleidus* et *Alenoncus*), bien caractérisés par rapport aux monogènes de Cichlidae africains. L'étude des tilapias introduits, que l'on rencontre souvent en sympatrie avec les espèces autochtones, montre qu'aucun phénomène de capture ne s'est produit entre les Cichlidae endémiques et importés ; ici aussi, comme dans le cas des Centrarchidae néarctiques, la faune parasitaire des poissons africains est moins diversifiée que sur le continent d'origine : seules quelques espèces du genre *Cichlidogyrus* ont subsisté, les unes oïoxènes, d'autres sténoxènes. Le même appauvrissement par rapport à la parasitofaune originelle se retrouve pour les Cyprinidae (carpe et carassin) d'origine paléarctique qui ont été introduits ; on ne retrouve localement que cinq *Dactylogyrus* sur les quinze espèces paléarctiques et, curieusement, quatre de ces cinq espèces naturalisées présentent une spécificité stricte sur le continent malgache, alors qu'en région paléarctique elles sont sténoxènes vis-à-vis de ces deux *Cyprinidae*. Parmi celles-ci, deux sont connues pour être pathogènes en pisciculture (PAPERNA, 1964).

B2- Introduction d'espèces hôtes avec transferts parasitaires

Les importations et exportations de poissons liées au commerce et à l'aquaculture se sont parfois accompagnées de transferts parasitaires, avec des conséquences pathogènes plus ou moins importantes.

Les anguilles européennes (*Anguilla anguilla*) importées par le Japon se sont révélées beaucoup plus sensibles à deux *Pseudodactylogyrus* (*P. anguillae* et *P. binii*) que leur hôte naturel *A. japonica* (IMADA et MUROGA, 1977, 1978). Actuellement, ces deux monogènes se retrouvent à peu près partout en Europe (KOIE, 1991) où ils sont à l'origine, notamment en élevage, de pathologies sévères liées à de fortes infestations des branchies. L'épidémiologie et le contrôle de cette parasitose posent d'autant plus de difficultés que chaque espèce présente des caractéristiques biologiques différentes (BUCHMANN, 1993).

Chez les Salmonidae, qui peuvent héberger une ou plusieurs espèces de *Gyrodactylus*, on a longtemps cru à une spécificité stricte, sinon étroite ; mais cette règle est sujette à discussion, eu égard à la complexité taxonomique de ce genre. De plus, de par son mode de reproduction exceptionnel, qui allie viviparité et développement emboîté des embryons dans l'utérus maternel, il est difficile de distinguer les « vrais hôtes », qui permettent le développement, de ceux qui ne sont qu'un support temporaire, car cette reproduction rend possible le transfert de parasites adultes. L'épidémiologie s'en trouve d'autant plus compliquée que les activités aquacoles et transports de poissons sont à la hauteur de l'importance économique des Salmonidae.

G. salaris, avec sa dissémination dans les pays scandinaves, est un exemple significatif : c'est un pathogène important pour les populations norvégiennes de saumons atlantiques, alors que les stocks de saumons baltiques sont plus résistants. Cette espèce se rencontre chez de nombreux Salmonidae (BAKKE *et al.*, 1992), et la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*, a

joué un rôle important en tant que vecteur dans la dissémination de la parasitose, car elle permet la survie et la reproduction de *G. salaris* (MALMBERG, 1993). Cette espèce, qui en Amérique du Nord est porteuse de ses propres *Gyrodactylus* et permet en Europe le développement de quatre espèces locales : *G. salaris*, *G. lavareti*, *G. derjavini* et *G. truttae*. *O. mykiss*, s'est d'ailleurs révélée sensible au Danemark à *G. derjavini* (MALMBERG, 1993).

Avec les monogènes, dans les milieux aquatiques continentaux, nous observons deux types de situations :

1) Si l'espèce de poisson introduite appartient à une famille différente, le passage des parasites importés sur la faune locale n'a pas été observé. En outre, de manière générale, toutes les espèces ne sont pas capables de naturalisation dans le nouvel environnement, ce qui diminue la biodiversité des guildes parasitaires moins riches que dans la région biogéographique d'origine. Il apparaît qu'au-delà d'une certaine « distance phylogénétique », ces plathelminthes ne peuvent passer sur de nouveaux hôtes. Nous avons noté que c'est aussi le cas au sein d'une même famille (Cichlidae afro-malgaches), lorsque l'isolement a été à l'origine d'un endémisme très marqué avec une forte divergence phylogénétique des peuplements parasitaires. Au plan théorique, on ne peut cependant pas exclure des processus pathologiques qui affecteraient les poissons introduits eux-mêmes et qui seraient la conséquence des remaniements observés au sein des peuplements de monogènes moins diversifiés. Cette chute de la biodiversité parasitaire peut être à l'origine de l'émergence compétitive d'une espèce donnée, qui serait dominante dans un nouveau milieu : c'est ce processus qui joue en condition d'élevage, par exemple (Dactylogyroses et Gyrodactyloses).

2) À l'inverse, l'introduction de nouvelles espèces de poissons, qui seront taxonomiquement proches de celles existant déjà dans le milieu, peut être à l'origine de transferts latéraux avec, selon les conditions locales et en aquaculture, des conséquences pathologiques (*Pseudodactylogyrus* et *Gyrodactylus*).

PARASITES À CYCLE HÉTÉROXÈNE : TRÉMATODES ET CESTODES

Par rapport aux cas précédents, l'existence d'hôtes supplémentaires, obligatoires ou non (hôtes dits paraténiques), modifie les données épidémiologiques avec d'autant plus de complexité que les phénomènes de spécificité parasitaire sont toujours différents à chaque niveau du cycle biologique. Nous évoquerons les cas d'un trématode : *Bucephalus polymorphus* et d'un Cestode : *Bothriocephalus acheilognathi*, qui ont posé problème chez les poissons d'eau douce.

a) La bucéphalose est une parasitose due à un plathelminthe *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 (Trématode, Digène). Le cycle biologique de ce ver se réalise successivement chez trois hôtes obligatoires, de la manière suivante : le parasite adulte se trouve dans le tube digestif du sandre : *Stizostedion lucioperca*, l'hôte définitif. Les oeufs donneront le miracidium, qui se développera chez le premier hôte intermédiaire : *Dreissena polymorpha*. Il y évolue en sporocyste ramifié, qui est à l'origine des cercaires. Elles assurent, une fois émises, l'infestation du deuxième hôte intermédiaire : en général, un Cyprinidae (brème, gardon, vandoise, ablette...). Les cercaires libres et nageantes pénètrent et s'enkystent en métacercaires dans la musculature de ces poissons. Le cycle de développement du bucéphale est bouclé lorsque l'hôte définitif, par prédation, absorbera des Cyprinidae parasités.

En France, de fortes mortalités ont été observées de 1964 à 1970 dans le bassin de la Seine chez les Cyprinidae, deuxièmes hôtes intermédiaires uniquement. Les poissons présentent des lésions cutanées et musculaires hémorragiques ; la mort peut être directement provoquée par une infestation massive de métacercaires ou être la conséquence d'infections secondaires (bactéries, champignons) (TUFFERY, 1977).

Le sandre, hôte définitif, n'est pas affecté par la présence du parasite, même lorsqu'il est très abondant ; quant au mollusque, premier hôte intermédiaire, le parasitisme semble provoquer une castration et peut-être une mortalité, à un stade ultime d'envahissement des organes par les sporocystes (mais à l'évidence, cela n'a pas empêché la dreissene de proliférer !).

Le sandre et la dreissene sont tous deux originaires d'Europe centrale et de l'est : leur extension vers le nord et l'ouest de l'Europe a été favorisée par les nombreux canaux faisant communiquer les bassins fluviaux. A partir de 1950, le sandre est recensé dans toute la France, à la suite de repeuplements. La dreissene, originaire de la mer Caspienne et de la mer Noire, possède, comme la moule marine, un byssus qui lui permet de se fixer sur les substrats durs dans les milieux calmes. Elle a ainsi pu essaimer dans toute l'Europe, fixée à la coque des bateaux, et développer de fortes populations sur les aménagements artificiels (canaux, écluses...) existant sur le réseau hydrographique.

A l'origine, le parasite n'existait pas en France, faute d'hôte convenable ; sa niche écologique était cependant occupée par une espèce voisine mais différente (*Rhipidocotyle illense*), se développant selon les mêmes modalités que le bucéphale mais chez des hôtes différents : le brochet (hôte définitif), *Unio pictorum* (premier hôte intermédiaire) et les Cyprinidae, deuxièmes hôtes intermédiaires. Ce parasitisme, en équilibre démographique avec ses hôtes, ne provoque pas de phénomènes pathologiques apparents (Fig. 1).

L'introduction et le développement constant et simultané du sandre et de la dreissene ont certainement créé, dans ces nouveaux milieux, des conditions favorables à l'explosion des populations parasitaires et des phénomènes pathogènes, par accumulation au niveau des deuxièmes hôtes intermédiaires autochtones. Nos connaissances fondamentales sur la biologie du bucéphale et sur la dynamique des populations parasitaires ne permettent pas, à l'heure actuelle, d'avoir une idée précise des conditions qui déterminent, chez les Cyprinidae, des mortalités. Cependant, il a été mis en évidence une variabilité de la chronobiologie cercarienne en fonction de la photopériode, qui a dû jouer un rôle en tant que processus de favorisation dans les infestations massives (WALLET *et al.*, 1985). Actuellement, nous n'observons plus de telles mortalités chez les Cyprinidae adultes, un rééquilibrage démographique devant se réaliser, à tous les niveaux du cycle, dans le système hôte-parasite. Cependant, la bucéphalose doit être toujours considérée comme un danger vis-à-vis des populations d'alevins de Cyprinidae (WALLET, 1984).

Cette parasitose, largement répandue en Europe, est présente en France dans tout le bassin parisien, dans l'est de la France (VOM SCHEIDT, 1984), le bassin du Rhône et l'axe le faisant communiquer avec le bassin de la Garonne (WALLET et LAMBERT, 1986).

b) *Bothriocephalus acheilognathi* (Syn. : *B. gowkongensis*) est un Cestode dont le cycle biologique ne comporte que 2 hôtes : un poisson, hôte définitif, et un copépode, hôte intermédiaire. Ce bothriocéphale est connu pour être un redoutable pathogène, notamment chez les jeunes poissons (WILLIAMS et JONES, 1994). D'origine est-asiatique, il s'est largement répandu sur tous les continents (HOFFMAN, 1976) et n'a été signalé que tardivement en France (DENIS *et al.*, 1983). Cette dissémination s'est faite par les introductions d'espèces comme *Ctenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Cyprinus carpio*... Mais l'euryxénie de ce cestode va bien au-delà de ces hôtes les plus communs puisque, entre autres, il a été observé et/ou étudié chez *Pimephales promelas*, *Netemigonus crysoleucas* (SCOTT et GRIZZLE, 1979), *Gambusia affinis* (GRANATH et ESCH, 1983), ainsi que chez des hybrides (MOLNAR *et al.*, 1984), etc... Il en est de même au niveau du copépode, hôte intermédiaire, chez qui la spécificité très large a favorisé l'implantation locale du cycle : de nombreuses espèces de cyclopoïdes de genres différents permettent le développement du procercoïde (MARCOGLIESE et ESCH, 1979). Il s'agit indifféremment de copépodes planctoniques et benthiques, ce qui permet l'infestation de poissons aux régimes alimentaires variés.

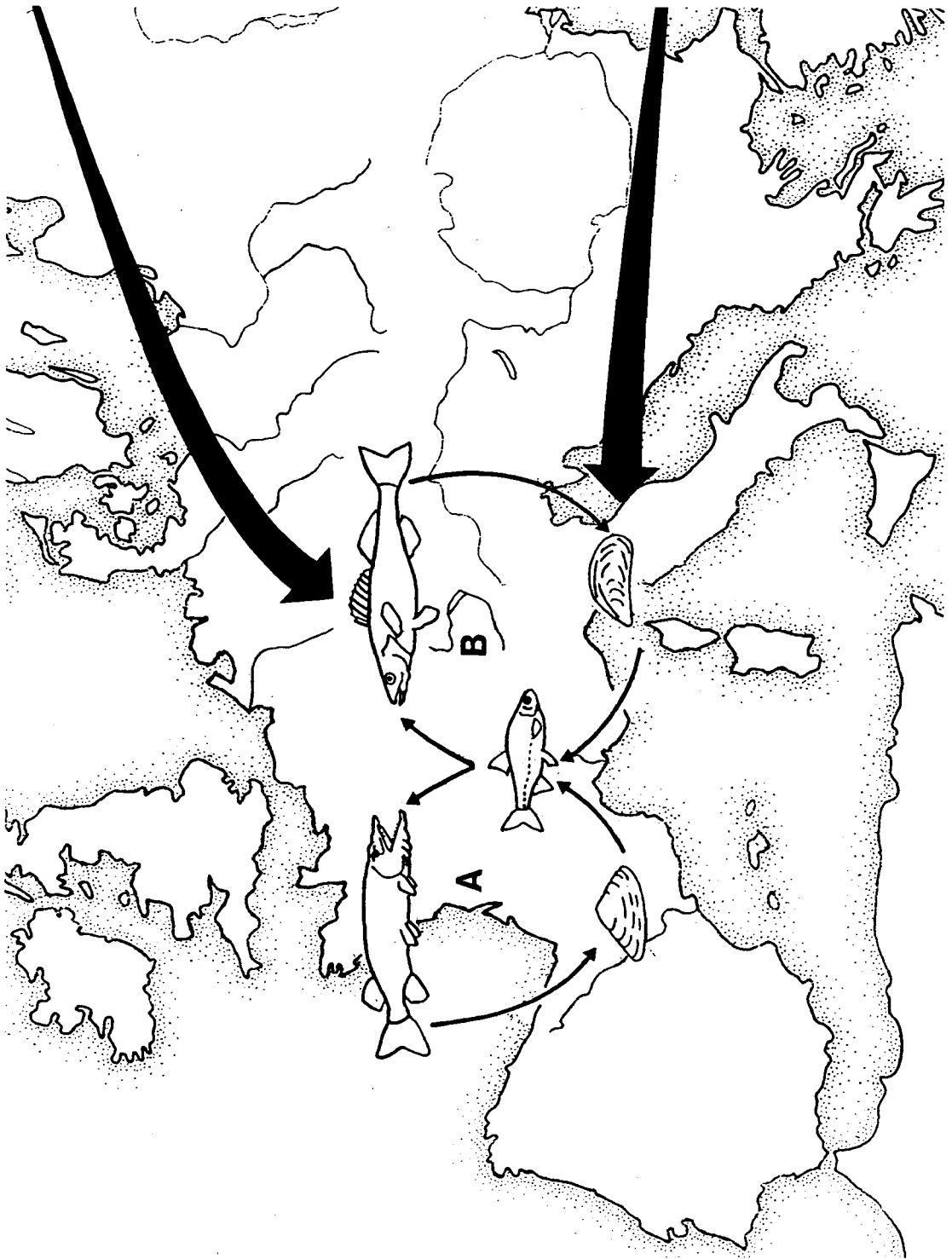


Figure 1

Cycles biologiques de *Rhipidocotyle illense* (A), parasite autochtone, et de *Bucephalus polymorphus* (B), parasite introduit en Europe occidentale. Seuls les Cyprinidae, seconds hôtes intermédiaires, sont communs aux cycles des deux Trématodes (cf. texte).

Figure 1

The life cycles of *Rhipidocotyle illense* (A), a native parasite, and *Bucephalus polymorphus* (B), a parasite introduced into Western Europe. Only the Cyprinidae belong, as second intermediate hosts, to the cycle of both Trematoda (see the text).

Concernant les parasites à cycle complexe, leur maintien et leur évolution dans un nouveau milieu sont d'abord conditionnés par l'existence dans la faune locale d'hôtes potentiels nécessaires à leur développement, sachant que le degré de spécificité parasitaire est très différent à chaque niveau du cycle. En matière de pathologie, les poissons seront concernés soit en tant que deuxième hôte intermédiaire (chez les trématodes), soit en tant qu'hôte définitif (chez les cestodes). Pour les premiers, l'oïxénie est la règle au niveau du mollusque, premier hôte intermédiaire, qui représente toujours en épidémiologie l'élément focalisateur de la parasitose (sans l'introduction simultanée de la dreissene et du sandre, la bucéphalose n'aurait pas pu s'installer dans nos eaux intérieures). A l'exception d'une famille (les Sanguinicolidae, véritables « schistosomes de poissons »), les phénomènes pathogènes chez les poissons se situent toujours au niveau du deuxième hôte intermédiaire : c'est là que les processus d'accumulation parasitaire interviennent, avec d'autant plus d'acuité que l'organe cible des cercaires sera un organe sensible (métacercaires cérébrales, oculaires, etc...). Ceci concerne donc des trématodes dont l'adulte se situera chez un poisson carnassier ou chez des oiseaux ichtyophages (comme les Diplostomatidae, les Strigeidae...). A ce niveau du cycle, lorsque le poisson est deuxième hôte intermédiaire, l'euryxénie est souvent la règle, ce qui augmente le spectre d'hôtes potentiels et les risques pathogènes.

Avec *B. acheilognathi*, il apparaît nettement que l'expansion considérable de ce Cestode n'a été possible que parce qu'une spécificité très large existe simultanément au niveau des poissons, hôtes définitifs, et des copépodes, hôtes intermédiaires ; les conditions locales « faisant le reste », en matière de frein ou d'accélérateur, vis-à-vis des processus de transmission et de recrutement parasitaires.

CONCLUSION

En ne considérant, comme nous l'avons fait, qu'un groupe parasitaire taxonomiquement défini, on se rend compte que la variété des situations épidémiologiques ne rend pas facile le travail de « l'expert » à qui on demanderait de prévoir l'évolution d'un SPH lors de son transfert dans un nouveau milieu : dans une situation donnée, comment discerner, parmi toutes les espèces parasites, celles qui disparaîtront, celles qui se maintiendront, celles qui sont potentiellement pathogènes ?

Comment prévoir les éventuels phénomènes de capture avec la faune autochtone ? Et dans quel sens se feront-ils ? Quelles en seront les conséquences dans les milieux naturels ou en condition d'élevage, que l'on envisage la production en eau chaude industrielle ou la valorisation des marais tropicaux en écosystèmes agro-piscicoles ? Qui aurait pu prévoir l'expansion mondiale de *Myxobolus cerebralis*, agent du tournis des Salmonidae, ou la récente pathologie de l'anguille européenne à *Anguillicola crassus* (ASHWORTH et BLANC, 1997) ?

Une espèce de poisson, comme toute espèce animale, est en soi un microcosme siège d'interactions durables pouvant mobiliser, par leur diversité, microbiologistes et parasitologues. Parce que les subtiles relations qui les régissent sont le fruit de la sélection naturelle, l'expertise qui consiste à préjuger de l'évolution de ces équilibres fragiles après le changement drastique de l'introduction dans un nouveau milieu illustre parfaitement l'incertitude offerte par le scientifique au gestionnaire.

Dans ces conditions, celui-ci devra baser ses décisions sur une extrême prudence ; quant à celui-là, il faudra lui donner les moyens d'étudier la biodiversité parasitaire de l'ichtyofaune autochtone ; faute de cette connaissance préalable de l'« état parasitaire des lieux », les risques ne pourront être évalués en matière d'introduction d'espèces.

Les recommandations seront donc générales, tenant compte de la spécificité parasitaire, de la complexité des cycles et des « 6 règles de pathologie » (COMBES, 1988). Nous en proposons trois :

Recommandation 1 : Sachant que des processus pathogènes ont pu être sélectionnés (notamment lorsqu'ils favorisent la transmission dans les cycles hétéroxènes) (Règle 1) ou que l'hôte compense par sa fécondité l'impact du parasitisme (Règle 2), mieux vaut éviter l'introduction d'espèces impliquées dans de tels processus de transmission.

Recommandation 2 : Sachant que les processus pathogènes affectent généralement de nouveaux SPH, qu'ils soient jeunes (Règle 3) ou peu spécifiques (Règle 4), il faut proscrire l'introduction d'hôtes porteurs de parasites euryxènes, peu spécifiques, susceptibles de former de nouveaux SPH ; il en va de même pour les hybrides, qui peuvent se révéler plus sensibles que les populations parentales (Règle 5).

Recommandation 3 : Sachant que les nouvelles conditions de milieu ne sont pas celles dans lesquelles la sélection, qui a permis un équilibre entre les populations du parasite et celles de l'hôte, a opéré (Règle 6), il faut essayer d'évaluer ce qui dans le « nouveau milieu » serait susceptible de favoriser une meilleure transmission et augmenter par conséquent les charges parasitaires.

BIBLIOGRAPHIE

- ASHWORTH S.T., BLANC G., 1997. *Anguillicola crassus*, un colonisateur agressif récemment introduit dans les stocks européens d'anguilles. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344-345.
- BAKKE T.A., HARRIS P.D., JANSEN P.A., HANSEN L.P., 1992. Host specificity and dispersal strategy in gyrodactylid monogeneans, with particular reference to *Gyrodactylus salaris* (Plathelminthes, Monogenea). *Dis. aquat. Org.*, 13, 63-74.
- 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., HOFFMAN G.L., 1976. Helminth range extension by translocation of Fish in PAGE L.A., *Wildlife Diseases*, 163-172, New York Plenum.
- BAUER O.N., EGUSA S., HOFFMAN G.L., 1981. Parasitic infections of economic importance in fishes in SLUSARSKI W., *Review of Advances in Parasitology*, 425-443, PWN Polish Scient. Pub.
- BEVERLEY-BURTON M., 1984. Monogenea and Turbellaria in MARGOLIS L. and KABATA Z., *Guide to the Parasites of Fishes of Canada*, 5-209. *Canadian Spé. Publi. Fish. Aquat. Sci.*, 74-part 1.
- BUCHMANN K., 1993. Epidemiology and control of *Pseudodactylogyrus* infections in intensive Eel Culture systems : recent trends. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 328, 66-73.
- COMBES C., 1988. Metazoan parasitic diseases : concluding remark in PERKINS F.O., CHENG T.C., *Pathology in marine science*, 331-340, Acad. Press, San Diego.
- COMBES C., 1995. Interactions durables, écologie et évolution du parasitisme. Masson ed., 524 p.
- COMBES C., LE BRUN N., 1990. Invasions by parasites in continental Europe in DI CASTRI F., HANSEN A.J., DEBUSSCHE M., *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin*, 285-296, Kluwer Acad. Pub.
- DENIS A., GABRION C., LAMBERT A., 1983. Présence en France de deux parasites d'origine est-asiatique *Diplozoon nipponicum* Goto, 1891 (Monogenea) et *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 (Cestoda) chez *Cyprinus carpio* (Cyprinidae). *Bull. Fr. Piscic.*, 289, 128-134.
- EUZET L., COMBES C., 1980. Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites in BOCQUET C., GENERMONT J., LAMOTTE M., *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, Tome III, 239-385, Soc. Zool. Fr.

- GRANATH W.O., ESCH G.W., 1983. Temperature and other factors that regulate the composition and intrapopulation densities of *Bothriocephalus acheilognathi* (Cestoda) in *Gambusia affinis* (Pisces). *J. Parasit.*, 69, 1116-1124.
- HOFFMAN G.L., 1970. Parasites of north American Freshwaterfishes. Univ. of California Press, 486 p.
- HOFFMAN G.L., 1976. The Asian tapeworm *Bothriocephalus gowkongensis* in the United States and research needs in fish parasitology in Proc. 1976 Fish farm Conf. Ann. Conv. cat fish farmers Texas, Texas Agri. and Mech. Univ. Coll. Station, 84-90.
- IMADA R., MUROGA K., 1977. *Pseudodactylogyus microrchis* (Monogenea) on the gills of cultured eels - I. Seasonal changes in abundance. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 43, 1397-1401.
- IMADA R., MUROGA K., 1978. *Pseudodactylogyus microrchis* (Monogenea) on the gills of cultured eels - II. Oviposition, hatching and development on the host. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 44, 571-576.
- KAMEGAI S., ICHIHARA A., KATU K., NONOBE H., MACHIDA M., 1966. *Diplozoon nipponicum* Goto, 1891-Part 1 : Morphological observations on the worms obtained from *Cyprinus carpio*. *Meg. Parasit. Mus.*, 1-16.
- KAWATSU H., 1978. Studies on the anemia of fish. IX. Hypochromic microcytic anemia of crucian carp caused by infestation with a trematode *Diplozoon nipponicum*. *Bull. Japan Soc. Scient. Fish.*, 44 (12), 1315-1319.
- KENNEDY C.R., 1993. Introduction, spread and colonization of new localities by fish helminth and crustacean parasites in the British Isles : a perspective and appraisal. *Journal of Fish Biology*, 43, 287-301.
- KOIE M., 1991. Swimbladder nematodes (*Anguillicola* spp.) and gill monogeneans (*Pseudodactylogyus* spp.) parasitic on the European eel (*Anguilla anguilla*). *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 47, 391-398.
- LAMBERT A., 1975. Développement post-larvaire d'*Actinoleidus* sp. Mueller, 1937 (Monogenea Monopisthocotylea Ancyrocephalidae). Hypothèse de la migration des onchoblastes chez les Dactylogyroidea. *C.R. Acad. Sci.*, 281, 1329-1332.
- LAMBERT A., 1977. Les Monogènes Monopisthocotylea parasites des poissons d'eau douce de la France Méditerranéenne. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 3ème sér.* 429, *Zool.*, 299, 177-214.
- LAMBERT A., 1980. Oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea (Plathelminthes). 1ère partie : Développement post-larvaire. *Ann. Parasit.*, 55 (2), 165-198.
- LAMBERT A., DENIS A., 1982. Etude de l'oncomiracidium de *Diplozoon nipponicum* Goto, 1981, hôte larvaire d'un type nouveau pour le genre *Diplozoon* (Monogenea, Discocotylidae). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 57 (6), 533-542.
- LEGAY J.M., 1995. Contribution à la mise en place d'une écotoxicologie fondamentale. *Nature - Sciences - Société*, 3 (4).
- MALMBERG G., 1993. Gyrodactylidae and Gyrodactylosis of Salmonidae. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 328, 120-136.
- MARCOGLIESE D.J., ESCH G.W., 1979. Experimental and natural infection of planktonic and benthic copepods by the Asian tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 56, 151-155.
- MOLNAR K., BAKOS J., KRASZNAI Z., 1984. Parasites of hybrid fishes. *Parasit. hung.*, 17, 29-34.

- PAPERNA I., 1964. Competitive exclusion of *Dactylogyrus extensus* by *Dactylogyrus vastator* (Trematoda, Monogenea) on the gills of reared carp. *J. Parasitol.*, 50, 94-98.
- RAKOTOFIRINGA S.L., 1986. Les Monogènes parasites de Poissons continentaux et marins de Madagascar (Taxonomie - Spécificité - Affinités). Thèse d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 309 p.
- RAKOTOFIRINGA S.L., EUZET L., 1983. Monogènes parasites des Cichlidae (Teleostei) endémiques de Madagascar. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108, 107-114.
- SCOTT A.L., GRIZZLE J.M., 1979. Pathology of cyprinid fishes caused by *Bothriocephalus gowkongensis* Yeh, 1955 (Cestoda Pseudophyllidea). *J. Fish Dis.*, 2, 69-73.
- TUFFERY G., 1977. Recherches sur la Bucéphalose à *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827. Introduction à l'écopathologie des systèmes piscicoles. Thèse Université Paris VI, 134 p.
- VOM SCHEIDT A., 1984. Etude de la Bucéphalose à *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 dans les rivières, fleuves et canaux du Nord-Est de la France. Thèse Ecole Nat. Vét. d'Alfort, 111 p.
- WALLET M., 1984. La Bucéphalose larvaire à *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827. Biologie de la cercaire et aspects épidémiologiques dans le Sud-Est de la France. Thèse 3ème cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 188 p.
- WALLET M., THERON A., LAMBERT A., 1985. Rythme d'émission des cercaires de *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 (Trematoda Bucephalidae) en relation avec l'activité de *Dreissena polymorpha* (Lamellibranche, Dreissenidae), premier hôte intermédiaire. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 60 (6), 675-684.
- WALLET M., LAMBERT A., 1986. Enquête sur la répartition du parasitisme à *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 chez le Mollusque *Dreissena polymorpha* dans le Sud-Est de la France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 300, 19-24.
- WILLIAMS H., JONES A., 1994. Parasitic worms of fish. Taylor and Francis Pub., 593 p.