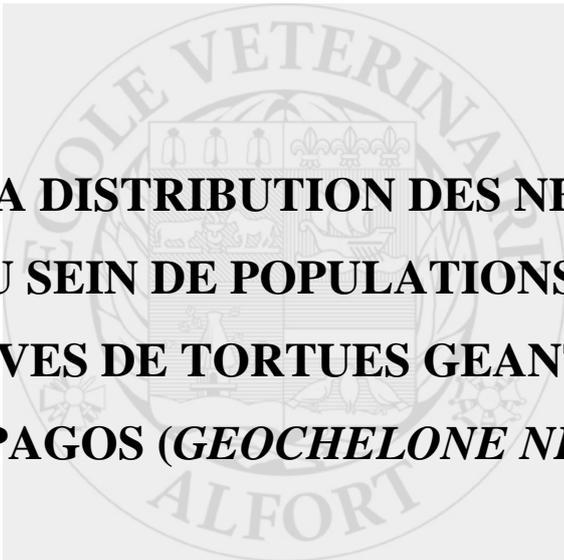


Année 2007



**ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES NEMATODES
DIGESTIFS AU SEIN DE POPULATIONS SAUVAGES
ET CAPTIVES DE TORTUES GEANTES DES
GALAPAGOS (*GEOCHELONE NIGRA*)**

THESE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

le.....

par

Guillaume, André, Georges FOURNIÉ

Né le 14 août 1981 à Paris 9^{ème} (Seine)

JURY

Président : M.

Professeur à la Faculté de Médecine de CRETEIL

Membres

Directeur : Pr. Jacques GUILLOT

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

Assesseur : Dr. Nadia HADDAD HOANG-XUAN

Maître de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

A Monsieur le Professeur de la Faculté de Médecine de Créteil

*Qui nous a fait l'honneur de présider notre jury de thèse.
Hommage respectueux.*

**A Monsieur le Professeur Jacques GUILLOT
de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort**

*Qui a accepté de diriger cette thèse.
En témoignage de ma reconnaissance pour ses compétences et sa disponibilité.
Qu'il trouve ici l'expression de mes remerciements et de mon respect les plus sincères.*

**A Madame le Docteur Nadia HADDAD HOANG-XUAN
de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort**

*Qui a consacré de son temps précieux à examiner ce travail.
Qu'elle soit assurée de notre gratitude.*

Ce travail a été supervisé par le Docteur Simon Goodman, dont les conseils avisés et l'exceptionnelle disponibilité furent des plus précieux. Nous tenons également à remercier le Docteur Virna Cedeño, pour ses compétences, son dynamisme et pour l'aide qu'elle nous a apportée lors de la rédaction de cette thèse, et le Docteur Andrew Cunningham qui nous a offert la possibilité de travailler au sein du Laboratoire de Génétique, d'Epidémiologie et de Pathologie des Galápagos.

Aux Galápagos, le travail de terrain a été rendu possible par l'extrême compétence et la gentillesse du docteur Maryline Cruz et des gardes du Parc National. Les Docteurs Penelope Curtis, Simon Goodman, Caroline Millins, ainsi que Ruth Llumiquinga, Carlos Vera et Pablo Izquierdo participèrent également à la collecte des échantillons. Merci à eux !

L'identification des œufs de nématodes n'aurait pas été possible sans l'aide du Docteur Mark Fox. Les conseils de Stéphane Robin et de Jenő Reiczigel furent précieux pour l'élaboration du protocole d'analyse statistique, et en particulier pour le codage du Bootstrap *t* test.

Nous tenons également à remercier l'ensemble du personnel du laboratoire, pour leur accueil et leur aide, Anaïs, Laura, Ruth, Pamela, Penelope, Carlos, Leandro et Pablo.

A tous ceux qui ont compté et qui comptent pour moi

ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES NEMATODES DIGESTIFS AU SEIN DE POPULATIONS SAUVAGES ET CAPTIVES DE TORTUES GEANTES DES GALAPAGOS (*GEOCHELONE NIGRA*)

NOM : FOURNIÉ
Prénom : Guillaume

Résumé :

Aucune donnée quantitative n'est disponible sur l'intensité de l'infestation des tortues géantes des Galápagos (*Geochelone nigra*) par les nématodes digestifs, bien qu'ils aient été suspectés d'être impliqués dans la mort de plusieurs tortues sur l'île Santa Cruz au sein de l'archipel des Galápagos.

Cinq populations sauvages et trois captives, situées sur quatre îles, ont été échantillonnées afin d'évaluer la variabilité spatiale des distributions de nématodes. Le nombre d'œufs de parasites présents dans les fèces des hôtes a été utilisé comme mesure de l'intensité de l'infestation. Dans toutes les populations sauvages, plus de 80% des tortues étaient infestées. Les distributions parasitaires étaient hautement variables selon le site. Cinq types de nématodes ont été identifiés : oxyures, ascaridés, trichuridés et deux types de strongles. Les strongles étaient les plus abondants. Des effets densité-dépendants et une interaction compétitive entre nématodes pourraient réguler la structure des communautés parasitaires. La réintroduction des tortues favoriserait l'apparition de nématodes dans des populations où ils étaient initialement absents. Néanmoins il est nécessaire de préciser ces observations.

Mots clés : TORTUES GEANTES – GALAPAGOS – *GEOCHELONE NIGRA* – NEMATODES DIGESTIFS – DISTRIBUTIONS PARASITAIRES.

Jury :
Président : Pr.
Directeur : Pr. Jacques GUILLOT
Assesseur : Dr. Nadia HADDAD HOANG-XUAN

Adresse de l'auteur :
M FOURNIÉ Guillaume
2, passage d'Achères 78600 MAISONS-LAFFITTE

INTESTINAL NEMATODE DISTRIBUTIONS IN WILD AND CAPTIVE POPULATIONS OF GIANT GALÁPAGOS TORTOISES (*GEOCHELONE NIGRA*)

SURNAME : FOURNIÉ

Given name : Guillaume

Summary :

No quantitative data are available about infection level of giant Galápagos tortoises (*Geochelone nigra*) by intestinal nematode fauna, though these parasites have been suspected to be implicated in instances of mass mortality among tortoises in Santa Cruz island in the Galápagos archipelago.

Five wild and three captive tortoise populations, located on four islands were sampled in order to assess the spatial variability of nematode distributions. Faecal egg counts were used as a measure of parasitism level. In each wild population, more than 80% of tortoises were infected. Distribution patterns were highly fluctuating in according location. Five nematode types were identified : oxyurids, ascarids, trichurids and two types of strongyles. In all nematode communities, strongyles seemed to be the most abundant. Competitive interaction and density-dependent effects on parasite could regulate parasitism level. Moreover, repatriation of tortoises from captive breeding programmes could be a factor favouring introduction of nematodes into populations where they are not endemic. However, other investigations are necessary in order to specify and complete these observations.

Keywords : GIANT TORTOISES – GALÁPAGOS – *GEOCHELONE NIGRA* –
INTESTINAL NEMATODES – PARASITE DISTRIBUTION.

Jury :

President : Pr.

Director : Pr. Jacques GUILLOT

Assessor : Dr. Nadia HADDAD HOANG-XUAN

Author's address :

Mr FOURNIÉ Guillaume

2, passage d'Achères 78600 MAISONS-LAFFITTE

FRANCE

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	5
PREMIERE PARTIE : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE	7
1 - LES TORTUES GEANTES DES GALAPAGOS	7
1.1 LES TORTUES GEANTES DES GALAPAGOS, UNE ESPECE ENDEMIQUE DE L'ARCHIPEL DES GALAPAGOS	7
1.1.1 L'archipel des Galápagos	7
1.1.1.1 Situation géographique	7
1.1.1.2 Formation de l'archipel	8
1.1.1.3 L'archipel des Galápagos, une nature singulière mais fragile	9
1.1.1.4 Transformation de l'archipel des Galápagos en un espace ouvert	10
1.1.1.5 L'archipel des Galápagos, un espace protégé	11
1.1.1.6 La difficile mise en œuvre des politiques de conservation	12
1.1.2 Taxonomie et distribution de l'espèce	13
1.2 LES TORTUES GEANTES DES GALAPAGOS, UNE ESPECE VULNERABLE	16
1.2.1 Principales menaces pour la survie de l'espèce	16
1.2.1.1 Activités humaines	16
1.2.2.2 Espèces invasives	17
1.2.2 Mesures de protection	19
1.2.3 Statut des populations sauvages	20
1.2.3.1 Populations éteintes ou proches de l'extinction	20
1.2.3.2 Populations menacées	22
1.2.3.3 Populations autrefois proches de l'extinction	22
1.2.3.4 Populations robustes	23
1.2.3.5 Perspectives	24
1.2.4 Mortalité des tortues et parasitisme	25
2 – LES PARASITES ET LEUR IMPACT DEMOGRAPHIQUE SUR LES POPULATIONS HOTES	27
2.1 L'INTERACTION PARASITAIRE	27
2.2 IMPACT DES NEMATODES DIGESTIFS A L'ECHELLE DE L'HOTE	28
2.3 IMPACT DES NEMATODES DIGESTIFS A L'ECHELLE DE LA POPULATION HOTE	29
2.3.1 Prédiction théoriques	29
2.3.2 Mise en évidence de cet impact	31
2.3 PARASITES ET CONSERVATION	34
2.4 LES NEMATODES DIGESTIFS DES TORTUES TERRESTRES	37
2.4.1 Diversité des nématodes digestifs infestant les tortues terrestres	37
2.4.2 Composition des communautés parasitaires et niveaux d'abondance	42
2.4.3 Impact des nématodes digestifs sur les tortues terrestres	43

DEUXIEME PARTIE : ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES NEMATODES DIGESTIFS	45
1 – OBJECTIFS DE L’ETUDE	45
2 – MATERIELS ET METHODES	47
2.1 ECHANTILLONNAGE	47
2.2 COMPTAGE DES ŒUFS DE PARASITES	49
2.3 ANALYSE STATISTIQUE	49
2.3.1 Répétabilité de la méthode de comptage des œufs de parasites	50
2.3.2 Modélisation et comparaison directe des distributions parasitaires	50
2.3.3 Comparaison d’échantillons de faible taille	52
3 – RESULTATS	55
3.1 RESULTATS DE L’ECHANTILLONNAGE	55
3.2 DIVERSITE DES TYPES D’ŒUFS	56
3.3 REPETABILITE DE LA METHODE DE COMPTAGE	59
3.4 COMPARAISON DES DISTRIBUTIONS D’ŒUFS DE NEMATODES ENTRE LES POPULATIONS SAUVAGES DE L’ILE SANTA CRUZ	60
3.5 COMPARAISON DES DISTRIBUTIONS D’ŒUFS DE NEMATODES ENTRE LES POPULATIONS SAUVAGES	63
3.6 COMPARAISON DES DISTRIBUTIONS D’ŒUFS DE NEMATODES SELON LE SEXE ET LA CLASSE D’AGE DES HOTES DANS LES POPULATIONS SAUVAGES	64
3.7 COMPARAISON DES DISTRIBUTIONS D’ŒUFS DE NEMATODES ENTRE LES POPULATIONS SAUVAGES ET CAPTIVES	66
4 – DISCUSSION	69
4.1 DIVERSITE DES TYPES DE NEMATODES DANS LES COMMUNAUTES PARASITAIRES	69
4.2 VARIABILITE DE L’ABONDANCE DES TYPES DE NEMATODES DANS CHAQUE COMMUNAUTE PARASITAIRE	71
4.3 VARIABILITE DES DISTRIBUTIONS D’ŒUFS DE NEMATODES ENTRE LES POPULATIONS SAUVAGES	72
4.4 EFFETS DU SEXE ET DE L’AGE SUR LES DISTRIBUTIONS D’ŒUFS DE NEMATODES DANS LES POPULATIONS SAUVAGES	76
4.5 VARIABILITE DES DISTRIBUTIONS D’ŒUFS DE NEMATODES ENTRE POPULATIONS SAUVAGES ET CAPTIVES	77
4.6 IMPLICATIONS POUR LE PROGRAMME DE CONSERVATION	78
CONCLUSION	81
BIBLIOGRAPHIE	85

TABLE DES ILLUSTRATIONS

TABLEAUX

<i>Tableau 1 : Taxonomie des tortues géantes des Galápagos</i>	13
<i>Tableau 2 : Les sous-espèces de <i>Geochelone nigra</i> et leur localisation</i>	14
<i>Tableau 3 : Les nématodes digestifs parasites des tortues géantes des Galápagos</i>	37
<i>Tableau 4 : Les nématodes digestifs parasites des tortues terrestres (Testudinidae) hormis les tortues géantes des Galápagos</i>	38
<i>Tableau 5a : Résultats de l'échantillonnage pour les populations sauvages de tortues géantes des Galápagos selon le site, le sexe, et la classe d'âge</i>	55
<i>Tableau 5b : Résultats de l'échantillonnage pour les populations captives de tortues géantes des Galápagos</i>	55
<i>Tableau 6 : Fréquence relative des types d'œufs de nématodes selon la population hôte</i>	56
<i>Tableau 7 : Description des distributions d'œufs de nématodes dans cinq populations sauvages de tortues géantes des Galápagos</i>	61
<i>Tableau 8 : Description des distributions d'œufs de nématodes dans deux populations sauvages de tortues géantes des Galápagos, selon le sexe</i>	65
<i>Tableau 9 : Description des distributions d'œufs de nématodes dans deux populations sauvages de tortues géantes des Galápagos, selon la classe d'âge</i>	65
<i>Tableau 10 : Description des distributions d'œufs de nématodes dans quatre populations captives de tortues géantes des Galápagos</i>	66

FIGURES

<i>Figure 1 : Carte de l'archipel des Galápagos</i>	8
<i>Figure 2 : Tortue géante des Galápagos (<i>Geochelone nigra porteri</i>) de l'île Santa Cruz</i>	15
<i>Figure 3 : Tortue géante des Galápagos (<i>Geochelone nigra ephippium</i>) de l'île Pinzón</i>	15
<i>Figure 4 : Ossements d'une tortue géante des Galápagos sur le site d'El Chato, sur l'île Santa Cruz</i>	18
<i>Figure 5 : Carapace d'une tortue géante des Galápagos sur le site de Roca Union, sur l'île Isabela</i>	18
<i>Figure 6 : Le dernier représentant de la sous-espèce <i>Geochelone nigra abingdoni</i></i>	21
<i>Figure 7 : Carte de l'archipel des Galápagos mentionnant les sites d'échantillonnage</i>	48
<i>Figure 8 : Œuf de strongle de petite taille</i>	57
<i>Figure 9 : Œuf de strongle de grande taille</i>	57
<i>Figure 10 : Œuf d'oxyure</i>	58
<i>Figure 11 : Fréquence relative des types d'œufs de nématodes selon la population hôte</i>	59
<i>Figure 12 : Distributions des fréquences des charges d'œufs de nématodes dans les populations d'El Chato (Ec) et de La Caseta (Lc) respectivement</i>	62
<i>Figure 13 : Distributions des fréquences des charges d'œufs de nématodes dans les populations sauvage (S) et captive (C) de Santa Cruz respectivement</i>	67

INTRODUCTION

Les parasites, et en particulier les nématodes digestifs, sont dorénavant reconnus comme un facteur fondamental structurant les populations animales, et les écosystèmes (Tompkins et Begon, 1999). Cependant, ils pourraient également représenter une menace pour la survie des populations vulnérables à l'extinction, en causant de brutales et inattendues décroissances démographiques (Daszak *et al.*, 2000 ; Cleaveland *et al.*, 2002). Ainsi, l'impact négatif potentiel des parasites sur les populations animales est de plus en plus pris en compte par les institutions en charge de la protection des espèces menacées, lors de l'élaboration des programmes de conservation.

L'archipel des Galápagos, situé dans l'océan Pacifique, à près de 1 000 km des côtes équatoriennes, est renommé pour sa richesse biologique unique. Néanmoins, comme dans la plupart des autres écosystèmes insulaires (Frankham, 1998), les activités humaines ont eu un impact négatif sur la faune et la flore natives. Aujourd'hui, de nombreuses espèces endémiques sont vulnérables, ou menacées d'extinction. Parmi celles-ci figurent les tortues géantes des Galápagos (*Geochelone nigra*, Quoy et Gaymard, 1824) (IUCN).

Compte tenu de la faible taille des populations sauvages de tortues et de leur faible taux de renouvellement, la survenue d'une épizootie pourrait remettre en cause leur survie. En 1979, 1996 et 1999, des pics de mortalité affectèrent les populations sauvages situées au sud-ouest de l'île Santa Cruz, au centre de l'archipel. Des nématodes présents en grand nombre dans le tube digestif des animaux morts ont été suspectés d'être à l'origine de ces taux de mortalité inhabituels (Butler, 1996 ; Bensted-Smith *et al.*, 2000), néanmoins aucun lien de causalité n'a pu être démontré.

Le manque d'informations disponibles sur les communautés de nématodes digestifs, et sur les différents agents pathogènes des tortues géantes des Galápagos, constitue un obstacle à la compréhension de leur impact sur les populations sauvages. En conséquence, le Laboratoire de Génétique, d'Epidémiologie et de Pathologie des Galápagos, en collaboration avec le Parc National des Galápagos, la Société Zoologique de Londres, l'Université de Leeds et l'Université de Guayaquil initia, en 2004, un projet ayant pour objectif d'évaluer l'état de santé des populations de tortues géantes, et l'impact des agents pathogènes sur celles-ci.

Nous nous consacrerons ici à l'étude des communautés de nématodes digestifs infestant les populations de tortues géantes des Galápagos. Néanmoins, cette étude est préliminaire, ses objectifs sont donc limités à l'évaluation de la diversité des communautés de nématodes digestifs, et à l'estimation de la variabilité spatiale des distributions parasitaires. L'évaluation de l'impact des nématodes digestifs sur les populations hôtes, et l'identification des facteurs modulant cet impact ne pourront pas être entrepris à ce stade de l'étude.

La première partie traitera de la nature, de l'histoire des îles Galápagos et de la place qu'y occupent les tortues géantes. Nous présenterons la distribution des différentes populations de tortues et les menaces pour leur survie. Puis nous définirons l'impact que pourraient exercer les parasites à l'échelle de l'hôte, à l'échelle de la population hôte, et la menace qu'ils sont susceptibles de représenter pour la survie des populations vulnérables à l'extinction. Nous présenterons également les données relatives à la diversité des nématodes digestifs infestant les tortues terrestres, et aux effets qu'ils exercent sur celles-ci. Dans une deuxième partie, nous présenterons et nous analyserons la composition des communautés de nématodes digestifs des tortues géantes, et la distribution de ces parasites au sein des différentes populations sauvages et captives étudiées.

PREMIERE PARTIE : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

1 - LES TORTUES GEANTES DES GALAPAGOS

1.1 Les tortues géantes des Galápagos, une espèce endémique de l'archipel des Galápagos

Les tortues géantes des Galápagos sont les tortues terrestres les plus imposantes au monde. Les adultes peuvent atteindre un poids de 300kg et une longueur de 1,80m. Leur espérance de vie est estimée à 150-200 ans (Ernst et Barbour, 1989). Cette espèce est endémique aux îles Galápagos, et est le symbole de la richesse biologique unique de l'archipel. Néanmoins, sa survie, comme celle de nombreuses autres espèces de l'archipel, est aujourd'hui menacée.

1.1.1 L'archipel des Galápagos

L'archipel des Galápagos est célèbre pour le nombre élevé d'espèces endémiques qui y vivent, et pour les études qu'y mena Charles Darwin, et qui aboutirent à l'élaboration de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. Cependant la biodiversité unique de cette archipel est aujourd'hui menacée.

1.1.1.1 Situation géographique

Les îles Galápagos (nom espagnol : *Achipiélago de Colón* ou *Islas Galápagos*, de *galápago*, 'tortue') font partie de l'Equateur et sont situées dans l'océan Pacifique à 965km des côtes sud-américaines (0°N 91°W) (Figure 1). Elles forment un archipel comprenant 19 îles océaniques et près d'une centaine d'îlots et d'écueils, pour une surface totale de 7 882km² (Jackson, 1999 ; Legay, 2001).

La plaque Nazca se déplace au dessus d'un 'point chaud' stationnaire, vers le sud-est. Ainsi, les îles se sont formées selon un gradient est-ouest. Les îles les plus anciennes, San Cristóbal et Española, situées à l'est de l'archipel, sont apparues il y a près de cinq millions d'années. Les îles les plus récentes, Isabela et Fernandina, situées à l'ouest de l'archipel, datent de moins de 500 000 ans, et sont toujours en formation (Sinkin, 1984 ; White *et al.*, 1993).

L'archipel des Galápagos est l'une des régions volcaniques les plus actives au monde. Plus de 50 éruptions ont été recensées au cours des 200 dernières années. La plus récente eut lieu en novembre 2005 sur le Sierra Negra, l'un des cinq volcans de l'île Isabela.

1.1.1.3 L'archipel des Galápagos, une nature singulière mais fragile

L'archipel des Galápagos abrite de nombreuses espèces natives de reptiles, d'oiseaux, de mammifères, d'insectes et de plantes. Le taux d'endémisme y est très élevé (Archarya, 2000). Vingt des 22 espèces de reptiles et 180 des 500 espèces de plantes natives que comptent l'archipel sont endémiques. De plus, il existe souvent pour une même espèce plusieurs sous-espèces, isolées les unes des autres sur les différentes îles.

C'est l'observation de cette faune et de cette flore qui permit à Charles Darwin d'élaborer sa théorie de l'évolution par la sélection naturelle présentée en 1859 dans *L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*. Présent à bord du *H.M.S. Beagle*, qui réalisait un voyage autour du monde, Charles Darwin, alors jeune naturaliste de 22 ans, arriva sur l'archipel des Galápagos en 1835 pour une période de cinq semaines. Darwin constata que chaque île de l'archipel abritait plusieurs espèces distinctes qui avaient '*des rapports beaucoup plus étroits les unes avec les autres qu'avec les habitants du continent américain*' (Darwin, 1859 ; p458). Ainsi, l'étroite parenté entre les populations insulaires et celles du continent américain, et la parenté plus étroite encore entre les populations distinctes des différentes îles, '*sont autant de faits que la théorie de la création indépendante de chaque espèce ne permet pas d'expliquer ; il devient facile de les comprendre si l'on admet la colonisation par la source la plus voisine ou la plus accessible, jointe à une adaptation ultérieure des immigrants aux conditions de leur nouvelle patrie*' (Darwin, 1859 ; p464). En effet, la variété des facettes écologiques de l'archipel et son isolement géographique ont favorisé une spéciation diversifiée des populations animales et végétales venues du continent américain.

La singularité des Galápagos, et de la plupart des îles océaniques, vient donc de l'isolement dans lequel elles ont évolué. Or, si les îles sont des milieux biogéographiques uniques, elles sont aussi particulièrement fragiles : la plupart des extinctions survenues au cours des 400 dernières années ont affecté des écosystèmes insulaires (Frankham, 1998 ; Smith *et al.*, 1993 ; Manne *et al.*, 1999). En effet, la faible taille des populations et le niveau de consanguinité généralement élevé des espèces insulaires, l'absence de prédateurs ou de compétiteurs dans leur habitat naturel, rendent ces espèces particulièrement vulnérables. Ainsi, la rupture de l'isolement insulaire est synonyme de perte de biodiversité.

1.1.1.4 Transformation de l'archipel des Galápagos en un espace ouvert

Quatre siècles de présence humaine ont eu un effet négatif sur la faune et la flore de l'archipel. Les îles Galápagos furent découvertes en 1535 par l'évêque espagnol de Panama Fray Tomás de Berlanga, mais c'est à partir du XVII^{ème} siècle que l'impact de l'homme sur les écosystèmes de l'archipel devint significatif.

En effet, à partir du XVII^{ème} siècle, l'archipel devint une base pour les flibustiers britanniques qui s'y embusquaient avant d'attaquer les galions espagnols transportant l'or et l'argent des colonies sud-américaines vers l'Espagne. A la fin du XVIII^{ème} siècle, les pirates délaissèrent cette région de l'océan Pacifique, qui devint alors une importante zone de chasse pour les baleiniers. Leur activité déclina à partir de 1860, les baleines se faisant plus rares, et le pétrole ayant supplanté rapidement l'huile de cachalot. En 1833, soit un an après l'annexion de l'archipel par l'Equateur, les premiers colons débarquèrent sur l'île Floreana. Ainsi, au pillage de la nature par les flibustiers, puis surtout par les baleiniers, succéda la déprédation des écosystèmes par les colons.

Aujourd'hui, quatre îles sont habitées, Isabela, Santa Cruz, San Cristóbal et Floreana. En 1959, entre 1 000 et 2 000 personnes habitaient l'archipel. En 1974, un recensement révéla que la population de l'archipel s'élevait à 4 037 habitants. A partir des années 1980, ce nombre augmenta de façon vertigineuse, pour dépasser les 25 000 habitants en 2006 (Grenier, 2000 ; Tapia S. Communication personnelle). Cette importante croissance démographique est essentiellement due à l'arrivée massive d'immigrants illégaux, attirés par les revenus du tourisme, et fuyant le taux de chômage élevé et la misère sévissant en Equateur continental. Néanmoins, une faible partie de la population profite des revenus générés par le tourisme, ainsi, de nombreux *Galápagueños* tirent leur

subsistance de la pêche et de l'agriculture, et font pression pour exploiter de nouveaux espaces et des ressources protégées. De plus, les entreprises touristiques guidées par le profit n'hésitent pas à spolier la nature et exigent toujours plus de droits de visite (Grenier, 2000).

Le développement des activités humaines, outre la surexploitation des ressources biologiques de l'archipel, s'accompagna de l'introduction d'espèces exotiques qui dégradèrent les écosystèmes, entrèrent en compétition ou se comportèrent en prédateur vis-à-vis des espèces natives. La transformation rapide de cet espace clos en un espace ouvert n'a pas permis une évolution adaptative des espèces natives à des organismes continentaux bien plus adaptés à la concurrence interspécifique. Ainsi, de nombreuses espèces natives furent conduites vers l'extinction, et la plupart des espèces endémiques ayant survécu sont aujourd'hui menacées. L'introduction d'agents pathogènes exotiques, tel que le virus West Nile (Wikelski *et al.*, 2004 ; Guo, 2006), est dorénavant perçue comme une menace majeure pour la faune native et notamment pour les espèces aviaires. De nombreuses mesures ont donc été prises afin de conserver cette richesse biologique unique.

1.1.1.5 L'archipel des Galápagos, un espace protégé

Bien que la première loi visant à protéger l'archipel des Galápagos fut promulguée en 1934, puis complétée en 1936, aucune action significative de protection de la faune et de la flore ne fut entreprise avant les années 1950 (Black et Cornley Smith, 1984).

En 1959, le gouvernement équatorien, en collaboration avec l'UNESCO (United Nations Educational Scientific and Cultural Organization), fonda le Parc National des Galápagos, qui regroupe 97,5% des terres de l'archipel. La fondation Charles Darwin fut fondée la même année, mais le travail de conservation ne débuta qu'en 1964, avec l'établissement de la Station de Recherche Charles Darwin sur l'île Santa Cruz. Ses missions, conduites en collaboration avec le Parc National, sont d'assurer la conservation des espèces natives et de leur habitat, d'éradiquer les espèces invasives, de promouvoir les études scientifiques nécessaires, et de sensibiliser les populations locales aux problématiques environnementales. En 1978, l'UNESCO inscrit l'archipel au Patrimoine Mondial de l'Humanité et lui donna, en 1985, le titre de réserve de biosphère. Celle-ci fut étendue en 2001 à la réserve marine (Black et Cornley Smith, 1984). Ainsi, la colonisation et la modification de territoire appartenant au parc national sont illégales. De même, la capture, la translocation et le commerce d'espèces natives sont prohibés.

1.1.1.6 La difficile mise en œuvre des politiques de conservation

Ces mesures doivent permettre la conservation *in situ* des espèces endémiques, et la préservation des écosystèmes de l'archipel. Néanmoins, les moyens, humains et financiers, dont disposent la Fondation Charles Darwin et le Parc National semblent bien dérisoires comparés à l'ampleur de leurs missions. De plus la conservation de l'environnement des îles Galápagos ne bénéficie ni du soutien des hommes politiques continentaux et locaux, alliés aux intérêts des industries de la pêche et du tourisme, ni du soutien d'une bonne partie de la population locale, celle-ci ayant le sentiment d'être tenue à l'écart de la gestion de l'archipel. Financées par les pays du Nord, et dirigées principalement par des scientifiques européens ou nord-américains, les actions de conservation menées par la communauté internationale et la Fondation Charles Darwin sont souvent perçues comme une ingérence sur le territoire équatorien. Les restrictions visant à permettre la conservation des écosystèmes, et leur exploitation raisonnée suscitent généralement le mécontentement de la population locale, dont une grande partie ne bénéficie pas des revenus générés par le tourisme, mais tire sa subsistance de l'exploitation de l'environnement. En 1994, une mesure visant à réguler la pêche est entrée en vigueur. En signe de protestation, les manifestants ont tué 84 tortues au sud d'Isabela, et menacé d'introduire des espèces animales non natives dans les îles demeurées jusque là 'intactes'. Sous cette pression, le gouvernement a abrogé la mesure (Grenier, 2000).

Les institutions en charge de la conservation ont longtemps perçu les populations humaines comme une menace pour l'environnement des Galápagos, les excluant de fait des politiques de conservation. Il est vrai que l'immigration massive, responsable d'une importante instabilité démographique, sociale et politique, constitue aujourd'hui une menace pour la conservation des Galápagos. Cependant les raisons n'ont pas été suffisamment analysées. Or les politiques de conservation ne peuvent être efficaces que si elles prennent en compte les populations humaines dans lesquelles elles s'insèrent. Les mauvaises conditions de vie des populations locales constituent la première menace pour la conservation de l'environnement.

1.1.2 Taxonomie et distribution de l'espèce

Durant le Pléistocène, les tortues géantes peuplaient tous les continents, excepté l'Antarctique et l'Australie. Aujourd'hui, la plupart des lignées de tortues géantes se sont éteintes. Seules deux lignées ont survécu. Elles sont situées sur des archipels isolés : l'archipel d'Aldabra, dans l'océan Indien, à 700km à l'est des côtes tanzaniennes d'une part, et l'archipel des Galápagos d'autre part. Ces deux lignées ne sont pas proches phylogénétiquement et représentent deux évolutions indépendantes du gigantisme (Powell et Caccone, 2006). Les tortues géantes des Galápagos forment ainsi une espèce endémique à l'archipel, appartenant au genre *Geochelone* (Tableau 1).

Tableau 1 : Taxonomie des tortues géantes des Galápagos
(Integrated Taxonomic Information System)

Règne	Animalia
Embranchement	Chordata
Sous-Embranchement	Vertebrata
Classe	Reptilia (Laurenti, 1768)
Ordre	Testudines (Linnaeus, 1758)
Famille	<i>Testudinidae</i> (Batsch, 1788)
Genre	<i>Geochelone</i> (Fitzinger, 1835)
Espèce	<i>Geochelone nigra</i> (Quoy et Gaymard, 1824) synonyme : <i>Geochelone elephantopus</i> (Harlan, 1827)

Geochelone nigra est une espèce monophylétique, issue d'une lignée du continent américain. L'arrivée des tortues sur l'archipel daterait de deux à trois millions d'années (Caccone *et al.*, 2005). Capables de survivre plusieurs mois sans eau ni nourriture, les tortues auraient atteint les îles Galápagos en dérivant le long des courants océaniques. La colonisation des différentes îles de l'archipel fut progressive, selon un gradient est-ouest, des îles les plus anciennes aux îles les plus récentes. Les derniers sites ont été colonisés il y a moins de 500 000 ans (Caccone *et al.*, 2005).

La colonisation des îles étant un événement rare, l'isolement géographique des populations de tortues a conduit à leur spéciation. Ainsi, on dénombre aujourd'hui 11 sous-espèces : les îles Española, San Cristóbal, Santa Cruz, Pinzón, Santiago, Pinta, et les cinq volcans de l'île Isabela abritent chacun une sous-espèce différente (Tableau 2). Ces sous-espèces sont distinctes morphologiquement et génétiquement. Elles diffèrent notamment par la forme de la carapace, qui est une adaptation à la niche écologique occupée par les tortues. Sur les sites où la végétation est abondante, les carapaces sont en forme de dôme (Figure 2), sur les sites où la végétation est clairsemée et arbustive, les carapaces sont ensellées (Figure 3). Ces sous-espèces sont considérées

par certains auteurs comme des espèces à part entière, néanmoins, nous continuerons à les considérer dans cette étude comme des sous-espèces de *Geochelone nigra* (Pritchard, 1996).

Tableau 2 : Les sous-espèces de *Geochelone nigra* et leur localisation
(Pritchard, 1996)

Sous-espèce	Localisation
<i>abingdoni</i> (Günther, 1877)	Ile Pinta
<i>becki</i> (Rothschild, 1901)	Ile Isabela – Volcan Wolf
<i>chathamensis</i> (Van Denburgh, 1907)	Ile San Cristóbal
<i>darwinii</i> (Van Denburgh, 1907)	Ile Isabela – Volcan Santiago
<i>ephippium</i> (Günther, 1875)	Ile Pinzón
synonyme : <i>duncanensis</i> (Garman, 1917)	
<i>guntheri</i> (Baur, 1889)	Ile Isabela – Volcan Sierra Negra
<i>hoodensis</i> (Van Denburgh, 1907)	Ile Española
<i>microphyes</i> (Garman, 1917)	Ile Isabela – Volcan Darwin
<i>nigra</i> (Quoy et Gaymard, 1824)	Ile Floreana (sous-espèce éteinte)
synonyme : <i>galapagoensis</i> (Baur, 1889)	
<i>phantastica</i> (Van Denburgh, 1907)	Ile Fernandina (sous-espèce éteinte)
<i>porteri</i> (Rothschild, 1903)	Ile Santa Cruz
synonyme : <i>nigrita</i> (Duméril et Bibron, 1835)	
<i>vandenburghi</i> (De Sola, 1930)	Ile Isabela – Volcan Alcedo
<i>vicina</i> (Günther, 1875)	Ile Isabela – Volcan Cerro Azul
<i>wallacei</i>	Ile Rábida (sous-espèce éteinte)
non décrite	Ile Santa Fé (sous-espèce éteinte)

Lors de la découverte de l'archipel, *Geochelone nigra* comptait 15 sous-espèces (Caccone *et al.*, 1999). Ainsi, après quatre siècles de présence humaine, quatre sous-espèces se sont éteintes, et les populations des 11 sous-espèces encore présentes ont été considérablement réduites. L'une d'entre elles, *Geochelone nigra abingdoni*, originaire de l'île Pinta, ne compte plus qu'un individu. De 250 000 individus au XVIème siècle, le nombre total de tortues vivant sur l'archipel est aujourd'hui estimé à 20 000 individus (Marquez *et al.*, 2004).

Figure 2 : Tortue géante des Galápagos (*Geochelone nigra porteri*) de l'île Santa Cruz
La carapace est en forme de dôme.



Figure 3 : Tortue géante des Galápagos (*Geochelone nigra ephippium*) de l'île Pinzón
La carapace est ensellée.



1.2 Les tortues géantes des Galápagos, une espèce vulnérable

1.2.1 Principales menaces pour la survie de l'espèce

1.2.1.1 Activités humaines

Du XVII^{ème} jusqu'au milieu du XIX^{ème} siècle, les populations de tortues ont été utilisées par les flibustiers, puis par les baleiniers, comme une source de viande fraîche. Stockées dans les bateaux, elles pouvaient survivre plusieurs mois sans eau ni nourriture. Les colons, arrivés sur l'archipel en 1833, chassèrent également les tortues, non seulement pour en consommer la chair, mais aussi pour en extraire de l'huile. Près de 200 000 tortues furent ainsi tuées au cours des XVIII^{ème} et XIX^{ème} siècles (Mc Farland *et al.*, 1974 ; Pritchard, 1996).

Les expéditions scientifiques contribuèrent également au pillage des populations de tortues géantes. Les prétextes en étaient l'étude de ces animaux uniques, et la conservation *ex situ* de spécimens dans les musées afin de préserver l'espèce de l'extinction. Néanmoins, leur objectif était avant tout de renforcer le prestige des institutions commanditaires en amassant les plus grandes collections possibles. L'expédition menée par l'académie de Californie, de 1905 à 1906, collecta à elle seule 266 tortues (Grenier, 2000). La dernière expédition d'envergure fut conduite en 1928.

Bien que l'exploitation des tortues fut rendue illégale en 1959, et que la plupart des zones de présence des tortues soient aujourd'hui protégées, la prédation humaine, dorénavant marginale à l'échelle de l'archipel, est une pratique encore présente sur l'île Santa Cruz et au sud-est d'Isabela, où elle est responsable d'une réduction importante de certaines populations sauvages, qui pourrait les mener vers l'extinction (Figure 4 ; Figure 5). De plus l'importante croissance démographique des populations humaines pourrait restreindre l'habitat des populations sauvages de l'île Santa Cruz et du volcan Sierra Negra sur l'île Isabela (Mc Farland *et al.*, 1974 ; De Vries, 1984 ; Pritchard, 1996).

La présence humaine a également conduit à l'introduction, volontaire ou non, de nombreuses espèces exotiques et invasives, qui constituent aujourd'hui la principale menace pour la survie des populations sauvages.

1.2.2.2 Espèces invasives

Les espèces exotiques dégradent l'habitat des espèces natives, entrent en compétition avec ces dernières ou en deviennent les prédatrices. Ainsi, les espèces exotiques constituent aujourd'hui la menace principale pour la survie des espèces animales natives, et en particulier pour les tortues géantes des Galápagos.

Les ruminants, dont les bovins (*Bos taurus*), les ovins (*Ovis ariens*), et surtout les caprins (*Capra hircus*), entrent en compétition avec les tortues pour les ressources alimentaires et l'eau. De plus, le surpâturage entraîne une érosion et une dégradation importante de l'habitat des tortues (Archarya, 2000). En raison de leur haut niveau de reproduction et de leur régime alimentaire opportuniste, les chèvres ont considérablement proliféré. On en comptait plusieurs dizaines de milliers sur les îles Pinta et Española au milieu du XXème siècle (Mac Farland *et al.*, 1974).

Les chats (*Felis catus*) et les chiens (*Canis famialiris*) détruisent les nids et tuent les tortues juvéniles. Les porcs (*Sus scrofa*) détruisent également les nids, et dégradent considérablement la végétation et l'habitat des tortues. Les rats noirs (*Rattus rattus*) consomment les œufs et attaquent les tortues juvéniles lorsqu'elles sortent du nid (Mac Farland *et al.*, 1974).

Figure 4 : Ossements d'une tortue géante des Galápagos sur le site d'El Chato, sur l'île Santa Cruz



Figure 5 : Carapace d'une tortue géante des Galápagos sur le site de Roca Union, sur l'île Isabela



1.2.2 Mesures de protection

Geochelone nigra est une espèce vulnérable (IUCN), et est inscrite à l'annexe I de la CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora). Comme pour la plupart des espèces natives de l'archipel, la colonisation et la modification de l'habitat des tortues sont illégales, la capture, la translocation et le commerce des tortues ou de leurs œufs sont prohibés.

Le Parc National des Galápagos, en collaboration avec la Station de Recherche Charles Darwin, a pour mission d'assurer la conservation *in situ* des populations sauvages de tortues géantes des Galápagos. Il est donc apparu nécessaire de restaurer les habitats naturels, en éliminant les compétiteurs ou les prédateurs non natifs d'une part, et d'augmenter les effectifs des populations à partir de programme de reproduction et d'élevage *ex situ* d'autre part.

Ainsi, les compétiteurs et les prédateurs exotiques sont chassés par les gardes du Parc National. Leur action a permis notamment d'éliminer les rats noirs de l'île Pinzón, et de réduire les populations de ruminants sur de nombreuses îles. De plus, en 1965, la Station de Recherche Charles Darwin débuta un programme d'élevage des tortues juvéniles. Les œufs, collectés en milieu naturel, ou issus de la reproduction *ex situ*, sont transférés au centre de reproduction où ils éclosent. Les juvéniles présents dans les milieux naturels sont également collectés, et transférés au centre de reproduction. Les tortues juvéniles y sont alors élevées, avant d'être relâchées dans le milieu sauvage d'origine, à l'âge de cinq ans.

Il existe trois centres de reproduction. Le plus ancien, situé sur l'île Santa Cruz, fait partie de la Station de Recherche Charles Darwin, et assure l'élevage et la réintroduction des tortues des îles Santa Cruz, Santiago, Pinzón et Española. Les deux autres, plus récents, sont situés sur les îles San Cristóbal et Isabela, et assurent l'élevage et la réintroduction des tortues sur ces mêmes îles.

Malgré ces multiples actions menées en faveur de la conservation des tortues, la survie de plusieurs populations demeure préoccupante.

1.2.3 Statut des populations sauvages

(Mc Farland *et al.*, 1974; Pritchard, 1996 ; Campbell *et al.*, 2004 ; Marquez *et al.*, 2004 ; Cruz *et al.*, 2005 ; Russello *et al.*, 2005 ; Guo, 2006 ; Martins *et al.*, 2006)

Les populations sauvages ont toutes été soumises à divers degrés de menaces pour leur survie au cours des derniers siècles. Certaines populations se sont éteintes (e.g. Floreana), d'autres sont proches de l'extinction (e.g. Pinta et Fernandina) ou restent menacées (e.g. volcan Sierra Negra sur Isabela), certaines ont été sauvées de l'extinction par des efforts considérables de conservation (e.g. Española et Pinzón), et quelques unes demeurent relativement robustes (e.g. sud-ouest de Santa Cruz et volcan Alcedo sur Isabela).

1.2.3.1 Populations éteintes ou proches de l'extinction

Floreana

Il est possible que la population de tortues de Floreana se soit éteinte avant 1850. En 1835, Charles Darwin n'observa aucune tortue vivante sur cette île, mais de nombreuses carapaces vides. L'extinction de cette sous-espèce est en grande partie imputable au pillage exercé par les baleiniers, puis à l'arrivée des premiers colons, qui y ont introduit de nombreux mammifères, tels les chiens, les rats et les chèvres.

Rábida et Santa Fé

Bien que des tortues aient été trouvées par le passé sur ces îles, il est possible qu'elles y aient été introduites par l'homme. Ainsi l'existence de sous-espèces originales sur les îles Rábida et Santa Fé est questionnable.

Fernandina

Une seule tortue a été trouvée sur cette île au début du XXème siècle. Les explorations qui ont suivi cette découverte n'ont pas permis d'en observer d'autres, mais de détecter quelques rares signes de présence. L'extrême rareté, ou l'extinction des tortues sur cette île ne semble pas être due aux activités humaines. En effet, les registres des baleiniers et des corsaires ne font pas état de tortues sur Fernandina, et aucun mammifère n'a été introduit sur cette île. Il est possible que des éruptions volcaniques aient détruit les zones de nidation, ou aient séparé ces zones des aires d'alimentation.

Pinta

Cette population a été massivement pillée par les baleiniers. De plus des chèvres y ont été introduites et s'y sont abondamment multipliées, soumettant les tortues à une pression de pâturage inhabituelle et à une modification importante de leur habitat. La population de chèvres, aujourd'hui éradiquée, s'élevait à plus de 40 000 individus. Dorénavant, *Geochelone nigra abingdoni* n'existe plus à l'état sauvage, cette sous-espèce n'est plus représentée que par un seul individu (Figure 6), transféré en 1972 à la Station de Recherche Charles Darwin.

Figure 6 : Le dernier représentant de la sous-espèce *Geochelone nigra abingdoni*



1.2.3.2 Populations menacées

Isabela – Volcan Sierra Negra et Volcan Cerro Azul

Les tortues présentes sur les pentes des volcans Sierra Negra et Cerro Azul étaient vraisemblablement très abondantes par le passé, néanmoins ces populations ont été considérablement réduites. Au début du XXème siècle, les colons tuèrent de nombreuses tortues, non seulement pour se nourrir, mais également pour en extraire de l'huile. Les chiens proliférèrent et tuèrent les tortues juvéniles, et parfois même des tortues adultes. Aujourd'hui encore, la déprédation humaine représente une menace pour la survie de certaines populations. Les animaux exotiques, chiens et porcs principalement, sont toujours présents dans la plupart des zones de nidation des tortues et réduisent considérablement la survie des juvéniles. Les actions menées par le centre de reproduction d'Isabela et la Parc National, telles que la réintroduction de juvéniles, l'élimination des mammifères exotiques et la surveillance accrue des populations sauvages afin d'éviter le braconnage limitent la décroissance démographique de ces populations.

Est et Nord-Ouest de Santa Cruz

Une centaine de tortues est présente à l'est de l'île Santa Cruz. Bien que semblables morphologiquement aux tortues situées au sud-ouest de l'île, elles en sont éloignées phylogénétiquement et devraient être considérées comme appartenant à une sous-espèce originale, et non à la sous-espèce *Geochelone nigra porteri*. Une petite population, composée de quelques dizaines de tortues proches morphologiquement et phylogénétiquement de celles présentes sur l'île Pinzón, est située au nord-ouest de l'île Santa Cruz. Compte tenu de leur faible taille, la survie de ces deux populations est préoccupante.

1.2.3.3 Populations autrefois proches de l'extinction

Pinzón

Cette population fut relativement épargnée par la déprédation exercée par les baleiniers, mais souffrit de celle exercée par les scientifiques. Plus de 120 tortues furent ainsi prélevées à la fin du XIXème siècle. C'est à cette période que le rat noir fut introduit sur l'île et stoppa la reproduction de cette population. Les rats consommaient les œufs, attaquaient les juvéniles à leur sortie du nid, et parfois même les tortues adultes. A partir de 1965, la Fondation Charles Darwin entreprit de collecter les œufs afin de les faire éclore et d'élever les juvéniles *ex situ*, puis de les réintroduire sur

Pinzón. La population de l'île était alors réduite à 150 adultes. En 1988, le Parc National entreprit d'exterminer les rats présents sur l'île. Aujourd'hui, la population de tortues compte près de 550 individus.

Española

L'île Española est la première île de l'archipel à être rencontrée par les marins venant du Cap Horn ; ainsi, la population de tortues souffrit considérablement de la déprédation exercée par les baleiniers. Les chèvres y ont également proliféré. En 1964, la décision fut prise de transférer toutes les tortues de cette île au centre de reproduction de Santa Cruz. Douze tortues femelles et trois mâles, dont l'un provenant du zoo de San Diego, furent ainsi regroupées. Plus de 1 200 juvéniles issus de leur reproduction ont été réintroduits sur l'île Española. De même que sur la plupart des îles où elles ont proliféré, les chèvres sont chassées par les agents du Parc National. Dorénavant, la population de tortues compte près de 1 500 individus. Néanmoins, la faible diversité génétique de cette population pourrait grandement la fragiliser.

1.2.3.4 Populations robustes

Santiago

Au cours du XIXème siècle, les porcs furent introduits sur l'île et dégradèrent considérablement l'habitat des tortues. Ils représentaient alors la principale menace pour la survie de cette population. Les chèvres y furent également introduites et leur population fut estimée à plusieurs dizaines de milliers d'individus au début des années 1980. Ces deux espèces exotiques ont aujourd'hui été éradiquées. La population sauvage de tortues est renforcée par le programme mené par le centre de reproduction de Santa Cruz. Elle compte aujourd'hui entre 700 et 1 200 individus.

Sud-Ouest de Santa Cruz

L'île Santa Cruz regroupe plus de 90% de la population humaine de l'archipel. Jusqu'au début du XXème siècle, leur habitat étant difficilement accessible, les tortues de cette île furent peu chassées. Par la suite, la déprédation humaine s'intensifia. Bien qu'illégale, elle persiste encore aujourd'hui. 3 000 tortues sont situées au sud-ouest de l'île. C'est l'une des rares populations sauvages auxquelles les touristes ont accès. Une partie de leur habitat est formée par des terres agricoles.

San Cristóbal

Massivement exploitées par les baleiniers, les populations autrefois présentes au sud-est et au centre de l'île San Cristóbal sont aujourd'hui éteintes. Plusieurs centaines de tortues sont encore présentes au nord-est de l'archipel. Les chiens sauvages ont constitué une menace pour leur survie, mais ils ont été éliminés. De plus, un programme de reproduction mené sur l'île a permis de renforcer cette population, qui est aujourd'hui l'une des plus robuste de l'archipel, et qui compte près de 3 000 tortues.

Isabela – Volcan Wolf

Étant difficilement accessible, cette population a été relativement épargnée par la déprédation humaine. Elle est aujourd'hui estimée à quelques milliers de tortues.

Isabela – Volcan Darwin

Cette population semble robuste, néanmoins, la présence de chats sauvages a été récemment rapportée, et pourrait devenir une menace pour sa survie.

Isabela – Volcan Alcedo

La population de tortues vivant sur les pentes du volcan Alcedo compte quelques milliers d'individus et a longtemps été considérée comme la population sauvage la plus robuste de l'archipel. Néanmoins, la colonisation récente de cette zone par des rats, des chats et des chèvres a remis en question la viabilité de cette population et a nécessité la mise en place par le parc national de campagnes d'élimination de ces animaux exotiques. Bien que les chèvres aient été aujourd'hui éradiquées, ce n'est pas encore le cas des rats ni des chats.

1.2.3.5 Perspectives

En dépit des actions menées par le Parc National et la Fondation Charles Darwin en faveur de la conservation de cette espèce, toutes ces populations sont toujours vulnérables et demeurent très sensibles aux effets de la déprédation exercée par les hommes et les espèces introduites. L'élimination des espèces exotiques est extrêmement coûteuse et est rendue difficile par la prolifération considérable de ces animaux sur la plupart des îles. Des populations considérées comme robustes, voient leur habitat nouvellement colonisé par des espèces exotiques qui pourraient remettre en cause leur survie. La lutte contre le braconnage nécessiterait une surveillance accrue du

territoire du Parc National. Cependant les moyens dont dispose le Parc National ne le permettent pas.

1.2.4 Mortalité des tortues et parasitisme

Compte tenu de la faible taille des populations sauvages de tortues géantes et de leur faible taux de renouvellement, la survenue d'un épizootie pourrait représenter une sérieuse menace pour la viabilité de ces populations. En 1999, un pic de mortalité affecta les populations sauvages de tortues géantes situées au sud-ouest de l'île Santa Cruz (Bensted-Smith *et al.*, 2000). Vingt-trois animaux furent trouvés morts, dont 18 dans une zone nommée El Chato (Cruz M. Communication personnelle), où deux précédents pics de mortalités furent rapportés en 1979 et en 1996, causant alors la mort de cinq et de huit tortues respectivement. Plusieurs facteurs ont alors été suspectés d'être à l'origine de ces événements : septicémie, parasitisme et des températures inhabituellement basses. En effet, le tube digestif des animaux autopsiés en 1996 et 1999 contenait un nombre élevé de nématodes (Butler, 1996 ; Bensted-Smith *et al.*, 2000).

Ces parasites, en synergie avec d'autres facteurs biotiques ou abiotiques, pourraient donc modifier les caractéristiques démographiques des populations de tortues. Néanmoins, aucun lien de causalité entre la présence des parasites et la mort des hôtes n'a pu être mis en évidence. De plus, les charges parasitaires n'ont pas été quantifiées précisément.

La survenue d'un pic de mortalité couplée à une charge parasitaire élevée est souvent utilisée pour conclure à l'implication des parasites dans cette mortalité. Néanmoins, une telle conclusion peut être trompeuse. Si l'on considère que la prévalence et l'intensité d'une infestation bénigne peuvent être élevées, il est possible d'observer une telle infestation associée à une mortalité importante, sans lien de causalité entre elles (McCallum et Dobson, 1995). Il est donc nécessaire d'obtenir davantage d'informations sur la distribution et l'effet de ces parasites sur les populations de tortues.

2 – LES PARASITES ET LEUR IMPACT DEMOGRAPHIQUE SUR LES POPULATIONS HOTES

2.1 L'interaction parasitaire

Tous les êtres vivants interagissent d'une part avec leur environnement physique, et d'autre part avec les autres organismes habitant le même environnement. Ces interactions, telles que la prédation, sont responsables de transferts d'énergie entre les individus. A côté des échanges d'énergie du système proie-prédateur, d'autres sont le fait du système hôte-parasite : de même que le prédateur tire de l'énergie de ses proies, le parasite tire de l'énergie de son hôte.

Les écologues ont depuis longtemps pris en compte l'importance de l'impact de la prédation sur les caractéristiques démographiques des populations proies et des populations prédatrices. Néanmoins, du fait de leur faible taille, les parasites et leurs effets démographiques ont longtemps été ignorés. Aujourd'hui cependant, il apparaît que leur rôle est essentiel dans des processus aussi divers que la régulation des populations d'animaux libres, la structuration des écosystèmes, ou l'acquisition de nouvelles formes de vie. Le parasitisme est une interaction universelle, ainsi tout être vivant est concerné par le parasitisme, soit en tant qu'hôte, soit en tant que parasite (Price, 1980 ; Barbault, 1992). En effet, Plus de 50% des espèces, et plus de 50% des individus vivant sur la terre sont des parasites (Combes, 1995).

Le parasitisme est un type particulier d'association entre un organisme à mode de vie libre, l'hôte, et plusieurs organismes inféodés à ce dernier, les parasites. Les parasites sont des organismes qui vivent et croissent sur ou dans un hôte, mais ne s'y multiplient pas, et à partir duquel ils tirent leur subsistance. Ils réduisent la valeur sélective de l'hôte, en causant mortalité, morbidité, ou réduction de la fécondité.

Les nématodes font partie des parasites gastro-intestinaux les plus importants, tant en terme d'abondance que de potentiel impact négatif pour l'hôte. Les adultes vivant dans le tractus digestif d'un hôte produisent des œufs qui sont évacués dans le milieu extérieur avec les fèces. Les œufs donnent des larves, qui après être passées par différents stades deviennent aptes à infester un nouvel hôte définitif, si le cycle de vie du parasite est direct, ou un hôte intermédiaire, si son cycle de vie est indirect. Le cycle de vie d'un parasite peut faire intervenir successivement plusieurs hôtes intermédiaires avant qu'il n'infeste l'hôte définitif (Noble et Noble, 1989).

2.2 Impact des nématodes digestifs à l'échelle de l'hôte

L'infestation d'un grand nombre d'espèces d'animaux sauvages par des nématodes digestifs a été rapportée (Combes, 1995). Les parasites peuvent être responsables d'une diminution de l'absorption des aliments, d'une détérioration des fonctions gastro-intestinales, d'une altération du métabolisme protéique et énergétique, et éventuellement de pertes sanguines. L'infestation parasitaire peut ainsi entraîner une altération importante de l'état sanitaire de l'hôte, occasionnant alors une maladie clinique, dont l'intensité dépend de l'action synergique d'autres facteurs, tels que des blessures, un mauvais état général, une infection concomitante (Tompkins et Begon, 1999). Une maladie clinique survient généralement lorsque la charge parasitaire de l'hôte est très élevée. En effet, l'impact des parasites sur leur hôte est densité-dépendant : cet impact est d'autant plus important que le nombre de parasites présents est élevé (Begon *et al.*, 2006). Lorsque la charge parasitaire est plus faible, les parasites pourraient néanmoins exercer des effets sub-cliniques susceptibles de réduire la valeur sélective de l'hôte en entraînant, par exemple, un ralentissement de sa croissance ou une diminution de sa fertilité. Ces effets peuvent être potentialisés par d'autres facteurs, physiologiques ou écologiques, tels qu'une infection concomitante (Benhke *et al.*, 2002), ou un mauvais niveau d'alimentation ; or les animaux sauvages rencontrent parfois des périodes au cours desquelles leur prise alimentaire est faible, ils seraient alors particulièrement exposés à ces effets sub-cliniques.

La sévérité des maladies induites par les nématodes intestinaux dépend en grande partie du nombre de parasites présents, ainsi que de l'existence de facteurs prédisposant l'hôte à ces maladies. L'impact des parasites à l'échelle de l'hôte n'est donc pas juste dépendant de la pathogénicité inhérente à ces parasites, mais dépend aussi de leur abondance et de l'action de facteurs physiologiques, écologiques, génétiques, prédisposant les hôtes aux effets négatifs de l'infestation parasitaire.

Les parasites peuvent donc affecter les caractéristiques démographiques des populations hôtes, tels le taux de mortalité ou le niveau de fécondité. Néanmoins, détecter ces effets est particulièrement difficile, les animaux étant généralement examinés de façon opportuniste. Les animaux trouvés morts ou prélevés de manière non aléatoire peuvent ainsi présenter des niveaux d'infestation atypiques, ces observations ne constituant qu'un reflet limité de l'intensité réelle de l'infestation parasitaire de la population à laquelle ils appartenaient. De même, il apparaît difficile de déterminer si des lésions retrouvées sur des animaux morts et engendrées par des parasites ont ou non contribué à la mort de ces animaux. De plus, la sévérité des maladies induites par des infestations parasitaires

dépend souvent de la charge parasitaire, or les animaux hautement infestés sont rarement rencontrés, soit parce qu'ils sont peu nombreux, soit parce que leur mort est passée inaperçue. Ainsi, l'évidence d'une maladie, clinique ou sub-clinique, occasionnée par des parasites peut être difficile à identifier dans une population.

2.3 Impact des nématodes digestifs à l'échelle de la population hôte

Démontrer que les parasites ont un effet préjudiciable sur les caractéristiques démographiques de leurs hôtes est nécessaire, mais n'est pas suffisant pour déterminer si les parasites influencent la dynamique de la population hôte. Les parasites peuvent augmenter la mortalité ou diminuer la fécondité des hôtes sans pour autant affecter leur niveau d'abondance. L'effet peut simplement être trop insignifiant pour être significatif au niveau de la population hôte, ou d'autres facteurs et processus peuvent agir de façon compensatoire. Ainsi, les parasites ont longtemps été considérés comme n'ayant aucune influence sur la dynamique des populations hôtes ; les épidémies n'étant que des exceptions où la perturbation des conditions environnementales entraînerait une modification de l'interaction hôte-parasite. Néanmoins, récemment, des études théoriques ont montré que les parasites pouvaient réguler les populations hôtes.

2.3.1 Prédictions théoriques

La régulation est la tendance d'une population à décroître lorsque sa taille est supérieure à un certain niveau, et à croître lorsque sa taille y est inférieure. Par conséquent, si les parasites réduisent la survie ou la fécondité des hôtes de manière densité-dépendante, ils ont alors le potentiel de réguler la dynamique de la population hôte (Anderson et May, 1978 ; May et Anderson, 1978). La capacité des parasites à influencer les niveaux d'abondance des populations hôtes dépendrait de la virulence des parasites, de leur taux de transmission, du taux de renouvellement de la population hôte en l'absence de parasites et du niveau d'agrégation des distributions parasitaires au sein des populations hôtes (Anderson et May, 1978 ; May et Anderson, 1978 ; Tompkins *et al.*, 2001).

Les distributions parasitaires sont généralement agrégées : la plupart des hôtes sont faiblement infestés, alors qu'un faible nombre d'hôtes l'est fortement. Le caractère agrégé des parasites est dû à l'hétérogénéité des populations parasitaires et des niveaux de réceptivité des hôtes, ainsi qu'à la

distribution non aléatoire dans le temps et dans l'espace des stades infestants (Anderson et Gordon, 1982 ; Shaw et Dobson, 1995).

Par conséquent, si les parasites induisent la mortalité des hôtes, ils pourraient exercer un effet régulateur si leur fécondité est plus élevée que celle des hôtes (Crofton, 1971), et que la mortalité parasitaire, la mortalité des hôtes induite par les parasites, et le degré d'agrégation sont faibles (Tompkins *et al.*, 2002). Ce résultat apparemment paradoxal est expliqué par le fait que les parasites sont généralement concentrés dans un petit nombre d'hôtes et si ces derniers sont tués, alors un nombre important de parasites l'est également, et leur impact ne sera pas significatif à l'échelle de la population hôte.

La régulation par des parasites induisant une diminution de la fécondité des hôtes est au contraire favorisée par un haut degré d'agrégation, qui n'empêche pas les parasites d'exercer leurs effets (Tompkins *et al.*, 2002). Or, les effets régulateurs exercés sur la fécondité des hôtes peuvent être plus importants que ceux exercés sur la mortalité (Anderson et May, 1978 ; May et Anderson, 1978). Ainsi, l'agrégation parasitaire peut favoriser la régulation des populations hôtes par les parasites. Des parasites présents en faible abondance et en faible intensité ne peuvent donc pas être considérés comme n'ayant à priori aucun effet régulateur sur les populations hôtes. De plus, un niveau de virulence élevé n'est pas nécessaire pour que les parasites puissent réguler les populations hôtes. Comme la morbidité peut être un régulateur plus important que la mortalité, et que les parasites causent plus souvent morbidité que mortalité, les parasites faiblement létaux sont également susceptibles de réguler les populations hôtes.

L'interaction parasitaire pourrait entraîner une dynamique stable ou instable. En effet, le délai entre la stimulation d'une réponse densité-dépendante et son effet entraînerait une instabilité qui peut prendre la forme d'oscillations, de cycles limites, ou d'une dynamique chaotique, selon le taux de croissance intrinsèque de la population et la force de la densité-dépendance (Bellows, 1981). L'instabilité n'exclut pas la régulation, si les fluctuations sont toujours à l'intérieur de bornes définies par la densité-dépendance. Les délais induits par le temps de développement du parasite dans l'hôte ou dans le milieu extérieur, ainsi que les parasites induisant une diminution de la fécondité des hôtes, pourraient prédisposer à l'instabilité et à des fluctuations autour de l'équilibre.

2.3.2 Mise en évidence de cet impact

En dépit de la robustesse des modèles mathématiques, l'existence d'une régulation des populations naturelles par les parasites est difficile à mettre en évidence. Démontrer que les parasites ont un effet négatif sur les hôtes est nécessaire mais ne suffit pas pour prouver que ces parasites exercent un effet régulateur à l'échelle de la population hôte. De même une apparente corrélation entre les dynamiques des hôtes et des parasites ne signifie pas nécessairement que les parasites régulent les hôtes, d'autres facteurs pourraient intervenir et conduire le système. Ainsi, la présence d'un effet régulateur ne peut être démontrée que par l'expérimentation. Le retrait de l'effet régulateur devrait entraîner une modification de la dynamique de la population hôte, et sa réintroduction un retour de la population hôte à son niveau d'abondance initial. Bien que déjà effectuée en laboratoire (Scott, 1987), la réalisation de cette expérimentation en milieu naturel, pour des considérations pratiques et éthiques, est beaucoup plus difficile. Ainsi, peu d'études y sont parvenues.

Les lagopèdes (*Lagopus lagopus scoticus*) de Grande-Bretagne sont communément infestés par *Trichostrongylus tenuis*, dont la présence est associée à une diminution de la fécondité des hôtes. L'infestation de ces oiseaux par les nématodes a été identifiée comme étant responsable de variations cycliques de la dynamique des populations hôtes. En effet, les populations traitées par des anthelminthiques ne présentaient pas de dynamiques cycliques, au contraire des populations non traitées (Hudson *et al.*, 1998). Les cycles et leur prévention furent prédits par un modèle mathématique intégrant un effet principal des parasites sur la fécondité des hôtes (Dobson et Hudson, 1992). Néanmoins, la nature précise de l'effet des parasites demeure controversée. Certains auteurs estiment que les cycles ont été réduits en amplitude, mais n'ont pas été éliminés. D'autres facteurs densité-dépendants sont suspectés d'interagir (Mougeot *et al.*, 2003).

La population de rennes (*Rangifer tarandus plathyryncus*) de l'île de Svalbard en Norvège forme un système simple, où les facteurs potentiellement régulateurs, qui sont classiquement rencontrés dans la plupart des écosystèmes, sont absents. Il n'y a pas de compétition avec d'autres mammifères herbivores pour les ressources, les rennes ne subissent pas de prédation et la communauté parasitaire est principalement dominée par deux nématodes digestifs. Observations, expérimentations et modélisation mathématique ont permis de mettre en évidence une action vraisemblable des nématodes sur la dynamique de la population de rennes (Albon *et al.*, 2002).

Plusieurs études ont identifié différents systèmes où les parasites pourraient jouer un rôle régulateur (Tompkins et Begon, 1999), mais n'ont pas pu démontrer qu'il y avait effectivement régulation, les manipulations expérimentales n'ayant pu être entreprises. Newey *et al.* (2005) ont ainsi montré que les nématodes avaient le potentiel de déstabiliser la dynamique des populations des lièvres (*Lepus timidus*). La population de moutons de l'île écossaise St Kilda souffre périodiquement de brutales et importantes diminutions d'effectifs, associées à une augmentation des charges parasitaires (Gulland, 1992). Des corrélations ont été établies entre l'augmentation des charges parasitaires, en particulier la présence de *Teladorsagia circumcincta*, l'augmentation de la mortalité et la baisse de la fécondité des hôtes. Néanmoins, il est possible que ces infestations ne soient pas directement responsables de la décroissance démographique observée, mais qu'elles soient opportunistes. Les conditions environnementales favorisant des niveaux de mortalité élevés pourraient également favoriser l'infestation des moutons par les parasites.

Les études de terrain rencontrent ainsi de nombreuses difficultés pour mettre en évidence l'existence d'un effet régulateur des parasites sur les populations hôtes en milieu naturel. De plus, les effets des parasites peuvent être plus subtils et faire intervenir plusieurs espèces hôtes. Par exemple, lorsque deux espèces hôtes, qui ne sont pas en compétition pour les ressources, partagent le même parasite, une augmentation de l'abondance de ce parasite a le potentiel de réduire le taux de croissance des espèces présentes et ainsi de les réguler (Tompkins *et al.*, 2002). Cette 'compétition apparente' entre deux espèces hôtes pourrait conduire à l'exclusion de l'une d'entre elles, l'espèce qui persiste étant la plus résistante au parasite. Le déclin des perdrix (*Perdix perdix*) au Royaume-Uni au cours des 40 dernières années, a été attribué aux effets indirects de l'intensification de l'agriculture. Néanmoins, les populations présentes dans les zones non-agricoles ont également décliné. Des études récentes semblent montrer que ce déclin pourrait être dû en partie à une 'compétition apparente' avec les faisans (*Phasianus colchicus*), les deux espèces partageant un même nématode caecal. Ainsi, les faisans seraient responsables de l'extension de l'infestation, dont les effets négatifs affecteraient principalement les perdrix, et pourraient potentiellement les mener vers l'extinction.

Les forces influençant la dynamique des populations hôtes sont, de plus, nombreuses et en interaction. L'effet global des parasites sur les populations hôtes ne se limite pas à la diminution de la survie ou de la fécondité des hôtes, mais intègre également des interactions entre le parasitisme et d'autres facteurs limitants ou régulateurs telles la prédation, la compétition et l'agression intra et

interspécifique. Les lagopèdes de Grande Bretagne fortement infestés par *Trichostrongylus tenuis*, étaient également plus vulnérables à la pression exercée par les prédateurs (Hudson *et al.*, 1992). Ainsi, l'impact des parasites est amplifié par la prédisposition des animaux infestés à la prédation. De même, des lièvres qui ont été déparasités sont moins susceptibles d'être capturés par des prédateurs (Murray *et al.*, 1997). De plus, la pression de prédation a pu être réduite pour les animaux ayant reçu une complémentation alimentaire, suggérant ainsi une interaction importante entre les parasites augmentant la susceptibilité à la prédation, et le niveau d'alimentation des hôtes. Les parasites peuvent également modifier la compétitivité de certains hôtes. En affaiblissant un compétiteur efficace, les parasites peuvent permettre à de plus faibles compétiteurs de persister. Des nématodes, tel *Trichinella spiralis*, peuvent dramatiquement altérer le comportement des souris et les rendre plus sensibles à l'exclusion sociale à travers l'agression intraspécifique (Barnard, 1990). L'agression a été considérée comme un facteur régulateur des populations hôtes de petits mammifères. Les parasites pourraient ainsi affecter les hôtes en modifiant leur comportement. Les parasites n'affectent donc généralement pas leur hôte de façon isolée, mais en interaction avec d'autres facteurs. Ainsi ils pourraient donc potentiellement être des agents structurants des écosystèmes, en modulant les interactions inter et intraspécifique des hôtes.

L'impact réel du parasitisme sur les populations hôtes est ainsi difficile à isoler de l'effet des autres facteurs de régulation, ces derniers étant de plus en interaction. Il est possible que dans des circonstances particulières les parasites soient la principale force régulatrice des populations hôtes, par exemple, lorsque les autres facteurs de régulation tel que les ressources ou la dispersion densité-dépendante sont retirés. De plus, même lorsque les parasites n'ont pas un réel rôle de régulation, et qu'ils ne déterminent pas les variations de dynamique des populations, ils peuvent être très importants en déterminant le niveau d'abondance des populations. Néanmoins, l'effet des parasites n'est pas limité à la régulation de populations hôtes isolées. En effet, nous avons vu que les parasites n'affectent généralement pas leur hôte de façon isolée, mais en interaction avec d'autres facteurs. Ils influencent donc de nombreux processus tel que la compétition, la migration, la spéciation et la prédation (Combes, 1995). Ainsi, les parasites pourraient jouer un rôle majeur dans la structuration des écosystèmes, et dans leur stabilité (Lafferty *et al.*, 2006). Ils seraient donc des espèces 'clefs', jouant un rôle crucial en maintenant la diversité génétique au sein des populations hôtes (Altizer *et al.*, 2003), et la diversité des communautés écologiques au sein des écosystèmes (Tompkins *et al.*, 2002).

2.3 Parasites et conservation

Classiquement, les écologues reconnaissent quatre grandes causes de perturbation des écosystèmes et d'érosion de la biodiversité, toutes étant principalement d'origine anthropique : la dégradation des habitats, la prédation en excès d'espèces, exploitées ou non, les invasions d'espèces exotiques et le réchauffement climatique. Ces grandes causes de perturbation agissent de plus en synergie (Teysse re, 2005).

Néanmoins, d'autres facteurs, souvent difficiles à mettre en évidence, peuvent également  tre impliqués, directement ou indirectement, dans les processus d'érosion de la biodiversité. L'importance des parasites et des différents agents pathogènes a longtemps été sous-estimée par les biologistes chargés de la conservation des espèces menacées (Altizer *et al.*, 2000). Il apparaît néanmoins que les parasites ont le potentiel de causer une réduction brutale des populations affectées. Ils pourraient ainsi représenter une menace sérieuse pour la conservation des espèces menacées (McCallum et Dobson, 1995) et rendre directement ou indirectement les populations hôtes vulnérables à l'extinction.

Les parasites sont généralement présents de façon endémique au sein des populations hôtes. Néanmoins, un changement des conditions environnementales, par exemple, pourrait entra ner une modification des interactions h te-parasite. Tout facteur entraînant un affaiblissement du système immunitaire des hôtes, ou une augmentation de la probabilité de rencontre entre h te et parasite, provoquerait alors un déséquilibre en faveur des parasites. De même, les activités humaines responsables d'une dégradation de l'environnement, altèrent les dynamiques des parasites, à travers leurs effets sur l'immunité des hôtes, ou à travers la déstabilisation de la structure des populations hôtes. Les populations de moutons Soay de l' le St Kilda connaissent des effondrements démographiques périodiques au cours desquels la charge parasitaire de la population augmente. Ces événements ont entraîné la mort de deux tiers des moutons en 1989 (Gulland, 1992). Bien qu'un éventuel effet des parasites n'ait pas été prouvé, des conditions environnementales particulières, une mauvaise nutrition, pourraient entra ner un affaiblissement immunitaire des hôtes, favorisant alors les parasites. Or les espèces menacées ont des populations réduites, peu enclines à soutenir une infection, ou une infestation. Ainsi, l'effet de telles épizooties sur des populations réduites et affaiblies pourrait entra ner leur extinction.

L'effet négatif exercé par les parasites sur une population hôte est d'autant plus important que cette population hôte est petite et isolée. Ainsi, les espèces insulaires semblent particulièrement exposées aux effets néfastes des parasites. Des études théoriques et expérimentales suggèrent que les petites populations insulaires ont une communauté parasitaire appauvrie (Dobson *et al.*, 1992b). En effet, les parasites sont soumis d'une part aux contraintes qui limitent également la diversité des hôtes, et d'autre part aux contraintes démographiques et génétiques dictées par la faible taille des populations hôtes. Ainsi, les espèces insulaires ont été exposées à un faible nombre de parasites au cours de leur histoire évolutive récente. Ce faible niveau d'exposition aux agents pathogènes pourrait s'accompagner d'un faible développement du système immunitaire des hôtes, énergétiquement coûteux. De plus, la réponse immunitaire des hôtes pourrait être compromise par la perte de la diversité génétique, fréquente dans les petites populations insulaires (Lyles et Dobson, 1993). En effet, à l'intérieur des populations insulaires consanguines, la perte de l'hétérozygotie entraîne la réduction de la diversité du complexe majeur d'histocompatibilité (Keller *et al.*, 1994). La dimension de l'écosystème pourrait également modifier l'impact des parasites : ainsi, il semblerait que la prévalence des nématodes soit d'autant plus importante au sein de la population hôte, que la taille de l'île est petite. La pression exercée sur les hôtes serait alors plus importante (Combes, 1995).

L'introduction d'une nouvelle espèce au sein d'un écosystème s'accompagne de l'introduction de ses parasites. Si les espèces natives y sont réceptives, alors l'espèce introduite sera une population hôte réservoir à partir de laquelle s'infesteront les espèces menacées. La plupart des individus des populations natives n'ayant jamais été en contact avec ces parasites, l'immunité acquise est faible, voire inexistante. Dans ces circonstances, la survenue d'une épizootie risque d'affecter une large proportion de ces populations, et le taux de mortalité pourrait alors être très élevé.

Ainsi, une modification de l'écologie et de la dynamique des espèces hôtes peut jouer un rôle central dans l'émergence de maladies qui pourraient être impliquées dans l'extinction de populations sauvages.

Les parasites peuvent également rendre les populations hôtes vulnérables à l'extinction de manière indirecte. En réduisant la taille ou en supprimant la résilience de la population hôte, ils augmentent la probabilité d'extinction due aux autres facteurs. Leur action, et celles des autres facteurs d'érosion de la biodiversité seraient alors synergiques.

Nous avons vu précédemment qu'une étude expérimentale est nécessaire pour démontrer que les parasites ont un impact sur les populations hôtes. Néanmoins, mener ce type d'étude n'est pas possible lorsque les hôtes appartiennent à une espèce menacée, ou lorsqu'il s'agit de tester les effets de tous les parasites infestant les hôtes. Cependant des tests peuvent apporter une indication sur la nature réel de cet impact (McCallum et Dobson, 1995) :

- Si des parasites sont responsables de la mort de plusieurs hôtes, alors la charge parasitaire des hôtes malades sera plus importante que celle de l'ensemble de la population.
- De plus, des estimations indépendantes du taux de mortalité des hôtes infestés, du taux de croissance intrinsèque de la population hôte, et de la charge parasitaire moyenne de cette population pourraient permettre d'estimer l'impact des parasites.

2.4 Les nématodes digestifs des tortues terrestres

2.4.1 Diversité des nématodes digestifs infestant les tortues terrestres

Plus de 100 espèces de nématodes parasites des tortues terrestres (*Testudinidae*) ont été dénombrées. La plupart d'entre elles, 79, appartiennent à l'ordre des Oxyurida. Les autres espèces appartiennent à l'ordre des Ascaridida (Bouamer et Morand, 2006) (Tableau 3 ; Tableau 4).

Les nématodes digestifs des tortues géantes des Galápagos ont fait l'objet d'un faible nombre d'études. Walton (1942) (d'après Bouamer et Morand, 2006) décrit cinq espèces originales d'oxyuridés (Oxyurida, *Pharyngodonidae*) infestant ces tortues. Bursey et Flanagan (2002) décrivent une nouvelle espèce d'attractidé (Ascaridida, *Atractidae*) suite à la nécropsie d'une tortue morte en 1999 sur le site d'El Chato (Tableau 3).

Tableau 3 : Les nématodes digestifs parasites des tortues géantes des Galápagos

L'ordre, la super-famille, la famille, le genre de chaque espèce parasitaire sont précisés (Bursey et Flanagan, 2002 ; Bouamer et Morand, 2006).

Ordre Oxyurida		
Famille	Genre	Espèce
<i>Pharyngodonidae</i> (Travassos 1919)	<i>Alaeuris</i> (Thapar, 1925)	<i>Alaeuris auricularis</i> (Walton, 1942)
<i>Pharyngodonidae</i>	<i>Alaeuris</i>	<i>Alaeuris macroptera</i> (Walton, 1942)
<i>Pharyngodonidae</i>	<i>Alaeuris</i>	<i>Alaeuris pharyngodontata</i> (Walton, 1942)
<i>Pharyngodonidae</i>	<i>Tachygonetria</i> (Wedl, 1862)	<i>Tachygonetria testudinis</i> (Walton, 1942)
<i>Pharyngodonidae</i>	<i>Thaparia</i> (Ortlepp, 1933)	<i>Thaparia contortospicula</i> (Walton, 1942)
Ordre Ascaridida		
Super-Famille <i>Cosmocercoidea</i>		
Famille	Genre	Espèce
<i>Atractidae</i> (Raillet, 1917)	<i>Atractis</i> (Dujardin, 1917)	<i>Atractis marquezii</i> (Bursey et Flanagan, 2002)

Tableau 4 : Les nématodes digestifs parasites des tortues terrestres (*Testudinidae*) hormis les tortues géantes des Galápagos

L'ordre, la super-famille, la famille, la sous-famille et le genre de chaque espèce parasitaire sont précisés. L'hôte-type et sa localisation géographique sont mentionnés (Bouamer et Morand, 2006).

Ordre Oxyurida		
Famille <i>Pharyngodonidae</i> (Travassos 1919)		
Genre <i>Alaeuris</i> (Thapar, 1925)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Alaeuris numidica</i> (Seurat, 1918)	<i>Testudo graeca graeca</i> (Linneaus, 1758)	Tunisie et Algérie
<i>Alaeuris brevicollis</i> (Walton, 1927)	<i>Gopherus polyphemus</i> (Daudin, 1802)	Géorgie, USA
<i>Alaeuris caballeroi</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus flavomarginatus</i> (Legler, 1959)	Coahuila, Mexique
<i>Alaeuris conspicua</i> (Ortlepp, 1933)	<i>Psammobates tentorius</i> (Bell, 1828)	Griqualand, Afrique du Sud
<i>Alaeuris dupuisi</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix arachnoides</i> (Bell, 1827)	Madagascar
<i>Alaeuris gopheri</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus flavomarginatus</i>	Coahuila, Mexique
<i>Alaeuris kinsellai</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus flavomarginatus</i>	Coahuila, Mexique
<i>Alaeuris insularis</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix arachnoides</i> (Bell, 1827)	Madagascar
<i>Alaeuris longicollis</i> (Walton, 1927)	<i>Gopherus polyphemus</i>	Géorgie, USA
<i>Alaeuris macrolabiata</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus polyphemus</i>	Floride, USA
<i>Alaeuris madagascariensis</i> (Petter, 1966)	<i>Astrochelys radiata</i> (Shaw, 1802)	Madagascar
<i>Alaeuris mazzotti</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus flavomarginatus</i>	Coahuila, Mexique
<i>Alaeuris paramazzotti</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus polyphemus</i>	Floride, USA
<i>Alaeuris poweri</i> (Ortlepp, 1933)	<i>Psammobates tentorius</i>	Griqualand, Afrique du Sud
<i>Alaeuris pudica</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus agassizii</i> (Copper, 1863)	Sonora, Mexique
<i>Alaeuris quadrilabiata</i> (Ortlepp, 1933)	<i>Psammobates tentorius</i>	Griqualand, Afrique du Sud
<i>Alaeuris sonora</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus agassizii</i>	Sonora, Mexique
<i>Alaeuris venustus</i> (Leidy, 1856)	<i>Gopherus polyphemus</i>	Floride, USA
Genre <i>Gopheruris</i> (Petter et Douglass, 1976)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Gopheruris aspicula</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus agassizii</i>	Sonora, Mexique
Genre <i>Mehdiella</i> (Seurat, 1918)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Mehdiella microstoma</i> (Drasche, 1884)	<i>Testudo graeca</i>	Europe
<i>Mehdiella cristata</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix arachnoides</i>	Madagascar
<i>Mehdiella dollfusi</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix arachnoides</i>	Madagascar
<i>Mehdiella grassei</i> (Petter, 1966)	<i>Astrochelys radiata</i>	Madagascar
<i>Mehdiella longistima</i> (Petter, 1966)	<i>Testudo horsfieldii</i> (Gray, 1844)	Iran
<i>Mehdiella petterae</i> (Bouamer, Morand, Bourgat, 2001)	<i>Testudo hermanni</i> (Gmelin, 1789)	Sud de la Catalogne, Espagne
<i>Mehdiella stylosa</i> (Thapar, 1925)	<i>Testudo graeca iberica</i> (Palad, 1814)	Inconnue
<i>Mehdiella uncinata</i> (Drasche, 1884)	<i>Testudo graeca</i>	Trieste, Italie

Genre <i>Ortleppnema</i> (Petter, 1966)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Ortleppnema possompesi</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix arachnoides</i>	Madagascar
<i>Ortleppnema radiatum</i> (Petter, 1966)	<i>Astrochelys radiata</i>	Madagascar
Genre <i>Tachygonetria</i> (Wedl, 1862)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Tachygonetria combesi</i> (Bouamer et Morand, 2002)	<i>Testudo hermanni</i>	Sud de la Catalogne, Espagne
<i>Tachygonetria conica</i> (Drasche, 1884)	<i>Testudo graeca iberica</i>	Europe
<i>Tachygonetria dentata</i> (Drasche, 1884)	<i>Testudo graeca iberica</i>	Europe
<i>Tachygonetria dessetae</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix arachnoides</i>	Madagascar
<i>Tachygonetria fitzsimmonsii</i> (Petter, 1966)	<i>Geochelone pardalis</i> (Bell, 1828)	Zoo de Pretoria, Afrique du Sud
<i>Tachygonetria longicollis</i> (Schneider, 1866)	<i>Testudo graeca iberica</i>	Europe
<i>Tachygonetria longispiculum</i> (Petter, 1966)	<i>Psammobates tentorius</i>	Kimberley, Afrique du Sud
<i>Tachygonetria macrolaimus</i> (Linstow, 1899)	<i>Geochelone pardalis</i>	Zoo de Pretoria, Afrique du Sud
<i>Tachygonetria microlaimus</i> (Linstow, 1899)	<i>Geochelone pardalis</i>	Afrique du Sud
<i>Tachygonetria nearctica</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus agassizii</i>	Sonora, Mexique
<i>Tachygonetria numidica</i> (Seurat, 1918)	<i>Testudo graeca graeca</i>	Algérie
<i>Tachygonetria palearcticus</i> (Seurat, 1918)	<i>Testudo graeca graeca</i>	Tunisie
<i>Tachygonetria pusilla</i> (Seurat, 1918)	<i>Testudo graeca graeca</i>	Tunisie
<i>Tachygonetria quentini</i> (Petter, 1966)	<i>Psammobates tentorius</i>	Kimberley, Afrique du Sud
<i>Tachygonetria richardae</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix arachnoides</i>	Madagascar
<i>Tachygonetria robusta</i> (Drasche, 1884)	<i>Testudo graeca iberica</i>	Europe
<i>Tachygonetria rosickyi</i> (Ryšavy et Johnson, 1979)	<i>Testudo horsfieldii</i>	Afghanistan
<i>Tachygonetria seurati</i> (Petter, 1966)	<i>Testudo graeca graeca</i>	Maroc
<i>Tachygonetria tetrapapillata</i> (Caballero, 1944)	<i>Gopherus polyphemus</i>	Mexique
<i>Tachygonetria setosa</i> (Seurat, 1918)	<i>Testudo graeca graeca</i>	Tunisie
<i>Tachygonetria verreauxi</i> (Petter, 1966)	<i>Psammobates tentorius</i>	Kimberley, Afrique du Sud
<i>Tachygonetria poulini</i> (Bouamer et Morand, 2003)	<i>Testudo graeca graeca</i>	Maroc
<i>Tachygonetria marocana</i> (Bouamer et Morand, 2005)	<i>Testudo graeca graeca</i>	Settat, Maroc
<i>Tachygonetria khallaayounei</i> (Bouamer et Morand, 2005)	<i>Testudo graeca graeca</i>	Settat, Maroc
<i>Tachygonetria settatensis</i> (Bouamer et Morand, 2003)	<i>Testudo graeca graeca</i>	Settat, Maroc

<i>Tachygonetria africana</i> (Bouamer et Morand, 2004)	<i>Geochelone pardalis</i> (Bell, 1828)	Zoo de Pretoria, Afrique du Sud
<i>Tachygonetria pretoriensis</i> (Bouamer et Morand, 2004)	<i>Geochelone pardalis</i>	Zoo de Pretoria, Afrique du Sud

Genre *Thaparia* (Ortlepp, 1933)

Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Thaparia australis</i> (Petter, 1966)	<i>Geochelone pardalis</i>	Zoo de Pretoria, Afrique du Sud
<i>Thaparia bourgati</i> (Bouamer et Morand, 2000)	<i>Testudo hermanni</i>	Sud de la Catalogne, Espagne
<i>Thaparia capensis</i> (Fitzsimmons, 1961)	<i>Chersina angulata</i> (Schweigger, 1812)	Pronvince du Cap, Afrique du Sud
<i>Thaparia carlosfelui</i> (Bouamer et Morand, 2000)	<i>Testudo hermanni</i>	Sud de la Catalogne, Espagne
<i>Thaparia domerguei</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix Arachnoides</i>	Madagascar
<i>Thaparia macrocephala</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus flavomarginatus</i>	Coahuila, Mexique
<i>Thaparia macrospiculum</i> (Ortlepp, 1933)	<i>Psammobates tentorius</i>	Ouest du Griqualand, Afrique du Sud
<i>Thaparia microcephala</i> (Petter et Douglass, 1976)	<i>Gopherus flavomarginatus</i>	Coahuila, Mexique
<i>Thaparia rysavyi</i> (Johnson, 1973)	<i>Testudo hermanni</i>	Albanie
<i>Thaparia thapari</i> (Dubinina, 1949)	<i>Testudo horsfieldii</i>	Thadjikistan

Genre *Thelandros* (Wedl, 1862)

Sous-Genre *Archithelandros* (Petter, 1966)

Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Thelandros (Ar.) pyxis</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix Arachnoides</i>	Madagascar
<i>Thelandros (Ar.) dolichurus</i> (Petter, 1966)	<i>Astrochelys radiata</i>	Madagascar
<i>Thelandros (Ar.) ortleppii</i> (Petter, 1966)	<i>Psammobates tentorius</i>	Kimberley, Afrique du Sud

Sous-Genre *Thelandros* (Wedl, 1862)

Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Thelandros (Th.) tcheprakovae</i> (Petter, 1966)	<i>Psammobates tentorius</i>	Kimberley, Afrique du Sud
<i>Thelandros (Th.) versterae</i> (Petter, 1966)	<i>Psammobates tentorius</i>	Kimberley, Afrique du Sud
<i>Thelandros (Th.) weilleae</i> (Petter, 1966)	<i>Psammobates tentorius</i>	Kimberley, Afrique du Sud
<i>Thelandros (Th.) sexlabiata</i> (Ortlepp, 1933)	<i>Psammobates tentorius</i>	Ouest du Griqualand, Afrique du Sud

Ordre Ascaridida		
Super-Famille <i>Ascaridoidea</i>		
Famille <i>Ascarididae</i> (Baird, 1853)		
Sous-Famille <i>Ascaridinae</i> (Baird, 1853)		
Genre <i>Angusticaecum</i> (Baylis, 1920)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Angusticaecum holopterum</i> (Rudolphi, 1819)	<i>Testudo graeca</i>	Europe
Super-Famille <i>Cosmocercoidea</i>		
Famille <i>Atractidae</i> (Railliet, 1917)		
Genre <i>Atractis</i> (Dujardin, 1917)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Atractis africana</i> (Ortlepp, 1933)	<i>Psammobates tentorius</i>	Ouest du Griqualand, Afrique du Sud
<i>Atractis baltazardi</i> (Petter, 1966)	<i>Testudo graeca zarudnyi</i>	Iran
<i>Atractis chabaudi</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix arachnoides</i>	Madagascar
<i>Atractis dactyluris</i> (Rudolphi, 1819)	<i>Testudo graeca iberia</i>	Rome, Italie
<i>Atractis dubininiae</i> (Petter, 1966)	<i>Testudo horsfieldii</i>	Tadjikistan
<i>Atractis emilii</i> (Berenger, 1945)	<i>Testudo hermanni hermanni</i>	Iles Baléares, Espagne
<i>Atractis fasciolata</i> (Gendre, 1909)	<i>Kinixys belliana</i> (Gray, 1831)	Guinée
<i>Atractis granulosa</i> (Railliet et Henry, 1912)	<i>Manouria emys emys</i> (Schlegel et Müller, 1844)	Inde – Malaisie
<i>Atractis impura</i> (Caballero, 1944)	<i>Gopherus polyphemus</i>	Azacapotzalco, Mexique
<i>Atractis morinae</i> (Baer, 1936)	<i>Astrochelys radiata</i>	Madagascar
<i>Atractis perarmata</i> (Linstow, 1910)	<i>Kinixys belliana</i>	Afrique de l'ouest
<i>Atractis trematophila</i> (Travassos, 1934)	<i>Tortue non-identifiée</i>	Rives de l'Amazone, Brésil
<i>Atractis thapari</i> (Petter, 1966)	<i>Chelonoidis denticulata</i>	Amérique
Genre <i>Fitzsimmons nema</i> (Petter, 1966)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Fitzsimmons nema reptiliae</i> (Fitzsimmons, 1958)	<i>Homopus femoralis</i> (Boulenger, 1888)	Afrique du Sud
Genre <i>Ibrahima</i> (Khalil, 1932)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Ibrahima ibrahima</i> (Khalil, 1932)	Tortue non identifiée	Libéria
Genre <i>Labiduris</i> (Schneider, 1866)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Labiduris africana</i> (Gedoelst, 1916)	<i>Kinixys erosa</i> (Schweigger, 1812)	Léopoldville, République Démocratique du Congo
<i>Labiduris bryooi</i> (Petter, 1966)	<i>Pyxix arachnoides</i>	Ouest de Madagascar
<i>Labiduris gulosa</i> (Rudolphi, 1819)	<i>Chelonoidis denticulata</i>	Amérique du Sud
<i>Labiduris ireneata</i> (Gonçalves da Costa, 1961)	<i>Chelonoidis denticulata</i>	Brésil
<i>Labiduris zshokkei</i> (Linstow, 1899)	<i>Chelonoidis denticulata</i>	Brésil
Genre <i>Orientattractis</i> (Petter, 1966)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Orientattractis levabhoai</i> (Petter, 1966)	<i>Indotestudo elongata</i> (Blyth, 1853)	Saigon, Vietnam

Famille <i>Cosmocercoidae</i> (Railliet, 1916)		
Genre <i>Raillietnema</i> (Travassos, 1927)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Raillietnema baina</i> (Petter, 1966)	<i>Kinixys erosa</i>	République de Centre-Afrique
<i>Raillietnema kinixys</i> (Fitzsimmons, 1964)	<i>Kinixys belliana</i>	Nyasaland

Super-Famille <i>Heterakoidea</i>		
Famille <i>Heterakidae</i> (Railliet et Henry, 1912)		
Genre <i>Africana</i> (Travassos, 1920)		
Espèce	Hôte-type	Localisation
<i>Africana africana</i> (Gendre, 1909)	<i>Kinixys belliana</i>	Guinée

2.4.2 Composition des communautés parasitaires et niveaux d'abondance

Aucune étude de la distribution des nématodes digestifs au sein des populations sauvages de tortues géantes des Galápagos n'a été réalisée. Néanmoins, des études épidémiologiques, portant sur d'autres espèces de tortues terrestres ont montré qu'une large proportion des tortues, captives ou sauvages, était infestée, les parasites étant souvent présents en grande quantité (Petter, 1966 ; Keymer, 1978 ; Arvy et Fertard, 2001 ; Traversa *et al.*, 2005) ; certaines études ont mis en évidence un niveau d'infestation de 100% (Bourdeau, 1989).

Les populations parasitaires infestant les tortues comptent généralement de nombreuses espèces de nématodes. Petter (1966) étudia la composition de la communauté parasitaire d'une population de tortues *Testudo hermanni* et identifia 15 espèces de nématodes, chaque espèce étant présente à des niveaux d'abondance différents. Les communautés parasitaires sont généralement dominées par les oxyures. Les ascaridés et les attractidés sont souvent présents, mais à de niveaux d'abondance inférieurs à ceux des oxyuridés (Petter, 1966 ; Keymer, 1978 ; Arvy et Fertard, 2001 ; Traversa *et al.*, 2005).

La composition des populations parasitaires et leur niveau d'abondance varient avec l'état physiologique, l'âge de l'hôte et les conditions environnementales. En effet, il semblerait que certains types de parasites, tels que les genres *Mehdiella* et *Tachygonetria*, infestent le plus souvent les jeunes (Boussarie, 1992), alors que ceux du genre *Atractis* sont plus fréquents chez les individus âgés (Bourdeau, 1989). Les niveaux d'abondance des nématodes varient également selon la saison, ainsi, le genre *Tachygonetria*, qui affecte fréquemment *Testudo hermanni*, atteint son niveau d'abondance maximal au cours du printemps et de la saison de reproduction (Longepierre et Grenot,

1998, d'après Guerin, 2005). Gagno (2003) (d'après Guerin, 2005) suggère que les communautés parasitaires des populations sauvages seraient plus diversifiées que celles des populations captives.

2.4.3 Impact des nématodes digestifs sur les tortues terrestres

Dans une étude menée par Petter (1966), les compositions des populations de nématodes infestant les tortues en bonne santé étaient semblables, les parasites étaient de plus présents à des niveaux d'abondance élevés et relativement constants parmi les hôtes. Les tortues malades quant à elles posséderaient une population parasitaire de composition très différente, avec une augmentation de la proportion des espèces rares, au détriment des espèces généralement abondantes chez les tortues en bonne santé. Ainsi la composition de la population parasitaire d'un individu pourrait être un indicateur de son état de santé. Il apparaît donc que les tortues peuvent être fortement infestées sans que la présence de ces parasites soit associée à l'apparition d'une maladie clinique. Il a même été suggéré que les oxyures pourraient avoir une action bénéfique sur l'hôte. Ils interviendraient dans la rupture de la masse fécale, prévenant ainsi la constipation que pourrait provoquer la cellulose non digérée (Telford, 1974).

Néanmoins, les oxyures des genres *Tachygonetria* et *Mehdiella* sont également suspectés d'être à l'origine d'abcès de la paroi intestinale, d'entérites, d'occlusions, ou de péritonites mortelles (Bourdeau, 1989). Les ascaridés, et en particulier *Angusticaecum holopterum*, lorsqu'ils sont présents en grand nombre, pourraient entraîner une occlusion intestinale, une perforation ou une inflammation pariétale (Keymer, 1978 ; Bourdeau, 1989). Des charges parasitaires élevées d'un nématode vivipare, appartenant au genre *Proatractis* (*Atractidae*), seraient responsables de la mort de 12 tortues (*Geochelone carbonaria*, *Geochelone pardalis*) appartenant au zoo de Washington (US), de 1982 à 1984 (Rideout *et al.*, 1987).

Cependant les études épidémiologiques portant sur les communautés de nématodes infestant les tortues terrestres et le suivi à long terme des populations sauvages sont peu nombreuses, or elles sont indispensables pour évaluer l'impact réel des nématodes à l'échelle des populations hôtes.

DEUXIEME PARTIE : ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES NEMATODES DIGESTIFS

1 – OBJECTIFS DE L’ETUDE

Le manque d’informations relatives à l’état de santé et aux charges parasitaires des tortues géantes des Galápagos ne permet pas d’évaluer l’impact des nématodes digestifs et des différents agents pathogènes sur les populations sauvages, et notamment leur rôle lors des pics de mortalité. Ainsi, le Parc National des Galápagos, l’institution gouvernementale en charge de la conservation de la faune et de la flore de l’archipel, la Société Zoologique de Londres, l’Université de Leeds et l’Université de Guayaquil, fondèrent le Laboratoire de Génétique, d’Epidémiologie et de Pathologie des Galápagos, et initièrent en 2004 un projet ayant pour objectif d’évaluer l’état de santé des populations de tortues géantes, et l’impact des pathogènes sur celles-ci, et notamment l’impact des nématodes. Ce projet permettra de développer des stratégies de conservation appropriées.

Aucune étude épidémiologique n’a encore été menée sur les nématodes digestifs infestant les tortues géantes des Galápagos. Ainsi une première étape, essentielle à la compréhension de l’importance de ces parasites, est l’étude de leur niveau d’abondance et de leur distribution au sein des populations sauvages et captives de tortues. Les objectifs globaux du projet sont :

- La détermination de la composition des communautés de nématodes digestifs,
- L’évaluation des variabilités spatiale et temporelle des distributions parasitaires,
- L’identification des facteurs susceptibles d’être responsables des distributions parasitaires observées, et les implications écologiques et évolutives,
- La détermination des implications en matière de conservation,
- L’évaluation de l’effet des parasites sur les populations sauvages.

Néanmoins, cette étude est une étude préliminaire, ses objectifs sont donc limités à :

- L'évaluation de la diversité des communautés de nématodes digestifs,
- L'évaluation de la variabilité des distributions parasitaires, entre les populations sauvages, entre différents sous-groupes au sein des populations sauvages (e.g. mâles et femelles, adultes et juvéniles), puis entre populations sauvages et populations captives.

Au sud-ouest de Santa Cruz (où les nématodes furent initialement observés), les deux principales populations sauvages, dont celle d'El Chato, sont proches et semblent constituer une métapopulation (Cayot, 1985). Ainsi, cette étude devrait nous permettre de déterminer si ces deux populations présentent des niveaux d'infestation parasitaire similaires. De plus, l'évaluation des niveaux d'abondance et des distributions parasitaires dans d'autres populations sauvages, et leur comparaison à ceux présentés par les populations de Santa Cruz permettront de déterminer si les nématodes digestifs sont largement distribués dans les populations de tortues de l'archipel, et si d'autres populations présentent des niveaux d'infestation semblables. La comparaison des distributions parasitaires entre les populations sauvages et captives nous permettra d'évaluer l'impact des programmes de management et de conservation sur la transmission parasitaire.

Cette étude constituera la base du programme de surveillance des distributions des nématodes digestifs au sein des populations de tortues géantes des Galápagos.

2 – MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'intensité de l'infestation parasitaire d'une population animale est idéalement estimée en comptant les parasites adultes présents dans le tube digestif d'un nombre représentatif d'hôtes. Néanmoins, l'utilisation de cette méthode impliquerait le sacrifice d'un nombre important d'individus, ce qui est, bien sûr, totalement exclu. Ainsi, compte tenu de l'impossibilité de mesurer directement l'intensité de l'infestation parasitaire, une méthode indirecte a été utilisée. Celle-ci consiste à compter le nombre d'œufs de parasites présents dans les fèces des hôtes. La validité de cette méthode dépend de l'existence d'une relation linéaire entre le nombre d'œufs présents dans les fèces et la charge parasitaire réelle de l'hôte. En conséquence, nous avons collecté des fèces provenant de populations captives et sauvages de tortues géantes, afin d'évaluer les distributions parasitaires au sein de ces populations.

2.1 Echantillonnage

Cinq populations sauvages et trois populations captives, situées sur quatre îles, ont été échantillonnées (Figure 7). Les parasites sont généralement agrégés dans les populations hôtes, ainsi, les échantillons doivent être de taille suffisante pour pouvoir décrire de façon satisfaisante la distribution des parasites dans les populations hôtes. La taille minimale des échantillons pour les populations sauvages a été fixée à 20 individus. Nous avons tenté d'échantillonner les petites populations (<500) à un taux de 10%, et les grandes populations (>1 000) à un taux de 5%. Néanmoins, la taille des échantillons fut limitée par des considérations logistiques, les populations sauvages étant souvent difficilement accessibles.

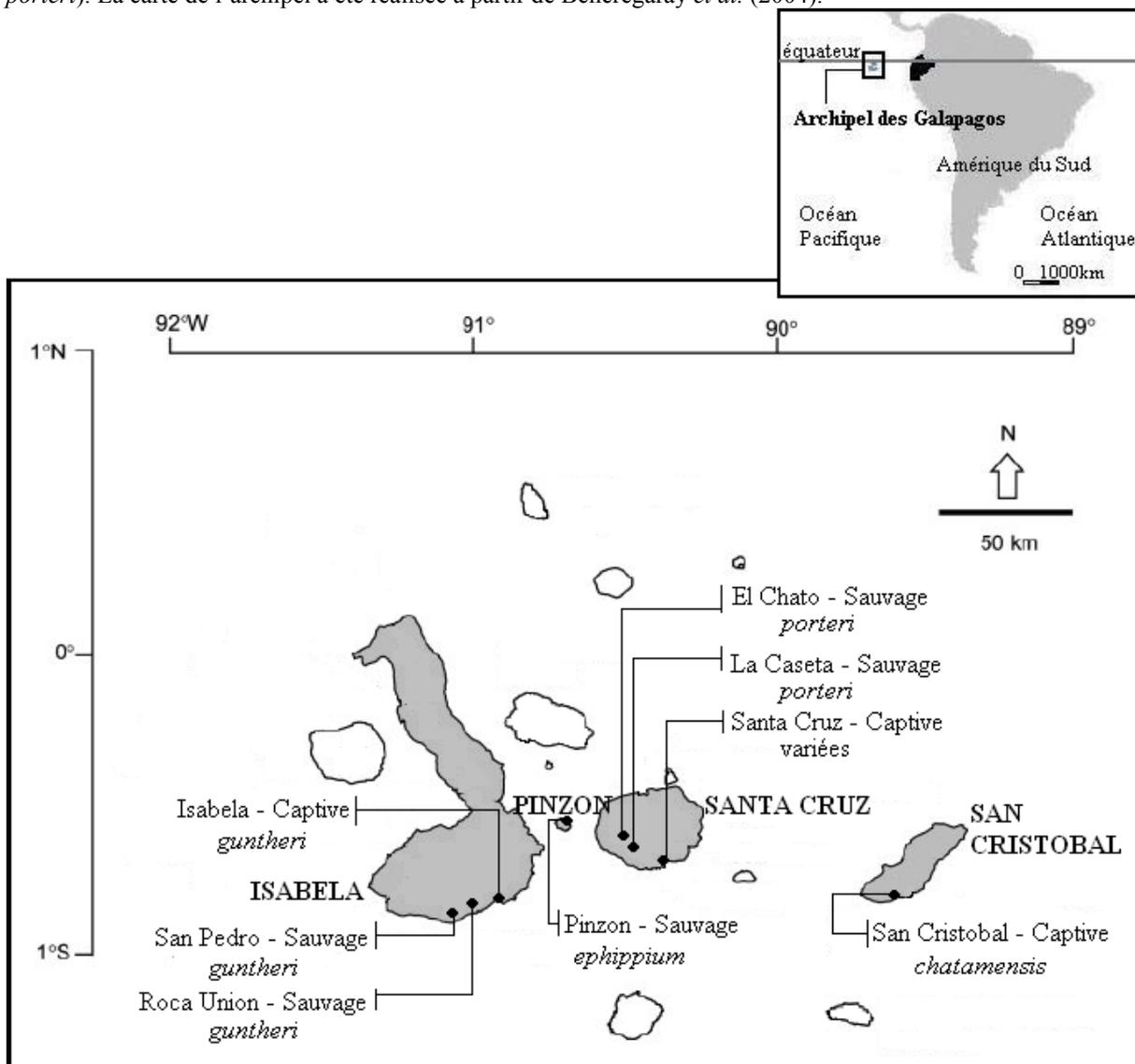
Les deux principales populations sauvages de tortues géantes de l'île Santa Cruz (*Geochelone nigra porteri*) ont été échantillonnées. Trois autres populations sauvages ont également été échantillonnées, l'une d'elles se situant sur l'île Pinzón (*Geochelone nigra ephippium*), et les deux autres sur l'île Isabela (*Geochelone nigra guntheri*) (Figure 7). De même, nous avons échantillonné les tortues captives permanentes dans les centres de reproduction des îles San Cristóbal, Isabela et Santa Cruz. Les tortues captives permanentes sont les tortues captives qui ne sont pas destinées à être réintroduites au sein des populations sauvages. Dans le centre de reproduction d'Isabela, seules les tortues natives de Roca Union ont été échantillonnées. Dans le centre de reproduction de Santa

Cruz, les tortues juvéniles destinées à être réintroduites en milieu sauvage ont également été échantillonnées (Figure 7).

Nous avons échantillonné les tortues captives permanentes par stimulation cloacale. Pour l'échantillonnage des juvéniles qui seront réintroduits en milieu sauvage, nous avons collecté les fèces présents sur le sol des enclos. Pour les populations sauvages, la méthode d'échantillonnage a été aléatoire, nous avons tenté d'échantillonner toutes les tortues que nous trouvions par stimulation cloacale et nous avons collecté également les fèces frais présents sur le sol. Tous les fèces ont été conservés à 4°C avant leur analyse.

Figure 7 : Carte de l'archipel des Galápagos mentionnant les sites d'échantillonnage

Les sites d'échantillonnage sont indiqués par un cercle noir, le nom (e.g. La Caseta), et le statut de la population (e.g. Sauvage) sont également précisés. Les sous-espèces sont désignées par leur dénomination courante en italique (e.g. *porteri*). La carte de l'archipel a été réalisée à partir de Beheregaray *et al.* (2004).



2.2 Comptage des œufs de parasites

La densité des œufs de nématodes présents dans les fèces a été estimée en utilisant une méthode de Mac Master modifiée. Cette méthode a été conduite de la façon suivante :

4,5g de matériel ont été prélevés au centre des fèces, et ont été suspendus dans 25ml d'une solution saline (NaCl) saturée. Après agitation, le mélange a été versé dans un filtre de 1mm d'ouverture afin de retirer les débris. Un pilon a été utilisé pour broyer les fèces à travers le filtre. 15,5ml de solution saline saturée ont ensuite été ajoutés afin de rincer le matériel fécal à travers le filtre. Le filtrat a alors été mélangé pour obtenir une répartition homogène des œufs de parasite dans la solution. 0,3ml du filtrat ont été prélevés à l'aide d'une pipette Pasteur et placés immédiatement dans les deux chambres d'une lame Mac Master. Après deux minutes, les œufs, flottant contre la paroi supérieure des chambres, ont été comptés au microscope à un grossissement de 100, sur la surface totale de chacune des deux chambres. Le nombre d'œufs par gramme de fèces peut alors être obtenu en multipliant le nombre d'œufs comptés dans les deux chambres par 10 (adapté à partir de MAFF, 1986).

Afin d'évaluer la variabilité associée à cette mesure indirecte, et de déterminer si suffisamment de matériel fécal a été analysé pour obtenir une estimation satisfaisante de la densité des œufs, 230 échantillons ont été analysés une seconde fois. Pour un même échantillon, les deux comptages ont été réalisés à partir de la même solution filtrée.

2.3 Analyse statistique

L'objectif de l'analyse statistique est de comparer les distributions de fréquence d'œufs de nématodes, et les propriétés de ces distributions, entre différentes populations, et entre des sous-groupes (e.g. mâles et femelles) au sein de ces populations. Ainsi, si nous pouvons décrire empiriquement les distributions parasitaires avec une distribution mathématique, la comparaison des échantillons peut être basée directement sur celle-ci.

2.3.1 Répétabilité de la méthode de comptage des œufs de parasites

La répétabilité de la méthode de comptage a permis de déterminer la part de la variabilité des comptes due à de réelles différences d'intensité de l'infestation parasitaire entre individus, et non pas à un défaut de précision de la méthode. La répétabilité a été estimée en calculant le coefficient de corrélation de Pearson (Stear *et al.*, 1995b).

2.3.2 Modélisation et comparaison directe des distributions parasitaires

Les parasites sont généralement agrégés au sein des populations hôtes, ainsi, les distributions parasitaires sont sur-dispersées. Pour les modéliser, il est donc nécessaire d'utiliser une distribution mathématique discrète à queue de distribution longue, c'est-à-dire dont les fréquences associées aux comptes élevés décroissent plus lentement que celles de la distribution de Poisson. La distribution binomiale négative est souvent utilisée pour décrire empiriquement la distribution des vers adultes et des œufs parmi les hôtes (Barger, 1985 ; Stear *et al.*, 1995a ; Morgan *et al.*, 2005). La fonction de densité de la distribution binomiale négative est la suivante :

$$P(Xr = x) = \binom{x+r-1}{x} \cdot p^r \cdot (1-p)^x \quad \text{Equation 1}$$

x est le nombre d'échecs avant le $r^{\text{ième}}$ succès, et p la probabilité d'un succès. Le paramètre p est exprimé en fonction de la moyenne μ :

$$\mu = \frac{r \cdot (1-p)}{p} \Leftrightarrow p = \frac{r}{\mu + r} \quad \text{Equation 2}$$

Nous obtenons alors une nouvelle expression de la fonction de densité de la distribution binomiale négative :

$$p(x) = \left(1 + \frac{\mu}{k}\right)^{-k} \cdot \frac{\Gamma(k+x)}{x! \Gamma(x)} \cdot \left(\frac{\mu}{\mu+k}\right)^x \quad \text{Equation 3}$$

Γ est la fonction gamma et $k=r$. Sous cette expression, la distribution binomiale négative est entièrement définie par deux paramètres, la moyenne μ et le paramètre k , nécessairement positifs. La signification initiale de k , ou r , est perdue. k peut être à présent assimilé à un indice inversement proportionnel au degré de dispersion. k tend vers 0 lorsque la distribution est sur-dispersée, et vers l'infini lorsque la distribution est poissonnienne.

L'ajustement des distributions binomiales négatives a été réalisé, comme l'ensemble des analyses statistiques, avec le nombre d'œufs comptés dans les fèces, et non avec les concentrations d'œufs par gramme. Bliss et Fisher (1953) ont proposé une méthode itérative pour évaluer le paramètre k , mais ici nous avons estimé la valeur de k par la méthode du maximum de vraisemblance, en maximisant la log-vraisemblance directement (Shaw *et al.*, 1998). Nous avons déterminé un intervalle de confiance pour chaque estimation de k à partir de la racine carrée de la réciproque de la négative de la matrice hessienne. La qualité de l'ajustement a été estimée en calculant le rapport de vraisemblance, ou test G^2 , entre les modèles saturé et binomial négatif. Une fois simplifié, le rapport peut s'écrire ainsi :

$$G^2 = 2 \cdot \sum_{i=1}^m O_i \cdot \log\left(\frac{O_i}{E_i}\right) \quad \text{Equation 4}$$

Dans cette expression, m est le nombre de catégories dans lesquelles les charges parasitaires sont divisées, O et E sont respectivement les fréquences observées et espérées de la catégorie i . Si la distribution binomiale négative s'ajuste à la distribution observée, alors G^2 suit une distribution asymptotique du χ^2 avec $m - 3$ degrés de liberté, où m est le nombre de comparaisons. Néanmoins, si les fréquences sont faibles, les distributions du χ^2 et de G^2 deviennent incertaines. Ainsi les charges parasitaires ont été combinées lorsque les fréquences espérées étaient trop faibles. Dans chaque nouvelle catégorie, la fréquence espérée était ainsi supérieure ou égale à cinq.

Nous avons comparé les distributions observées en réalisant une extension de l'analyse de variance, « l'analyse de dispersion » (Shaw *et al.*, 1998), afin de mettre en évidence d'éventuelles variations significatives de la moyenne, et du paramètre k , entre les distributions étudiées. Pour deux distributions observées, nous avons déterminé quel modèle, défini par le plus petit nombre de paramètres, est le plus approprié pour les décrire, parmi ceux-ci : i) moyennes et k distincts, ii) moyenne commune et k distincts, iii) moyennes distinctes et k commun, iv) moyenne et k communs.

Les modèles sont comparés deux à deux, en calculant la différence de rapport de vraisemblance entre eux. Si cette différence suit une distribution du χ^2 avec un degré de liberté, alors les deux modèles considérés décrivent de façon convenable les distributions observées. Néanmoins, pour utiliser des tests estimant la qualité de l'ajustement, nous avons besoin d'échantillons de taille suffisante. Si la taille des échantillons est trop faible (\sim inférieure à 50), la puissance de ces tests n'est plus satisfaisante, et une autre méthode doit être alors utilisée.

2.3.3 Comparaison d'échantillons de faible taille

Afin de comparer les échantillons de faible taille, nous avons besoin de paramètres décrivant précisément les distributions de fréquence. Ainsi, pour chaque population, nous présentons la prévalence, qui fait référence à la proportion d'hôtes infestés, l'abondance moyenne, qui fait référence à la quantité d'œufs, et donc à l'abondance des parasites dans la population hôte, la médiane, qui fait référence au niveau d'infestation de la population hôte, et des mesures du niveau d'agrégation, qui apportent une information sur l'asymétrie de la distribution parasitaire. Ces paramètres apportent des informations complémentaires sur les distributions parasitaires. Ces paramètres ont été estimés à partir du nombre d'œufs comptés dans les fèces, et non avec les concentrations d'œufs par gramme. La prévalence est le pourcentage d'hôtes infestés, elle est accompagnée d'un intervalle de confiance calculé selon la méthode exacte de Sterne (Reiczigel, 2003). L'abondance est exprimée comme la moyenne arithmétique du nombre d'œufs par tortue, hôtes non infestés inclus, et est accompagnée d'un intervalle de confiance calculé par bootstrap (Efron et Tibshirani, 1993). Nous présentons la médiane avec les premier et troisième quantiles. L'agrégation est exprimée par le rapport de la variance à la moyenne et le paramètre k de la distribution binomiale négative. Les paramètres k sont comparables lorsque les moyennes sont proches (Scott, 1987), dans le cas contraire, les rapports de la variance à la moyenne sont utilisés pour comparer les niveaux d'agrégation. Afin d'évaluer la précision du paramètre k pour des échantillons de faible taille, et pour s'assurer que l'hypothèse selon laquelle les données peuvent être décrites par une distribution binomiale négative est raisonnable, nous avons utilisé des qq-plots.

Dans la plupart des cas, la transformation logarithmique des données n'a pas permis de les normaliser, ainsi, les tests paramétriques classiques n'ont pas pu être utilisés. L'analyse statistique a été menée parallèlement pour les comparaisons des prévalences, des moyennes et des médianes. Nous avons dans un premier temps déterminé si tous les échantillons avaient la même prévalence, la

même moyenne puis la même médiane, et, si ce n'était pas le cas, nous avons réalisé des comparaisons multiples des prévalences, des moyennes et des médianes entre les différentes populations. Pour les prévalences, nous avons utilisé un test exact de Fisher. Pour les médianes, nous avons utilisé un test de Kruskal-Wallis, puis un test de comparaison multiple, le test de Dunn. Considérant la sur-dispersion des distributions, le caractère discret des données et l'hétéroscédasticité des comptages, un modèle linéaire généralisé binomial négatif, avec une fonction lien logarithmique semblait ici le plus adapté à la comparaison des moyennes entre les populations (Wilson *et al.*, 1996 ; Wilson et Grenfell, 1997) :

Nous avons défini la fonction lien g reliant la moyenne et le prédicteur linéaire, ainsi que pour chaque population un paramètre β , tel que :

Pour la première population, de moyenne μ_1 , nous avons :

$$g(\mu_1) = \log\left(\frac{\mu_1}{\mu_1 + k}\right) = \beta_1 \quad \text{Equation 5}$$

Et pour la $i^{\text{ème}}$ population, de moyenne μ_i , avec $i > 1$ nous avons :

$$g(\mu_i) = \log\left(\frac{\mu_i}{\mu_i + k}\right) = \beta_1 + \beta_i \quad \text{Equation 6}$$

Ainsi, $i-1$ populations ont été comparées avec la première population.

Un paramètre k a été estimé par la méthode du maximum de vraisemblance. L'analyse de la déviance nous a permis de tester si le modèle considéré était différent du modèle nul. Des tests de Wald ont permis de tester si les coefficients β étaient significativement différents de zéro. Les résidus sont généralement utilisés pour tester la qualité de l'ajustement des modèles linéaires aux données. Néanmoins, les résidus de la déviance et de Pearson des modèles linéaires généralisés ne suivent pas toujours une distribution normale, et cela même si le modèle décrit convenablement les données, ainsi leur utilisation pour tester la qualité de l'ajustement du modèle est discutable (Dunn et Smyth, 1996). Nous avons donc préféré étudier les qq-plots pour chaque population intégrée au modèle, et vérifier que la déviance résiduelle suit bien une distribution du χ^2 , avec pour degrés de liberté, les degrés de liberté des résidus.

A l'intérieur d'une même population, afin de comparer les distributions des œufs de parasites entre tortues adultes et juvéniles, ou entre tortues mâles et femelles, nous avons comparé les prévalences, les moyennes puis les médianes entre les sous-groupes en utilisant respectivement un test exact de Fisher, un test où le bootstrap permet de déterminer la distribution nulle de la statistique du test t (Rózsa *et al.*, 2000), et un test de Mann-Whitney. L'existence d'une corrélation positive entre la taille des hôtes et leur niveau d'infestation pourrait entraîner l'apparition d'une différence faussement significative entre mâles et femelles, ou entre adultes et juvéniles (Arneberg *et al.*, 1998). Afin d'évaluer si il existait une relation monotone positive entre la taille des hôtes et l'intensité de l'infestation parasitaire, nous avons calculé le coefficient de corrélation de Spearman, et la valeur p associée.

Pour tous les tests, une valeur p a été considérée comme significative lorsqu'elle était sous un seuil de 0,05.

Le calcul des intervalles de confiance des prévalences par la méthode de Sterne, et les tests exacts de Fisher ont été réalisés à l'aide du logiciel Quantitative Parasitology 3.0 (Reiczigel et Rózsa, 2005). Les autres analyses ont été conduites en utilisant le logiciel R (Ihaka, Gentleman, the R development core team, 2005).

3 – RESULTATS

3.1 Résultats de l'échantillonnage

Nous avons échantillonné cinq populations sauvages et trois populations captives de tortues géantes des Galápagos, durant la saison humide, de novembre 2005 à mai 2006. Cette période s'étend en grande partie pendant la saison de reproduction des tortues (de janvier à juin). L'échantillonnage comprend 78 échantillons collectés de novembre 2005 à janvier 2006 par les membres du Laboratoire de Génétique, d'Epidémiologie et de Pathologie des Galápagos, et 265 collectés de février à mai 2006. Les tableaux 5a et 5b présentent la taille des échantillons pour les populations sauvages et captives respectivement.

Tableau 5a : Résultats de l'échantillonnage pour les populations sauvages de tortues géantes des Galápagos selon le site, le sexe, et la classe d'âge

n : taille totale de l'échantillon, avec F/M/J le nombre de femelles, de mâles, et de juvéniles. * M. Cruz. Communication personnelle ** Marquez *et al.*, 2004

Ile <i>Sous-espèce des tortues</i>	Populations sauvages				
	Santa Cruz <i>porteri</i>		Isabela <i>guntheri</i>		Pinzón <i>ephippium</i>
	El Chato	La Caseta	Roca Union	San Pedro	Centre de l'île
Taille de la population	~ 1 500*	~ 1 000*	~ 100*	~ 400*	~ 500**
<i>n</i> (F/M/J)	74 (9/17/3)	53 (7/22/2)	25 (11/2/10)	22 (0/8/11)	34 (20/10/4)
Période d'échantillonnage	16/11-03/03	29/11-11/04	18/04-20/04	21/04-22/04	15/03-17/03

Tableau 5b : Résultats de l'échantillonnage pour les populations captives de tortues géantes des Galápagos

n : taille totale de l'échantillon. *** Dans le centre de reproduction d'Isabela, seules les fèces des tortues natives de Roca Union ont été collectées

Ile <i>Sous-espèce des tortues</i>	Populations captives – Centres de reproduction			
	Santa Cruz variées		Isabela <i>guntheri</i>	San Cristóbal <i>chatamensis</i>
	Permanente	Juvéniles pour réintroduction	Permanente	Permanente
Taille de la population	75	673	16***	37
<i>n</i>	65	32	11***	27
Période d'échantillonnage	22/02-31/03	30/11-31/05	27/04-28/04	08/03-30/03

3.2 Diversité des types d'œufs

Plusieurs types d'œufs de nématodes ont été identifiés. Des œufs de strongles, d'oxyures, et d'ascaridés ont été identifiés dans toutes les populations sauvages et au centre de reproduction de Santa Cruz, alors que des œufs de trichuridés n'ont été observés qu'à El Chato, San Pedro et Roca Union (Figure 8 ; Figure 9 ; Figure 10). Aucun œuf de nématodes n'a été isolé dans les échantillons provenant des centres de reproduction de San Cristóbal et d'Isabela. Les abondances relatives de chacun de ces types de nématodes étaient relativement constantes dans toutes les populations. Les œufs de strongles représentaient toujours plus de 90% des œufs comptés, alors que l'abondance totale des trichuridés, ascaridés et oxyures restait toujours inférieure à 10% (Tableau 6 ; Figure 11). Etant donné le faible niveau d'abondance de ces trois types, la variabilité de l'abondance des œufs de nématodes était principalement influencée par les strongles. Si il n'a pas été possible d'identifier plus précisément les œufs de parasites, et notamment leur espèce respective, deux types d'œufs de strongles étaient identifiables selon leur taille. Leur distribution était asymétrique. Dans les îles Santa Cruz et Pinzón, les grands œufs de strongles étaient en très grand nombre, alors qu'ils étaient en faible nombre à San Pedro et Roca Union, où les petits œufs de strongles étaient présents en abondance. A l'intérieur de chaque population, la fréquence relative des types de nématodes ne différait pas selon le sexe et l'âge.

Tableau 6 : Fréquence relative des types d'œufs de nématodes selon la population hôte

Les fréquences relatives sont exprimées en pourcentage pour chaque population sauvage. Captive fait référence à la population du centre de reproduction de l'île Santa Cruz

Ile <i>Sous-espèce des tortues</i>	Populations hôtes					
	Santa Cruz <i>porteri</i>		Isabela <i>guntheri</i>		Pinzón <i>ephippium</i>	Santa Cruz variées
Site	El Chato	La Caseta	Roca Union	San Pedro	Centre de l'île	Centre de reproduction
Types d'œufs						
Trichuridés	0,3	0	1,1	0,8	0	0
Ascaridés	0,9	2,2	0,5	1,6	7,3	1,8
Oxyures	1,1	3,7	0,4	2,3	1,8	1,3
'Petits' Strongles	0	0	96,7	93,7	0	0
'Grands' Strongles	97,7	94,1	1,3	1,6	90,9	96,9

Figure 8 : Œuf de strongle de petite taille



Figure 9 : Œuf de strongle de grande taille



Figure 10 : Œuf d'oxyure

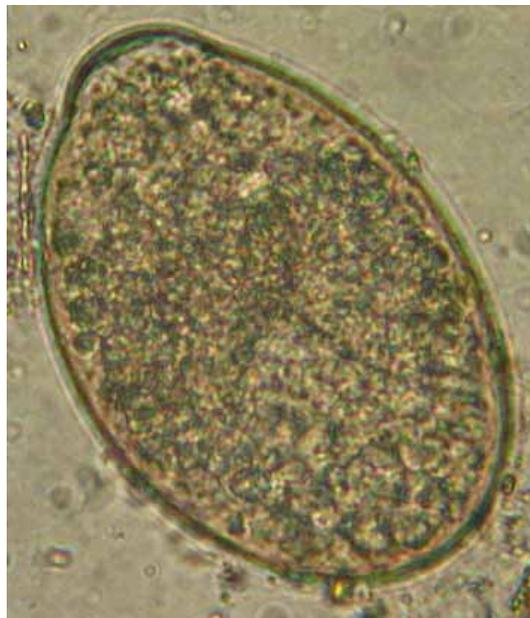
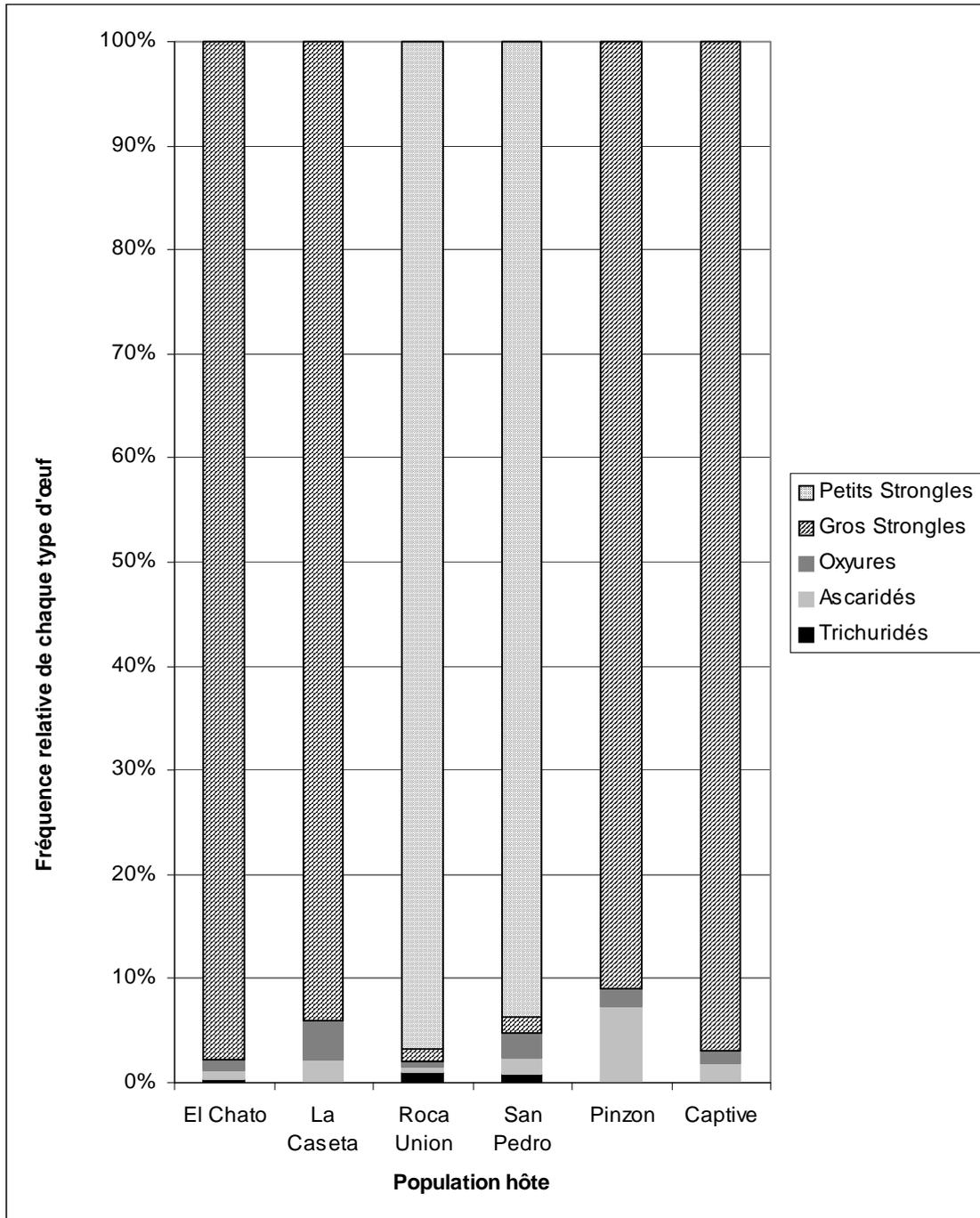


Figure 11 : Fréquence relative des types d'œufs de nématodes selon la population hôte
 Captive fait référence à la population du centre de reproduction de l'île Santa Cruz



3.3 Répétabilité de la méthode de comptage

La répétabilité de la méthode de comptage était élevée (0,93). Elle signifie que 93% de la variance des comptes pouvait être expliquée par des différences entre les échantillons, et donc entre les populations hôtes. Ce résultat indique que la méthode de comptage utilisée était satisfaisante.

3.4 Comparaison des distributions d'œufs de nématodes entre les populations sauvages de l'île Santa Cruz

Dans l'un des 74 échantillons collectés à El Chato, le nombre d'œufs de nématodes s'élevait 540, alors que dans les 73 autres échantillons, il ne dépassait pas 69. Cette valeur a considérablement influencé l'abondance moyenne et son intervalle de confiance (IC) (une abondance moyenne de 19,52 œufs ; IC : 6,37-42,59 avec cette valeur, et de 7,78 œufs ; IC : 5,08-10,93 sans celle-ci). Néanmoins, la présence de ce compte pourrait être un effet de la taille de l'échantillon, et ne pas refléter une situation épidémiologique particulière à cette population. En effet, la taille de l'échantillon provenant d'El Chato était la plus importante (Tableau 7). Or, compte tenu de l'agrégation des distributions d'œufs de parasites, la probabilité de collecter des échantillons avec des charges parasitaires élevées augmente avec la taille de l'échantillon. Par conséquent, cette valeur a été retiré. Ainsi, pour El Chato, seuls 73 échantillons ont été pris en compte.

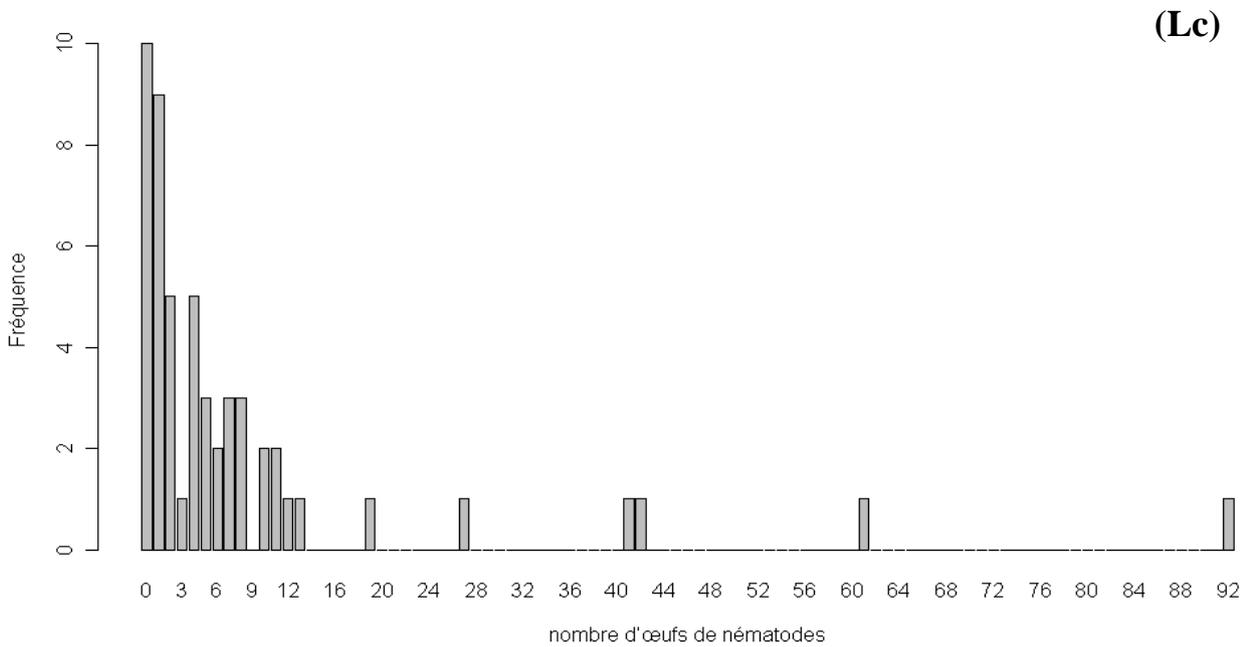
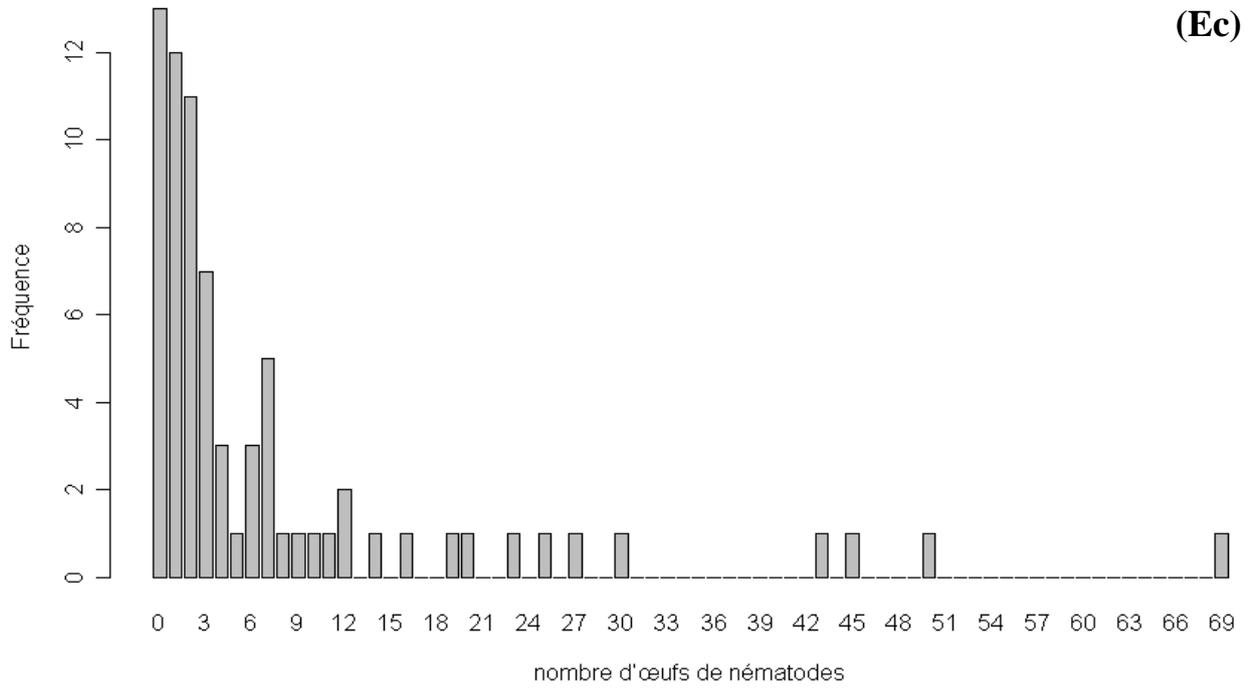
L'abondance moyenne, de même que les niveaux d'infestation et d'agrégation parasitaire des populations d'El Chato et de La Caseta étaient très proches (Tableau 7). Les distributions d'œufs dans les deux populations (Figure 12) ont pu chacune être modélisées par une distribution binomiale négative (Tableau 7). L'analyse de dispersion a été effectuée, mais la différence des rapports de vraisemblance entre le modèle avec une moyenne commune et des k distincts, et le modèle avec des moyennes et des k distincts, était négatif ($\Delta G^2 = -0,1$!). Il s'est avéré que l'ajustement de la distribution binomiale négative aux données de La Caseta était meilleur lorsque l'on postulait une moyenne commune que lorsque l'on considérait deux moyennes distinctes pour les deux populations. Le même problème a été observé pour le modèle incluant une moyenne et un k communs ($\Delta G^2 = -0,21$!). Néanmoins, les rapports de vraisemblance étaient très proches, ainsi, un modèle postulant une moyenne et un k communs s'ajustait aux données. Ainsi, les deux populations pouvaient être considérées comme une même population au regard de la distribution des œufs de parasites (Tableau 7). Nous avons ensuite comparé les populations sauvages de Santa Cruz, Roca Union, San Pedro et Pinzón.

Tableau 7 : Description des distributions d'œufs de nématodes dans cinq populations sauvages de tortues géantes des Galápagos

(IC 95%) : intervalle de confiance à 95% pour la prévalence, la moyenne et le paramètre k . k : paramètre de sur-dispersion de la distribution binomiale négative. s^2/m : rapport de la variance à la moyenne. Quand cela était possible, nous avons spécifié la qualité de l'ajustement de la distribution binomiale négative aux données, et la valeur p associée. La qualité de l'ajustement a été évaluée par un test du G^2 .

Ile <i>Sous-espèce des tortues</i>	Populations sauvages					
	Santa Cruz <i>porteri</i>			Isabela <i>guntheri</i>		Pinzón <i>ephippium</i>
Site	El Chato	La Caseta	El Chato et La Caseta	Roca Union	San Pedro	Centre de l'île
Taille de l'échantillon	73	53	126	25	22	34
Nombre d'œufs						
Prévalence	82,2%	81,1%	81,7%	92,0%	81,8%	88,2%
(IC 95%)	(71,4-89,7)	(68,1-89,9)	(73,9-87,8)	(74,4-98,6)	(61,1-93,5)	(72,4-95,9)
Moyenne	7,78	8,74	8,18	41,72	5,77	8,29
(IC 95%)	(5,08-10,93)	(4,9-13,57)	(5,86-10,85)	(17,08-79,04)	(3,59-8,14)	(5,76-11,12)
s^2/m	21,26	30,89	25,39	169,62	5,43	7,98
Médiane	3	4	3	11	3,5	6,5
1 ^{er} 3 ^{ème} quantiles	(1-7)	(1-8)	(1-8)	(5-41)	(2-10)	(2-11)
k	0,53	0,49	0,51	0,47	0,99	1,07
(IC 95%)	(0,44-0,62)	(0,39-0,59)	(0,44-0,58)	(0,35-0,59)	(0,61-1,37)	(0,77-1,37)
Qualité de l'ajustement	$\chi^2_6 = 9,38$	$\chi^2_5 = 10,47$	$\chi^2_{11} = 17,94$	-	-	-
p	0,15	0,063	0,083	-	-	-

Figure 12 : Distributions des fréquences des charges d'œufs de nématodes dans les populations d'El Chato (Ec) et de La Caseta (Lc) respectivement



3.5 Comparaison des distributions d'œufs de nématodes entre les populations sauvages

Les prévalences dans les populations de Santa Cruz, Roca Union, Pinzón et San Pedro (Tableau 7) n'étaient pas significativement différentes ($p=0,57$).

Nous avons ensuite comparé les niveaux d'infestation de ces populations (Tableau 7). L'hypothèse d'égalité des médianes (Kruskal-Wallis, $\chi^2_3=15,80$; $p=0,0012$) a été rejetée, ainsi, au moins l'une des médianes différait significativement des autres. Néanmoins, le test de comparaison multiple de Dunn échoua à mettre en évidence des différences significatives entre deux médianes (toutes les valeurs $p>0,05$). Bien qu'il ne fut pas possible de déterminer quelle(s) population(s) différait(en)t significativement des autres vis-à-vis de leur médiane, il semblait que la médiane de la population de Roca Union était nettement plus élevée que celles des autres populations (Tableau 7).

Considérant la sur-dispersion des distributions d'œufs de nématodes, et les valeurs des rapports de la variance à la moyenne, toutes supérieures à un (Tableau 7), un modèle linéaire généralisé binomial négatif a été ajusté aux données. Le paramètre k a été estimé à 0,58. Toutes les abondances moyennes n'étaient pas identiques, au moins l'une d'entre elles différait significativement des autres (Déviance, $\chi^2_3=50,74$; $p=5,56*10^{-11}$). Les abondances moyennes des œufs de parasites dans les populations de Pinzón et de San Pedro n'étaient pas significativement différentes de l'abondance moyenne dans la population de Santa Cruz ($z=0,05$; $-1,10$; $p=0,95$; $0,27$; respectivement), tandis que l'abondance moyenne dans la population de Roca Union en différait significativement ($z=5,60$; $p=2*10^{-8}$). Le modèle s'ajustait modérément aux données ($\chi^2_{203}=236,52$; $p=0,055$), et les qq-plots étaient convenables pour chaque population.

Les niveaux d'agrégation à San Pedro et Pinzón étaient sensiblement plus faibles que celui de Santa Cruz. Le rapport de la variance à la moyenne à Roca Union était très élevé, ainsi, la distribution des œufs de nématodes dans cette population semblait être fortement agrégée, comparée aux autres populations (Tableau 7).

3.6 Comparaison des distributions d'œufs de nématodes selon le sexe et la classe d'âge des hôtes dans les populations sauvages

Les données n'étaient pas suffisantes pour pouvoir comparer les effets de l'âge et du sexe dans chaque population, ainsi, nous avons comparé les mâles et les femelles dans les populations de Santa Cruz et de Pinzón (Tableau 8), et les adultes et les juvéniles dans les populations de San Pedro et de Roca Union (Tableau 9).

Aucune relation monotone positive n'a été mise en évidence entre la taille des hôtes et le niveau d'infestation parasitaire dans les populations où la taille des tortues échantillonnées était disponible (Pour Santa Cruz, Pinzón, Roca Union, et San Pedro, respectivement, $n=27$; 34 ; 23 ; 19 ; $\rho=-0,19$; $-0,01$; $-0,09$; $0,24$; $p=0,33$; $0,95$; $0,69$; $0,33$). Il semblerait donc que la taille des l'hôtes n'avait pas d'effet majeur sur la charge parasitaire.

Les prévalences, les niveaux d'infestation parasitaire et les niveaux d'abondance moyenne n'étaient pas significativement différents entre tortues mâles et femelles au sein des populations de Santa Cruz et Pinzón (test exact de Fisher $p=0,66$; $0,53$; test de Mann-Withney $U=412$; $109,5$; $p=0,06$; $0,69$; test t Bootstrap $p=0,07$; $0,74$; respectivement). Les niveaux d'agrégation parasitaire étaient également très proches (Tableau 8).

Concernant la comparaison des classes d'âge, bien que les tortues juvéniles de Roca Union semblaient présenter une abondance moyenne d'œufs de parasites plus importante que les tortues adultes (Tableau 9), aucune différence significative n'a été mise en évidence lors de la comparaison des prévalences, des moyennes et des médianes entre adultes et juvéniles de San Pedro et de Roca Union (test exact de Fisher $p=0,1$; 1 ; test de Mann-Withney $U=57,5$; 52 ; $p=0,28$; $0,43$; test t Bootstrap $p=0,43$; $0,06$; respectivement). Néanmoins, la distribution des œufs de parasites semblait être plus agrégée parmi les juvéniles que parmi les adultes, à Roca Union et à San Pedro (Tableau 9).

Tableau 8 : Description des distributions d'œufs de nématodes dans deux populations sauvages de tortues géantes des Galápagos, selon le sexe

(IC 95%) : intervalle de confiance à 95% pour la prévalence, la moyenne et le paramètre k . k : paramètre de sur-dispersion de la distribution binomiale négative. s^2/m : rapport de la variance à la moyenne.

Populations sauvages				
Ile	Santa Cruz		Pinzón	
Sous-espèce des tortues	<i>porteri</i>		<i>ephippium</i>	
Site	El Chato et La Caseta		Centre de l'île	
Sexe	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
Taille de l'échantillon	39	16	10	20
Nombre d'œufs				
Prévalence	87,2%	93,8%	100%	85,0%
(IC 95%)	(73,3-94,8)	(69,5-99,7)	(70,9-100)	(62,8-95,8)
Moyenne	6,95	16,31	9,60	8,65
(IC 95%)	(4,33-10,03)	(6,56-29,5)	(3,70-17,30)	(5,20-10,65)
s^2/m	12,25	37,58	13,80	4,99
Médiane	3	7	5	8
1 ^{er} 3 ^{ème} quantiles	(1-9)	(4-13)	(2-9)	(2-15)
k	0,77	0,71	1,08	1,32
(IC 95%)	(0,40-1,15)	(0,23-1,18)	(0,59-1,57)	(0,79-1,85)

Tableau 9 : Description des distributions d'œufs de nématodes dans deux populations sauvages de tortues géantes des Galápagos, selon la classe d'âge

(IC 95%) : intervalle de confiance à 95% pour la prévalence, la moyenne et le paramètre k . k : paramètre de sur-dispersion de la distribution binomiale négative. s^2/m : rapport de la variance à la moyenne.

Populations sauvages				
Ile	Isabela			
Sous-espèce des tortues	<i>guntheri</i>			
Site	Roca Union		San Pedro	
Classe d'âge	Adultes	Juveniles	Adultes	Juveniles
Taille de l'échantillon	13	10	8	11
Nombre d'œufs				
Prévalence	92,3%	90,0%	100%	63,6%
(IC 95%)	(65,9-99,6)	(55,4-99,5)	(63,5-100)	(33,3-86,5)
Moyenne	20,08	76,30	6,87	4,73
(IC 95%)	(10,08-31,08)	(18,50-160,50)	(3,00-11,25)	(1,82-8,00)
s^2/m	20,45	210,83	5,71	6,48
Médiane	11	20	4	3
1 ^{er} 3 ^{ème} quantiles	(5-41)	(4-102)	(2-10)	(0-8)
k	0,73	0,40	1,87	0,52
(IC 95%)	(0,44-1,02)	(0,24-0,56)	(0,74-3,00)	(0,23-0,81)

3.7 Comparaison des distributions d'œufs de nématodes entre les populations sauvages et captives

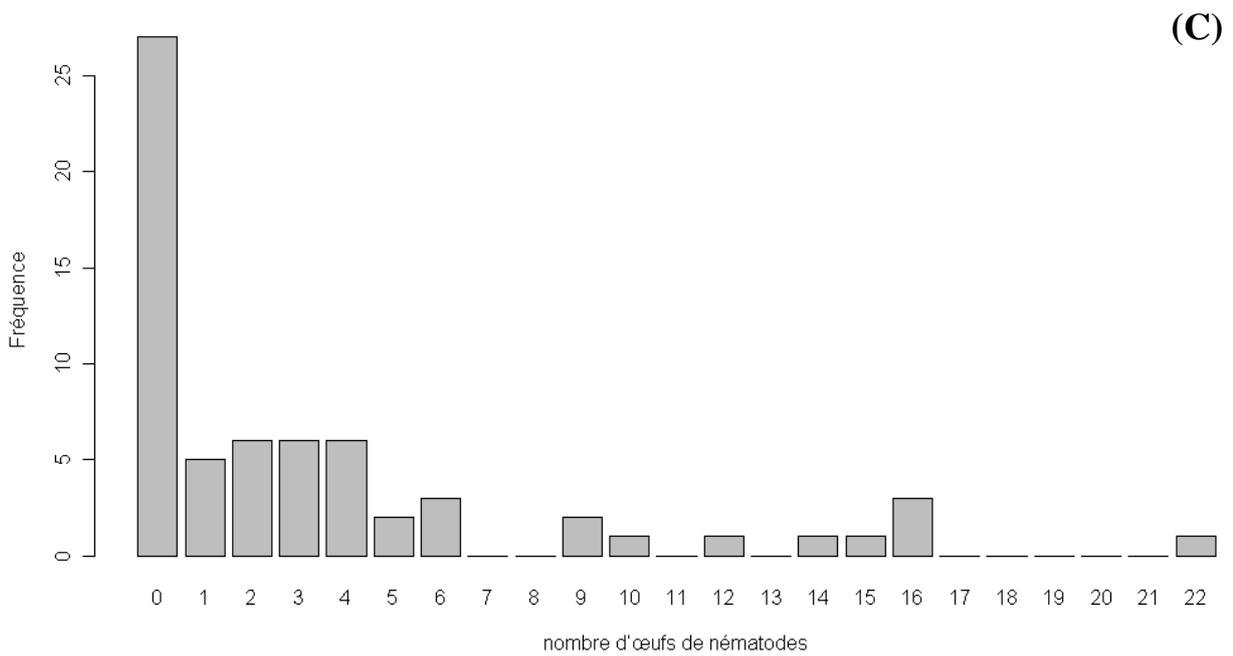
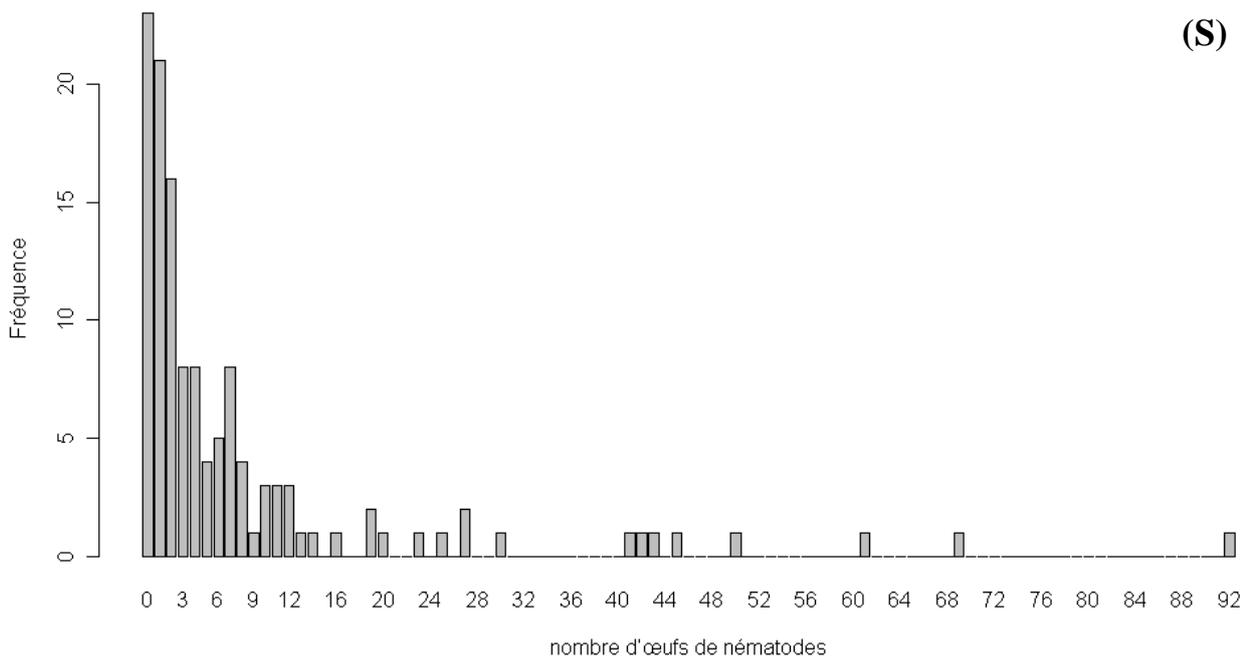
Aucun œuf de nématode n'a été identifié dans les échantillons provenant des populations de tortues captives permanentes des centres de reproduction de San Cristóbal et d'Isabela. Bien que les prévalences, les abondances moyennes et les niveaux d'infestation soient faibles, des œufs de nématodes ont été identifiés dans les échantillons provenant du centre de reproduction de Santa Cruz, dans les populations de tortues captives permanentes et de tortues destinées à être réintroduites en milieu sauvage. Une distribution binomiale négative a pu être ajustée à la distribution des œufs de nématodes de la population de tortues captives permanentes (Tableau 10 ; Figure 13). Ainsi, il a été possible d'utiliser l'analyse de dispersion afin de comparer les distributions d'œufs de nématodes entre les populations sauvage et captive permanente de Santa Cruz. Ces deux distributions pouvaient être modélisées par une distribution binomiale négative admettant un k commun ($\chi^2_1=0,45$; $p=0,5$), mais les moyennes semblaient être significativement différentes ($\chi^2_1=12,87$; $p=3,3*10^{-4}$).

Tableau 10 : Description des distributions d'œufs de nématodes dans quatre populations captives de tortues géantes des Galápagos

(IC 95%) : intervalle de confiance à 95% pour la prévalence, la moyenne et le paramètre k . k : paramètre de sur-dispersion de la distribution binomiale négative. s^2/m : rapport de la variance à la moyenne. Quand cela était possible, nous avons spécifié la qualité de l'ajustement de la distribution binomiale négative aux données, et la valeur p associée. La qualité de l'ajustement a été évaluée par un test du G^2 .

Ile Sous-espèce des tortues	Populations captives – Centres de reproduction			
	Santa Cruz variées		Isabela <i>porteri</i>	San Cristóbal <i>chatamensis</i>
Population	Permanente	Juveniles pour réintroduction	Permanente	Permanente
Taille de l'échantillon	65	32	11	27
Nombre d'œufs				
Prévalence	58,5%	25,0%	0%	0%
(IC 95%)	(46,1-70,1)	(12,2-42,3)	-	-
Moyenne	3,48	0,53	0	0
(IC 95%)	(2,32-4,75)	(0,16-1,12)	-	-
s^2/m	7,33	4,13	-	-
Médiane	2	0	0	0
1 ^{er} 3 ^{ème} quantiles	(0-4)	(0-0)	-	-
k	0,42	0,24	-	-
(IC 95%)	(0,32-0,52)	(0,12-0,36)	-	-
Qualité de l'ajustement	$\chi^2_4 = 3,83$	-	-	-
p	0,43	-	-	-

Figure 13 : Distributions des fréquences des charges d'œufs de nématodes dans les populations sauvage (S) et captive (C) de Santa Cruz respectivement



4 – DISCUSSION

Cette étude était la première consacrée aux communautés de nématodes digestifs infestant les populations captives et sauvages de tortues géantes des Galápagos. Son objectif était d'évaluer la variabilité spatiale des distributions de nématodes. Le comptage des œufs de parasites présents dans les fèces des hôtes a été utilisé comme mesure du niveau d'infestation parasitaire. Ces premiers résultats devraient constituer la base pour une surveillance des distributions de nématodes au sein des populations de tortues géantes des Galápagos.

Les nématodes étaient largement dispersés au sein des populations sauvages, où ils infestaient la plupart des individus. Nous avons identifié cinq types de nématodes infestant les tortues. Les strongles étaient les plus abondants dans toutes les communautés parasitaires. De plus nous avons identifié deux types d'œufs de strongles qui présentaient des distributions asymétriques. Les distributions d'œufs de nématodes différaient selon le site. A l'intérieur des populations, bien que l'analyse ait été limitée par la taille des échantillons, les distributions ne semblaient pas différer significativement entre tortues mâles et femelles. La distribution des œufs de nématodes semblait être plus agrégée parmi les tortues juvéniles que parmi les adultes. Les niveaux d'abondance étaient plus élevés dans les populations sauvages que dans les populations captives. En outre, des œufs ont été identifiés dans les fèces des tortues juvéniles destinées à être réintroduites en milieu sauvage. Ainsi, ces premiers résultats soulignent que les nématodes infestent un grand nombre de populations, et que le niveau de réceptivité de ces populations est hautement variable selon le site.

4.1 Diversité des types de nématodes dans les communautés parasitaires

Certains types d'œufs étaient présents dans certaines populations de tortues, et absents dans d'autres. L'absence de ces œufs pourrait signifier l'absence de la forme adulte. *Geochelone nigra* est un lignage monophylétique (Caccone *et al.*, 1999), et en admettant que ces nématodes soient spécifiques des tortues, les événements de colonisation des îles pourraient avoir mené à la fragmentation de la communauté parasitaire ancestrale. Ainsi, les communautés parasitaires résultantes sur chaque île seraient un échantillon d'une communauté ancestrale plus diversifiée. En considérant que les colonisations sont des événements rares (Caccone *et al.*, 2005), le flux de gènes entre les communautés parasitaires devrait être faible. L'isolement des populations de tortues et par conséquent de leur communauté parasitaire, combinée à la faible taille de ces populations, pourrait

donc favoriser l'extinction de plusieurs espèces de nématodes (Dobson et Pacala, 1992a). L'actuelle diversité des communautés de nématodes pourrait donc être due à la combinaison d'évènements de colonisation et d'extinction. La colonisation de l'archipel a été graduelle (Caccone *et al.*, 2005), ce qui sous entend que lors de chaque nouvelle colonisation, chaque nouvelle communauté parasitaire constituait un échantillon de la communauté parasitaire de la population dont est issu l'hôte, ou les hôtes, colonisateur(s). Ainsi, nous pouvons espérer observer une décroissance de la diversité parasitaire le long de la séquence de colonisation des différents sites. Cependant, cela n'a pas été le cas, les populations les plus récentes (Caccone *et al.*, 2005) étant aussi celles qui présentaient les communautés parasitaires les plus diversifiées (cinq et quatre types d'œufs pour Roca Union et San Pedro, contre trois et quatre types d'œufs pour Pinzón et Santa Cruz, respectivement).

Les conditions environnementales ne sont pas les mêmes sur tous les sites, or les parasites pourraient présenter des valeurs sélectives différentes selon les îles et s'éteindre localement si les conditions environnementales rencontrées ne leur sont pas favorables. En effet, les conditions nécessaires à la réalisation de leur cycle biologique ne sont vraisemblablement pas rencontrées sur tous les sites. Si un parasite a un cycle de vie indirect, l'absence de l'hôte ou des hôtes intermédiaires sur le site nouvellement colonisé, entraînera l'extinction de l'espèce parasitaire.

Néanmoins, la diversité réelle des communautés parasitaires n'a pas été évaluée, les nématodes n'ayant pas été identifiés au rang de l'espèce. En outre, l'apparente absence de certains types d'œufs au sein des communautés parasitaires pourrait être expliquée par un effet d'échantillonnage, et par la faible sensibilité de la méthode de Mac Master. Lorsque les échantillons sont de petite taille, la probabilité d'échantillonner un type de nématode présent en faible abondance est elle-même faible. De plus, l'absence d'œufs dans les fèces ne signifie pas nécessairement que l'hôte n'est pas infesté : d'une part, si les parasites adultes sont présents en très faible abondance, il n'y aura pas, ou très peu d'œufs dans les fèces, d'autre part, la méthode de comptage utilisée est d'une faible sensibilité (Mes, 2003) et ne permet pas de détecter les œufs lorsque leur concentration est très faible. Le liquide d'enrichissement utilisé semble convenir à l'observation des œufs de nématodes. Néanmoins, l'utilisation d'un liquide plus dense, tel une solution de sel de zinc, pourrait permettre d'observer davantage d'œufs.

L'observation de certains types d'œufs de nématodes dans les fèces de tortues pourrait être un artefact. En effet, les tortues ont pu consommer des œufs de nématodes rejetés par d'autres animaux, et notamment les oiseaux. Ces œufs auraient alors juste transité dans le tube digestif des tortues. Dans les zones arides, Pinzón, Roca Union et San Pedro, les tortues consomment principalement des arbustes où viennent se poser les oiseaux. En consommant également leurs fientes, les tortues absorberaient les œufs de parasites qu'elles contiennent.

4.2 Variabilité de l'abondance des types de nématodes dans chaque communauté parasitaire

Les œufs de strongles représentaient plus de 90% des œufs identifiés. Ainsi, les communautés de nématodes digestifs des tortues géantes des Galápagos seraient dominées par les strongles, tandis que la plupart des communautés de nématodes digestifs des tortues terrestres sont dominées par les oxyures (Telford, 1974 ; Traversa *et al.*, 2005). Cette observation pourrait être le résultat d'une histoire évolutive spécifique aux communautés parasitaires des tortues géantes des Galápagos.

Néanmoins, cela ne signifie pas nécessairement que les strongles adultes étaient le type de nématodes le plus abondant dans le tube digestif des tortues géantes des Galápagos. Cette observation pourrait résulter d'une fécondité supérieure de ces parasites. En effet, le nombre d'œufs présents dans les fèces dépend du nombre de parasites adultes présents dans le tube digestif, et de leur fécondité, qui peut varier selon l'espèce parasitaire. De plus, les oxyures sont présents dans le colon, alors que les strongles sont présents dans l'intestin grêle, ainsi les œufs d'oxyures devraient être plus abondants sur le pourtour des fèces, au contraire des œufs de strongles qui devraient être plus abondants au centre des fèces. Dans notre étude, nous avons compté les œufs présents au centre des fèces, un biais serait donc possible. Toutefois, certains comptages ont été effectués avec le pourtour des fèces et la proportion d'oxyures n'a pas semblé augmenter. Afin de confirmer ou d'infirmer l'existence d'un tel biais, il conviendrait donc de renouveler ces comptes dupliqués pour un nombre significatif d'échantillons.

Bien que portant sur un faible nombre de tortues, les études nécropsiques menées par Walton (1942) (d'après Bouamer et Morand, 2006), Bursley et Flanagan (2002), n'ont pas mis en évidence la présence de strongles adultes dans le tube digestif des tortues des Galápagos. Ainsi, soit les populations parasitaires étudiées n'étaient pas représentatives des communautés parasitaires, soit l'abondance relative des parasites a changé, notamment depuis 1999, soit un biais est responsable de nos observations.

Les deux types d'œufs de strongles présentaient des fréquences relatives opposées. Une telle distribution pourrait s'expliquer par une interaction compétitive entre ces deux types. En effet, les espèces de nématodes trouvées dans un même hôte se situent généralement dans différentes régions du tube digestif. Cette répartition étagée serait la conséquence d'interactions antagonistes (Behnke, 2001) : si deux espèces de nématodes occupent une même niche écologique, alors l'une d'elles est menée vers l'extinction, ou à un niveau d'abondance très faible. Dans cette hypothèse d'interaction compétitive, la valeur sélective des strongles produisant des petits œufs devrait être supérieur à la valeur sélective de l'autre type. Dans ce cas, la présence ou l'absence de certains types d'œufs pourrait déterminer l'abondance des autres. Néanmoins, nous avons besoin d'informations supplémentaires afin de confirmer la possibilité d'une interaction compétitive entre strongles. Nous avons besoin en particulier de vérifier si les strongles produisant les œufs de petite taille sont réellement absents des îles Pinzón et Santa Cruz. De plus, cette apparente opposition entre les deux types de strongles pourrait également être due à des conditions environnementales défavorisant localement l'un d'eux, sans pour autant qu'ils soient directement en compétition.

4.3 Variabilité des distributions d'œufs de nématodes entre les populations sauvages

Pour rendre compte de l'intensité de l'infestation de la population d'El Chato, nous avons choisi de retirer un compte particulièrement élevé, considérant que sa présence était due à un effet de l'échantillonnage. Néanmoins, s'il s'avérait que dans les études ultérieures la présence de tels comptes se répétait, il serait alors nécessaire de les intégrer à l'analyse. Les distributions d'œufs de nématodes dans les deux populations sauvages de Santa Cruz semblaient être identiques. Lors de l'analyse statistique, nous avons observé un meilleur ajustement de la distribution binomiale négative aux données de La Caseta lorsque nous prenions en compte une moyenne commune pour

les populations de La Caseta et d'El Chato. La raison en est que l'estimation de k par la méthode de la log-vraisemblance n'optimise pas nécessairement G^2 , et lorsque les paramètres varient faiblement, il est possible d'observer un meilleur ajustement.

Les deux sites sont proches et les conditions environnementales sont identiques. Bien qu'il n'y ait pas eu d'études précises portant sur les mouvements de tortues entre ces sites, il apparaît que les mâles des deux populations se déplacent énormément, et durant la saison sèche, ils se regroupent en un même site, au contraire des femelles et des juvéniles, qui sont davantage sédentaires (Cayot, 1985). Ainsi, les mâles pourraient jouer un rôle important dans la transmission des nématodes entre ces deux populations.

Les populations sauvages présentaient des niveaux de prévalence semblables et très élevés. Ainsi, les nématodes, et en particulier les strongles, seraient des parasites communs des tortues géantes des Galápagos. Néanmoins, les distributions d'œufs de nématodes différaient selon la population. Or, l'abondance et la distribution des parasites sont connues pour être fortement influencées par des facteurs écologiques (Dobson *et al.*, 1992b). Ces facteurs peuvent modifier le niveau d'exposition des hôtes, en altérant la survie des stades de vie libre, en permettant ou non la réalisation du cycle parasitaire, en particulier lorsque celui-ci est hétéroxène, en modifiant la réceptivité des tortues aux parasites. L'allocation de l'énergie aux fonctions physiologiques, tel l'immunité ou la digestion, dépend en grande partie de la qualité et du niveau de l'alimentation. De plus, les tortues sont des animaux poïkilothermes, ainsi l'allocation de l'énergie est également hautement dépendante des conditions environnementales. Ces conditions varient selon les sites et sont susceptibles d'être responsables des variations des distributions parasitaires.

Les sites de vie des tortues sur l'île Santa Cruz sont formés par une forêt dense et ombragée, où le régime alimentaire est diversifié et constitué principalement par de l'herbe, des fruits, alors qu'à Pinzón, Roca Union, et San Pedro, l'environnement est plus sec, la végétation disséminée, et le niveau d'alimentation plus faible qu'à Santa Cruz. De même, les conditions climatiques sont variables entre ces sites. Néanmoins, il était impossible de déterminer l'influence d'un facteur écologique particulier sur le niveau d'infestation, ces facteurs étant confondus. De plus, la seule prise en compte des facteurs environnementaux semble insuffisante pour expliquer les variations des distributions parasitaires : Roca Union et San Pedro sont deux sites très proches, aux conditions abiotiques similaires, pourtant, les niveaux d'infestation des deux populations étaient très différents.

La valeur sélective de chaque type de nématode pourrait varier différemment avec les conditions environnementales. Même si, San Pedro et Roca Union, d'une part, Pinzón et Santa Cruz, d'autre part, semblaient avoir des communautés parasitaires de composition très proches, et ainsi semblaient être comparables au regard de conditions écologiques données, cela pourrait être trompeur. Les œufs de nématodes ont été décrits au rang de la famille, et non au rang de l'espèce. Comme nous l'avons dit précédemment, l'isolement de populations hôtes pourrait mener à l'extinction de certaines espèces de nématodes, mais, pour les espèces survivantes, cela pourrait mener à leur évolution, voire même à leur co-évolution (Toft et Karter, 1990 ; Dybdahl et Storfer, 2003). En considérant également la diversification génétique des espèces de tortues, tous les systèmes isolés hôte-parasite sont potentiellement différents. Si les populations de tortues de Santa Cruz et Pinzón semblent isolées depuis plusieurs centaines de milliers d'années (Caccone *et al.*, 2005), la séparation des populations de San Pedro et Roca Union est plus récente et est évaluée à quelques dizaines de milliers d'années (Ciofi *et al.*, 2006). Néanmoins, ce temps apparaît suffisant pour permettre la diversification génétique des espèces de nématodes. Etant donné la diversification génétique des tortues et vraisemblablement des parasites, et la diversité des conditions écologiques selon les sites, chaque association hôte-parasite-site doit être considérée comme un système au sein duquel il est particulièrement difficile d'évaluer les effets des facteurs écologiques et évolutifs sur les distributions parasitaires, ces facteurs étant confondus.

De plus, les distributions observées pourraient être la conséquence d'artéfacts dus à l'échantillonnage et à la méthode d'analyse. En effet, bien que les abondances moyennes d'œufs de parasites ne semblaient pas différer significativement entre les populations de Santa Cruz, San Pedro et Pinzón, les tailles des échantillons des deux dernières populations ($n=22$; 34 ; respectivement) étaient bien plus faibles que pour la première ($n=126$). Les parasites étant typiquement agrégés au sein des populations hôtes, la probabilité que l'hôte le plus infesté n'ait pas été échantillonné augmente quand la taille de l'échantillon diminue. Ainsi, lorsque la taille de l'échantillon est faible, l'abondance moyenne et le niveau d'agrégation sont sous-estimés (Pacala et Dobson, 1988 ; Gregory et Woolhouse, 1993). En conséquence, la comparaison des populations de San Pedro et de Pinzón, avec la population de Santa Cruz pourrait induire un risque d'erreur de type I.

L'intensité de l'infestation parasitaire dans la population de Roca Union semblait être plus importante que dans les autres populations. La taille de l'échantillon de Roca Union ($n=25$) étant faible, cette observation ne semblait pas être dû à un effet de l'échantillonnage. Cependant, elle ne reflète pas nécessairement la situation épidémiologique réelle de cette population. Le niveau d'infestation parasitaire d'une population est estimé en comptant le nombre d'œufs de parasites présents dans les fèces. L'utilité de cette méthode indirecte dépend de l'existence d'une hypothétique relation linéaire entre charge parasitaire et densité des œufs dans les fèces, or, le nombre d'œufs présents dans les fèces dépend non seulement de la charge parasitaire, mais aussi du niveau de fécondité des nématodes adultes. Bien que l'existence d'une telle relation linéaire ait été démontrée pour plusieurs systèmes hôte-parasite (Bryan et Kerr, 1989), certains facteurs techniques et biologiques remettent en question cette corrélation, nos résultats doivent donc être analysés avec précaution.

Nous avons amalgamé différentes espèces de nématodes. L'abondance élevée observée dans les échantillons de Roca Union pourrait donc non pas être due à une charge parasitaire élevée, mais à un niveau de fécondité élevé. En effet, la fécondité des parasites, et notamment des strongles, est fluctuante. Elle peut ainsi différer selon l'espèce parasitaire, mais, pour une même espèce, elle peut varier dans des proportions considérables avec le temps, et peut être affectée par la densité-dépendance, susceptible de modifier la relation entre la charge parasitaire et le nombre d'œufs présents dans les fèces (Keymer, 1982). L'estimation de la concentration des œufs dépend également de la quantité de fèces produits par l'hôte. Lorsque le niveau d'alimentation est faible, comme à Roca Union ou San Pedro, la production de fèces est faible, les œufs de nématodes sont alors plus concentrés.

Ainsi, les distributions observées sont susceptibles d'être la conséquence de facteurs écologiques et évolutifs, mais sont potentiellement altérées par des artefacts dus à l'échantillonnage ou à la méthode d'analyse.

4.4 Effets du sexe et de l'âge sur les distributions d'œufs de nématodes dans les populations sauvages

Nous n'avons pas identifié de différences significatives entre les niveaux d'infestation des mâles et des femelles. Plusieurs études ont révélé que les mâles étaient plus parasités que les femelles, néanmoins, cela n'a pas été observé chez les reptiles (Poulin, 1996). Plusieurs facteurs écologiques et physiologiques ont été proposés pour expliquer ce biais, et notamment l'action de la testostérone, qui pourrait déprimer les réponses immunitaires à médiation humorale et cellulaire. Une large proportion des échantillons collectés sur l'île Santa Cruz, ainsi que la totalité des échantillons collectés sur l'île Pinzón l'ont été durant la saison de reproduction, lorsque le niveau de testostérone est le plus haut (Schramm *et al.*, 1999). Ainsi, la testostérone et son potentiel impact sur le système immunitaire ne semblerait pas ici influencer le niveau d'infestation parasitaire des populations étudiées. Cependant, étant donné le nombre important de facteurs confondus susceptibles d'avoir une influence sur le niveau d'infestation parasitaire, d'autres investigations sont nécessaires. Il est, de plus, indispensable de prendre en compte la variabilité temporelle de l'intensité de l'infestation parasitaire, et son association avec la variabilité saisonnière des conditions environnementales et du statut de reproduction des tortues.

Dans les populations de San Pedro et de Roca Union, les parasites semblaient plus agrégés parmi les tortues juvéniles que parmi les tortues adultes. Cette diminution du niveau d'agrégation parasitaire entre ces deux classes d'âge pourrait souligner une modification des distributions parasitaires avec l'âge, et une diminution du nombre des hôtes hautement infestés. Une différence de comportements des adultes, par rapport aux juvéniles, les rendant moins exposés aux parasites, une mortalité densité-dépendante affectant les parasites, due au développement de l'immunité acquise des hôtes ou à des parasites induisant la mortalité des hôtes, pourraient être responsables de la diminution du niveau d'agrégation avec l'âge (Pacala et Dobson, 1988 ; Sol *et al.*, 2003). Néanmoins, cette diminution pourrait également être due à une augmentation de la production de fèces avec l'âge et donc à une plus grande dilution des œufs de parasites. De plus l'échantillonnage a été limité à une saison, or des variations saisonnières du niveau d'exposition pourraient modifier la relation âge-intensité de l'infestation. Nous ne pouvons donc pas déterminer quel(s) facteur(s) est/sont responsable(s) de cette apparente variation du niveau d'agrégation entre adultes et juvéniles.

4.5 Variabilité des distributions d'œufs de nématodes entre populations sauvages et captives

Le stress et la promiscuité sont souvent considérés comme les principaux facteurs responsables du haut niveau d'infestation parasitaire affectant généralement les populations captives (McCallum et Dobson, 1995). Ces 2 facteurs pourraient en partie expliquer que les tortues du centre de reproduction de Santa Cruz soient davantage parasitées que celles des centres de San Cristóbal et d'Isabela, la densité de population y étant plus forte et les contacts avec les visiteurs plus nombreux.

Néanmoins, dans cette étude, il est apparu que les populations captives étaient peu ou pas infestées par les nématodes, et qu'elles étaient plus faiblement parasitées que les populations sauvages. En dépit de la promiscuité et du stress induits par la vie en captivité, les animaux captifs ont un niveau d'alimentation plus élevé que les animaux sauvages. D'autre part, les animaux captifs représentent un échantillon des populations sauvages dont ils sont issus, ainsi, la probabilité que ces animaux soient peu réceptifs aux parasites est élevée. Cela pourrait expliquer le faible niveau d'infestation parasitaire observé dans les centres de reproduction. A San Cristóbal, 37 tortues sont en semi-liberté dans un large espace, ainsi la densité de population est relativement faible et diminue le niveau d'exposition des tortues.

Cependant, la faible sensibilité de la méthode de comptage, et la fécondité variable des nématodes, ne permettent pas de conclure à l'absence des nématodes dans ces populations. De plus, nous avons uniquement échantillonné les tortues natives de Roca Union dans le centre de reproduction d'Isabela, alors que ce centre contient autant de tortues que celui de Santa Cruz.

Dans le centre de reproduction de Santa Cruz, bien que leur densité soit très faible, nous avons identifié des œufs de parasites dans les fèces des juvéniles destinés à être réintroduits en milieu sauvage. Les juvéniles des îles Española, Santiago, Santa Cruz et Pinzón sont placés dans un même enclos, la densité de population y est très élevée. Les parasites infestant les juvéniles provenaient vraisemblablement des enclos voisins, mais aussi des populations sauvages. En effet, bien qu'une partie importante des juvéniles soit née au centre, certains sont collectés en milieu sauvage et pourraient être infestés avant d'être introduits dans le centre de reproduction. Néanmoins, compte tenu de leur très faible niveau d'abondance, la présence de ces œufs pourrait être un artéfact, ils pourraient n'avoir que transiter dans le tube digestif des juvéniles.

4.6 Implications pour le programme de conservation

L'action exercée par les parasites sur les populations hôtes dépend en partie de leur distribution, mais la seule connaissance de leur distribution ne permet pas de prédire leur impact. Cet impact dépend de la virulence intrinsèque des parasites, et de la réceptivité des hôtes. Or celles-ci varient vraisemblablement selon le système hôte-parasite considéré, chaque système ayant évolué, voire même co-évolué séparément. Il a longtemps été considéré que la co-évolution hôte-parasite devait tendre vers la non pathogénicité du parasite pour son hôte. Néanmoins cette assumption est fautive (Toft et Karter, 1990), et des parasites ayant co-évolué avec leurs hôtes sont tout à fait susceptibles d'avoir un impact négatif sur ces derniers. De plus l'impact des parasites dépend également de leur niveau de transmission, influencé notamment par les conditions environnementales, et la réceptivité des hôtes. Il semble donc possible que les nématodes aient un impact non négligeable sur les populations de tortues, cet impact pouvant être différent selon la population considérée.

Dans le centre de reproduction de Santa Cruz, les juvéniles qui sont destinés à être réintroduits dans les populations sauvages, sont susceptibles d'être infestés par des nématodes qui ne sont pas présents dans les communautés parasitaires de ces populations sauvages. Pendant les trois dernières décennies, les tortues géantes des Galápagos ont fait l'objet d'un programme intensif de reproduction et de réintroduction. Ces programmes sont confrontés à de nombreux problèmes et notamment à la réintroduction d'animaux immunologiquement naïfs dans des zones où les parasites sont endémiques (Cunningham, 1995), mais aussi à l'introduction de nouveaux parasites dans les populations sauvages par la translocation d'animaux parasités (Mathews *et al.*, 2006).

Si le nombre de tortues réintroduites à Santa Cruz est faible, ce n'est notamment pas le cas pour l'île Pinzón. Depuis 1965, 552 tortues ont été réintroduites sur cette île, alors que le nombre de tortues présentes initialement dans cette population est aujourd'hui estimé à moins de 100 individus (Pritchard, 1996 ; Marquez *et al.*, 2004). Bien que les espèces de nématodes aient vraisemblablement co-évolué avec leurs hôtes, elles pourraient néanmoins infester des hôtes allopatriques. Ainsi, la réintroduction de tortues sur l'île Pinzón a pu s'accompagner de l'introduction de nouveaux parasites dans une population où ils étaient initialement absents, et être à l'origine d'une profonde modification de la structure et de la composition de la communauté parasitaire initiale. Les effets que ces parasites sont susceptibles d'exercer sur ces nouveaux hôtes pourraient être très différents de ceux qu'ils exercent sur leur population hôte initiale (Dybdahl et Storfer, 2003). De plus, les petites populations ont un niveau de variabilité génétique faible, et

pourraient ainsi avoir un niveau de réceptivité élevé vis-à-vis de ces parasites (Whiteman *et al.*, 2006).

Afin de prévenir les translocations d'agents pathogènes, il pourrait être envisagé d'effectuer un examen médical systématique de tous les juvéniles avant leur réintroduction dans les populations sauvages, et de leur administrer des anti-helminthiques.

CONCLUSION

Cette étude était la première étude quantitative consacrée aux communautés parasites des tortues géantes des Galápagos. Elle formera la base des futurs programmes de surveillance de l'évolution des niveaux d'infestation parasite des populations de tortues géantes. Le comptage du nombre d'œufs présents dans les fèces a été utilisé comme mesure de l'intensité de l'infestation parasite.

Les nématodes étaient largement dispersés au sein des populations sauvages, où ils infestaient plus de 80% des individus. Cinq types de nématodes infestant les populations sauvages et captives ont été identifiés : oxyures, ascaridés, trichuridés et deux types de strongles. Dans toutes les communautés parasites, plus de 90% des œufs étaient des strongles. Les deux types de strongles montraient des distributions opposées, possibles conséquences d'une interaction compétitive entre ces derniers. Les populations sauvages présentaient des distributions d'œufs de nématodes dissemblables. L'intensité de l'infestation parasite dans la population de Roca Union semblait être plus élevée que dans les autres populations sauvages. Les événements de colonisation et d'extinction, et le probable processus de co-évolution entre les tortues et leurs nématodes, conséquences de l'isolement géographique des populations hôtes, ont vraisemblablement façonné différents systèmes hôte-parasite. De plus, les conditions environnementales, spatialement variables, ont probablement influencé ces distributions parasites. Néanmoins il n'a pas été possible de quantifier l'importance relative des facteurs écologiques et évolutifs sur ces distributions.

Au sein de ces populations, aucune différence significative de l'intensité de l'infestation parasite n'a été observée avec l'âge ou le sexe des hôtes, mais une diminution du niveau d'agrégation parasite avec l'âge a été mise en évidence, suggérant une mortalité densité-dépendante des parasites. Les populations captives semblaient moins parasitées que les populations sauvages, et bien que son niveau soit faible, l'infestation des juvéniles du centre de reproduction de Santa Cruz avant leur réintroduction en milieu sauvage, soulignait le potentiel impact des programmes de conservation sur les dynamiques de transmission parasite dans les populations sauvages. En effet, la réintroduction des tortues juvéniles pourrait favoriser l'introduction de nouvelles espèces de nématodes dans des populations sauvages où elles étaient initialement absentes.

Toutefois, ces premiers résultats doivent être considérés avec prudence. La validité de la méthode de comptage utilisée, comme mesure de l'intensité de l'infestation parasitaire, n'ayant pu être évaluée, l'utilisation de cette méthode pourrait être remise en question. Nous avons donc besoin d'informations plus précises pour confirmer ces résultats.

Afin d'augmenter la précision de la méthode d'analyse utilisée, et d'évaluer le rôle des facteurs évolutifs dans la structuration des communautés parasites, nous avons besoin d'identifier les nématodes au rang de l'espèce. Cependant, l'identification de l'espèce parasitaire à partir de l'observation des œufs semble très difficile. L'utilisation d'amorces universelles pourrait cependant permettre de générer des séquences d'ADN par PCR (Polymerase Chain Reaction) ; la comparaison de ces séquences avec celles d'espèces de nématodes connues devrait alors rendre possible l'identification des parasites au rang de l'espèce, et l'évaluation réelle de la diversité des communautés parasites. Des amorces spécifiques des espèces identifiées pourraient être produites et utilisées pour identifier les œufs (Zarlenga *et al.*, 2001 ; Wimmer *et al.*, 2003 ; Mochizuki *et al.*, 2006) et pour estimer leur concentration (Zarlenga *et al.*, 2001) directement par PCR. La coproculture, puis l'utilisation de la technique de Baermann devrait permettre d'obtenir des larves de nématodes, plus facilement identifiables morphologiquement que les œufs, et à partir desquelles pourrait être conduite l'analyse génétique. Nous serions alors en mesure d'élucider l'histoire évolutive de ces parasites, d'identifier les liens phylogénétiques unissant les espèces de nématodes dispersées dans les différentes populations hôtes à travers l'archipel, de reconstituer l'histoire phylogéographique de ces espèces, de préciser l'existence d'un processus de co-évolution hôte-parasite, et d'évaluer l'impact des programmes de réintroduction sur la structure des communautés parasites. L'évaluation de la variabilité spatiale des distributions de nématodes était l'objectif principal de cette étude, nous devons à présent en étudier la variabilité temporelle. Les conditions climatiques et environnementales sont hautement variables selon la saison et l'année, de plus, ces changements ne sont pas nécessairement synchronisés sur tous les sites. Une analyse plus précise des effets de l'âge et du sexe de l'hôte sur l'intensité de l'infestation parasitaire, et la confirmation de l'existence d'une interaction compétitive entre nématodes, nécessitent plus d'investigations.

Il semble difficile d'évaluer l'impact réel des nématodes sur les population hôtes en étudiant seulement les variations d'abondance et d'agrégation parasites (Mc Callum et Dobson, 1995). La seule possibilité d'évaluer cet impact est d'avoir recours à l'expérimentation (Tompkins *et al.*, 2002), ce qui est évidemment exclu dans cette étude. Néanmoins, si d'autres événements de

mortalité se produisent à nouveau, ces données permettront de mettre en évidence une éventuelle corrélation entre la mortalité des tortues et l'intensité de l'infestation parasitaire. De plus, les paramètres hématologiques et biochimiques pourraient être de bons indicateurs du statut sanitaire des tortues (Lopez-Olvera *et al.*, 2003), ainsi, la comparaison de ces paramètres avec l'intensité de l'infestation parasitaire pourrait nous permettre de déterminer si une infestation sévère est associée à une altération de l'état de santé des tortues.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBON SD, STIEN A, IRVINE RJ, LANGVATN R, ROPSTAD E, HALVORSEN O. (2002) The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceeding of the Royal Society London B*, **269**, 1625-1632.
- ALTIZER S, FOUFOPOULOS J, GAGER A. (2000) Conservation and diseases. In : LEVIN S, editor. *Encyclopedia of biodiversity*. San Diego : Academic Press, 109-126.
- ALTIZER S, HARVELL D, FRIEDLE E. (2003) Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**(11), 589-596.
- ANDERSON RM, GORDON DM. (1982) Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite induced host mortalities. *Parasitology*, **85**, 373-398.
- ANDERSON RM, MAY RM. (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 219-247.
- ARCHARYA K. (2000) Paradise in Peril. *Life and Nature*, **31**, 27-31.
- ARNEBERG P, SKORPING A, READ AF. (1998) Parasite abundance, body size, life histories and the energetic equivalence rule. *American Naturalist*, **151**, 497-513.
- ARVY C, FERTARD G. (2001) Pathologie des tortues, Etude synthétique. *Bulletin de la société herpétologique de France*, **100**, 152p.
- BARBAULT R. (1992) *Ecologie des peuplements – Structure, dynamique et évolution*. Paris : Masson, 288p.
- BARGER IA. (1985) The statistical distribution of trichostrongylid nematodes in grazing lambs. *International Journal for Parasitology*, **15**(6), 645-649.
- BARNARD CJ. (1990) Pathology and host behaviour. In : *Parasitism and Host Behaviour*. Taylor and Francis, London.
- BEGON M, TOWNSEND CR, HARPER JL. (2006) *Ecology, From Individuals to Ecosystems*. 4th edition. Oxford : Blackwell Publishing, 738p.
- BEHEREGARAY LB, GIBBS JP, HAVILL N, FRITTS TH, POWELL JR, CACCONE A. (2004) Giant tortoises are not so slow : Rapid diversification and biogeographic consensus in the Galápagos. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**(17), 6514-6519.
- BEHNKE JM, BAJER A, SINSKI E, WAKELIN D. (2002) Interactions involving intestinal nematodes of rodents : experimental and fields studies. *Parasitology*, **122**, 39-49.

- BELLOWS, TS. (1981). The descriptive properties of some models for density dependence. *Journal of Animal Ecology*, **50**, 139-156.
- BENSTED-SMITH R, BUSTAMANTE R, GARDENER M, HERNANDEZ J, SNELL H, TYE A. (2000) *1999 Annual Report*. Quito : Charles Darwin Foundation, 86p.
- BLACK JM, CORNLEY SMITH G. (1984) Chapter 18 The Path of Conservation. *In : Galápagos*. Oxford : Pergamon Press Ltd, 265-275.
- BLISS CI, FISHER RA. (1953) Fitting the negative binomial distribution to biological data. *Biometrics*, **9**, 176-200.
- BOUAMER S, MORAND S. (2006) Nematodes parasites of *Testudinidae* (*Chelonia*) : List of species and biogeographical distribution. *Annales Zoologici*, **56**(2), 225-240.
- BOURDEAU P. (1989) Pathologies des tortues. Affections cutanées et digestives. *Le Point Vétérinaire*, **20**, 19-32.
- BOUSSARIE D. (1992) La pathologie digestive des tortues, Première partie. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **63**, 11-15.
- BRYAN RP, KERR JD. (1989) The relation between the natural worm burden of steers and the faecal egg count differentiated to species. *Veterinary Parasitology*, **30**, 327-334.
- BURSEY CR, FLANAGAN JR. (2002) *Atractis marquezii* n. sp. (Nematoda : *Atractidae*) and a revision of *Atractis* Dujardin, 1815, sensu Baker, 1987. *Journal of Parasitology*, **88**(2), 320-324.
- BUTLER D. (1996) Galápagos tortoise disease “contained”. *Science*, **38**(6598), 290.
- CACCONI A, GENTILE G, GIBBS JP, FRITTS TH, SNELL HL, BETTS J, POWELL JR. (2005) Phylogeography and History of Giant Galápagos Tortoises. *Evolution*, **56**(10), 2052-2066.
- CACCONI A, GIBBS JP, KETMAIER V, SUATONI E, POWELL JR. (1999) Origin and evolutionary relationships of giant Galápagos tortoises. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**(23), 13223-13228.
- CAMPBELL K, DONLAN CJ, CRUZ F, CARRION V. (2004) Eradication of feral goats *Capra hircus* from Pinta Island, Galápagos, Ecuador. *Oryx*, **38**, 328–333.
- CAYOT (1985) *Giant tortoises in the Galápagos islands*. Charles Darwin Foundation Committee Report. Manuscrit, 14p.
- CIOFI C, WILSON GA, BEHEREGARAY LB, MARQUEZ C, GIBBS JP, TAPAI W, SNELL HL, CACCONI A, POWELL JR. (2006) Phylogeographic history and gene flow among giant Galápagos tortoises on southern Isabela island. *Genetics*, **172**, 1727-1744.
- CLEAVELAND S, HESS GR, DOBSON AP, LAURENSEN MK, MCCALLUM HI, ROBERTS MG, WOODROFFE R. (2002) The role of pathogens in biological conservation. *In : HUDSON PJ, RIZZOLI A, GRENFELL BT, HEESTERBEEK H, DOBSON AP, editors. The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford : Oxford University Press, 139-149.

- COMBES C. (1995) *Interaction durable. Ecologie et évolution du parasitisme*. Paris : Dunod, 518p.
- CROFTON HD. (1971) A model of host-parasite relationships. *Parasitology*, **63**, 343-364.
- CRUZ F, DONLAN CJ, CAMPBELL K, CARRION V. (2005) Conservation action in the Galápagos : feral pig (*Sus scrofa*) eradication from Santiago Island. *Biological Conservation*, **121**, 473-478.
- CUNNINGHAM AA. (1995) Disease risks of wildlife translocations. *Conservation Biology*, **10**(2), 349-353.
- DARWIN C. (1859) *L'Origine des espèces*. Manchecourt : GF Flammarion, 604p.
- DASZAK P, CUNNINGHAM AA, HYATT AD. (2000) Emerging infectious diseases of wildlife – threats to biodiversity and human health. *Science*, **287**, 443-448.
- DE VRIES T. (1984) Chapter 10 The Giant Tortoises : A Natural History Disturbed by Man, *In : Galápagos*. Oxford : Pergamon Press Ltd, 145-156.
- DOBSON AP, HUDSON PJ. (1992) Regulation and stability of a free-living host parasite system – *Trichostrongylus tenuis* in Red Grouse. II : Population models. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 487-498.
- DOBSON AP, PACALA SV. (1992a) The parasites of Anolis lizards in the northern Lesser Antilles. II. The structure of the parasite community. *Oecologia*, **91**, 118-125.
- DOBSON AP, PACALA SV, ROUGHGARDEN JD, CARPER ER, HARRIS EA. (1992b) The parasites of Anolis lizards in the northern Lesser Antilles. I. Patterns of distribution and abundance. *Oecologia*, **91**, 110-117.
- DUNN KP, SMYTH GK. (1996) Randomized quantile residuals. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, **5**, 1-10.
- DYBDAHL MF, STORFER A. (2003) Parasite local adaptation : red queen versus suicide king. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**(10), 523-530.
- EFRON B, TIBSHIRANI R. (1993) *An Introduction to the Bootstrap*. New York : Chapman and Hall, 436p.
- ERNST CH, BARBOUR RW. (1989) *Turtles of the World*. Washington : Smithsonian Institution Press, 290p.
- FRANKHAM R. (1998) Inbreeding and extinction : Island populations. *Conservation Biology*, **12**, 665-675.
- GREGORY RD, WOOLHOUSE MEJ. (1993) Quantification of parasite aggregation : A simulation study. *Acta Tropica*, **54**(2), 131-139.

- GRENIER C. (2000) *Conservation contre nature. Les îles Galápagos*. Paris : IRD éditions, 380p.
- GUERIN N (2005) *Etude de l'effet des helminthes intestinaux sur la digestibilité chez la tortue d'Hermann (Testudo hermanni hermanni)*. Thèse de Médecine Vétérinaire, Lyon, 2005, n°1, 136p.
- GULLAND FMD. (1992) The role of nematode parasites in soay sheep (*Ovis aries*) mortality during a population crash. *Parasitology*, **105**, 493-502.
- GUO J. (2006) The Galápagos Islands Kiss Their Goat Problem Goodbye. *Science*, **313**, 1567.
- HUDSON PJ, DOBSON AP, NEWBORN D. (1998) Prevention of population cycles by parasite removal. *Science*, **282**, 2256-2258.
- IHAKA R, GENTLEMAN R, The R Development Core Team. (2005) *The R project for statistical computing* (Version 2.1.1). Auckland : Statistics Department of the University of Auckland.
- Integrated Taxonomic Information System. *Integrated Taxonomic Information System on-line database*, Mise à jour le 19 Novembre 2006 [www.itis.gov], (consulté le 22 Novembre 2006).
- IUCN. *2006 IUCN Red List of Threatened Species* [en-ligne], Mise à jour le 3 Novembre 2006 [www.iucnredlist.org], (consulté le 19 Novembre 2006).
- JACKSON MH. (1999) *Galapagos : A Natural History*. 2nd edition. Alberta : University of Calgary Press, 335p.
- KELLER LF, ARCESE P, SMITH JNM, HOCHACHKA WM, STEARNS SC. (1994) Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature*, **372**, 356-357.
- KEYMER IF. (1978) Diseases of Chelonians : (1) Necropsy survey of tortoises. *Veterinary Record*, **103**, 548-552.
- KEYMER AE. (1982) Density-dependent mechanisms in the regulation of intestinal helminth population. *Parasitology*, **84**, 573-584.
- LAFFERTY KD, DOBSON AP, KURIS AM. (2006) Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 11211-11216.
- LEGAY JM. (2001) Quel destin pour les Galápagos. *Natures, Sciences, Sociétés*, **9**(2), 60.
- LOPEZ-OLVERA JR, MONTANE J, IGNASI MARCO I, MARTINEZ-SILVESTRE A, SOLER J, LAVIN S. (2003) Effect of venipuncture site on hematologic and serum biochemical parameters in marginated tortoise (*Testudo Marginata*). *Journal of Wildlife Diseases*, **39**(4), 830-836.
- LYLES AM, DOBSON AP. (1993) Infectious disease and intensive management : population dynamics, threatened hosts and their parasites. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, **24**, 315-326.
- MAFF (1986) *Manual of Veterinary Parasitological Techniques, Reference Book 418*. 3rd ed. London : HMSO, 160p.

- MANNE LL, BROOKS TM, PIMM SL. (1999) Relative risk of extinction of passerine birds on continents and islands. *Nature*, **399**, 258–261.
- MARQUEZ C, WIEDENFELD D, SNELL H, FRITTS T, MAC FARLAND C, TAPIA S. (2004) Population status of giant land tortoises (*Geochelone* spp) from the Galápagos islands. *Ecologia Aplicada*, **3**(1,2), 98-110.
- MARTINS TLF, BROOKE ML, HILTON GM, FARNSWORTH S, GOULD J, PAIN DJ. (2006) Costing eradications of alien mammals from islands. *Animal Conservation*, **9**, 439-444.
- MATHEWS F, MORO D, STRACHAN R, GELLING M, BULLER N. (2006) Health surveillance in wildlife reintroductions. *Biological Conservation*, **131**, 338-447.
- MAY RM, ANDERSON RM. (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 249-267.
- MCCALLUM HI, DOBSON AP. (1995) Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**(5), 190-194.
- MC FARLAND CG, VILLA J, TORO B. (1974) The Galápagos giant tortoises (*Geochelone Elephantopus*). I. Status of the surviving populations. *Biological Conservation*, **6**(2), 118-133.
- MES THM. (2003) Technical variability and required sample size of helminth egg isolation procedures. *Veterinary Parasitology*, **115**(4), 311-320.
- MOCHIZUKI R, ENDOH D, ONUMA M, FUKUMOTO SI. (2006) PCR-based species-specific amplification of ITS of *Mecistocirrus digitatus* and its application in identification of GI nematode eggs in bovine faeces. *Journal of Veterinary Medical Science*, **68**(4), 345-351.
- MORGAN ER, CAVILL L, CURRY GE, WOOD RM, MITCHELL ESE. (2005) Effects of aggregation and sample size on composite faecal egg counts in sheep. *Veterinary Parasitology*, **131**, 79-87.
- MOUGEOT F, REDPATH SM, LECKIE F, HUDSON PJ. (2003) The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. *Nature*, **421**, 737-739.
- MURRAY DL, CARY JR, LLOYD BK. (1997) Interactive effects of sublethal nematodes and nutritional status on snowshoe hare vulnerability to predation. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 250-264.
- NEWY S, SHAW DJ, KIRBY A, MONTIETH P, HUDSON PJ, THIRGOOD SJ. (2005) Prevalence, intensity and aggregation of intestinal parasites in mountain hares and their potential impact on population dynamics. *International Journal for Parasitology*, **35**, 367-373.
- NOBLE ER, NOBLE GA. (1989) *Parasitology : The Biology of Animal Parasites*. 6th edition. Philadelphia : Lea and Febiger, 584p.
- PACALA SW, DOBSON AR. (1988) The relation between the number of parasite host and host age-population dynamic causes and maximum-likelihood estimation. *Parasitology*, **96**, 197-210.

- PETTER AJ. (1966) *Equilibre des espèces dans les populations de nématodes parasites du colon des tortues terrestres*. Mémoire du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, Nouvelle série A, Zoologie, **39**, 252p.
- POULIN R. (1996) Sexual inequalities in helminth infections : a cost of being a male? *The American Naturalist*, **147**(2), 287-295.
- POWELL J, CACCONE A. (2006) Giant tortoises. *Current Biology*, **16**(5), 144-145.
- PRICE PW. (1980) *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton : Princeton University Press, 256p.
- PRITCHARD PCH. (1996) The Galápagos tortoises. Nomenclatural and survival Status. *Chelonian Research Monographs*, **1**, 1-85.
- REICZIGEL J. (2003) Confidence intervals for the binomial parameter : some new considerations. *Statistics in Medicine*, **22**, 611-621.
- REICZIGEL J, ROZSA L. (2005) *Quantitative Parasitology 3.0* (Version 2.0). Budapest. Distribué par les auteurs.
- RIDEOUT BA, MONTALI RJ, PHILLIPS LG, GARDINIER CH. (1987) Mortality of captive tortoises due to viviparous nematodes of the genus *protractis*. *Journal of Wildlife Diseases*, **23**(1), 103-108.
- ROZSA L, REISZIGEL J, MAJOROS G. (2000) Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, **86**, 228-232.
- RUSSELLO MA, GLABERMAN S, GIBBS JP, MARQUEZ C, POWELL JR, CACCONE A. (2005) A cryptic taxon of Galápagos tortoise in conservation peril. *Biology Letters*, **1**(3), 287-290.
- SCHRAMM BG, CASARES M, LANCE VA. (1999) Steroid levels and reproductive cycle of the Galápagos tortoise, *Geochelone nigra*, living under seminatural conditions on Santa Cruz Island (Galápagos). *General and Comparative Endocrinology*, **114**(1), 108-120.
- SCOTT ME. (1987) Temporal changes in aggregation : a laboratory study. *Parasitology*, **94**, 583-595.
- SHAW DJ, DOBSON AP. (1995) Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations : a quantitative review. *Parasitology*, **111**, 111-133.
- SHAW DJ, GRENFELL BT, DOBSON AP. (1998) Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology*, **117**, 597-610.
- SINKIN T. (1984) Chapter 2 Geology of Galápagos Islands. *In : Galápagos*. Oxford : Pergamon Press Ltd, 15-41.
- SMITH FDM, MAY RM, PELLEW R, JOHNSON TH, WALTER KR. (1993) How much do we know about the current extinction rate ? *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 375-378.

- SOL D, JOVANI R, TORRES J. (2003) Parasite mediated mortality and host immune response explain age-related differences in blood parasitism in birds. *Oecologia*, **135**, 542-547.
- STEAR MJ, BAIRDEN K, DUNCAN JL, GETTINBY G, MC KELLAR QA, MURRAY M, WALLACE DS. (1995a) The distribution of faecal nematode egg counts in Scottish Blackface lambs following natural, predominantly *Ostertagia circumcincta* infection. *Parasitology*, **110**, 573-581.
- STEAR MJ, BISHOP SC, DUNCAN JL, MC KELLAR QA, MURRAY M. (1995b) The repeatability of faecal egg counts, and plasma pepsinogen concentrations during deliberate infections with *Ostertagia circumcincta*. *International Journal for Parasitology*, **25**(3), 375-380.
- TELFORD SRJ. (1974) Parasitic diseases of Reptiles. *Journal of American Veterinary Medicine Association*, **159**(11), 1644-1652.
- TEYSSÉDRE A. (2005) Vers une sixième grande crise d'extinctions ? In : BARBAULT R, CHEVASSUS-SUR-LOUIS, TEYSSÉDRE A, editors. *Biodiversité et changements globaux Enjeux de société et défis pour la recherche*. France : adpf Ministère des Affaires étrangères, 24-49.
- TOFT CA, KARTER AJ. (1990) Parasite-host coevolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**(10), 326-329.
- TOMPKINS DM, BEGON M. (1999) Parasites can regulate wildlife populations. *Parasitology Today*, **15**(8), 311-312.
- TOMPKINS DM, DOBSON AP, ARNEBERG P, BEGON ME, CATTADORI IM, GREENMAN JV, HEESTERBEEK JAP, HUDSON PJ, NEWBORN D, PUGLIESE A, RIZZOLI AP, ROSA R, ROSSO F, WILSON K. (2002) The role of pathogens in biological conservation. In : HUDSON PJ, RIZZOLI A, GRENFELL BT, HEESTERBEEK H, DOBSON AP, editors. *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford : Oxford University Press, 139-149.
- TOMPKINS DM, GREENMAN JV, HUDSON PJ. (2001) Differential impact of a shared nematode parasite on two gamebird hosts : implications for apparent competition. *Parasitology*, **122**, 187-193.
- TRAVERSA D, CAPELLI G, IORIO R, BOUAMER S, CAMELI A, GIANGASPERO A. (2005) Epidemiology and biology of nematodofauna affecting *Testudo hermanni*, *Testudo graeca* and *Testudo marginata* in Italy. *Parasitology research*, **98**(1), 14-20.
- WHITE WM, MCBIRNEY AR, DUNCAN RA. (1993) Petrology and geochemistry of the Galápagos Islands : portrait of a pathological mantle plume. *Journal of Geophysical Research*, **98**, 19533-19563.
- WHITEMAN NK, MATSON KD, BOLLMER JL, PARKER PG. (2006) Disease ecology in the Galápagos hawk (*Buteo galapagoensis*) : host genetic diversity, parasite load and natural antibodies. *Proceeding of the royal society B*, **273**, 797-804.
- WIKELSKI M, FOUFOPOULOS J, VARGAS H, SNELL H. (2004) Galápagos Birds and Diseases : Invasive Pathogens as Threats for Island Species. *Ecology and Society*, **9**(1), 5.

WILSON K, GRENFELL BT. (1997) Generalized linear modelling for parasitologists. *Parasitology Today*, **13**(1), 33-38.

WILSON K, GRENFELL BT, SHAW DJ. (1996) Analysis of aggregated parasite distributions : a comparison of methods. *Functionnal Ecology*, **10**(5), 592-601.

WIMMER B, CRAIG BH, PILKINGTON JG, PEMBERTON JM. (2003) Non-invasive assessment of parasitic nematode species diversity in wild soay sheep using molecular markers. *International Journal for Parasitology*, **34**(5), 625-631.

ZARLENGA DS, BARRY CHUTE M, GASBARRE LC, BOYD PC. (2001) A multiplex PCR assay for differentiating economically important gastrointestinal nematodes of cattle. *Veterinary Parasitology*, **97**(3), 199-209.