



PRÉVALENCE ET PATRON DE TRANSMISSION DE LA MALARIA AVIAIRE CHEZ  
L'HIRONDELLE BICOLORE (*TACHYGINETA BICOLOR*)

par

Audrey Turcotte

mémoire présenté au Département de biologie en vue  
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, juillet 2017

Le 10 juillet 2017

*le jury a accepté le mémoire de Madame Audrey Turcotte  
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Dany Garant  
Directeur de recherche  
Département de Biologie

Professeur Marc Bélisle  
Évaluateur interne  
Département de Biologie

Professeure Fanie Pelletier  
Présidente-rapporteur  
Département de Biologie



## SOMMAIRE

La prévalence des parasites vectoriels peut être modulée par de nombreuses caractéristiques de l'environnement. De plus, les impacts négatifs de ces parasites sur les communautés animales peuvent être amplifiés par des perturbations environnementales qui sont, souvent, d'origine anthropique. À ce jour, les connaissances disponibles du rôle des perturbations anthropiques dans la distribution spatiale des parasites sont limitées. Dans ce contexte, ce projet tente d'évaluer le rôle de diverses variables environnementales, dont les conditions climatiques, la densité et la diversité des hôtes et les caractéristiques du paysage, dans la dynamique de la malaria aviaire (*Plasmodium* spp., *Haemoproteus* spp. et *Leucocytozoon* spp.) chez une population d'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) en déclin, nichant dans un paysage agricole.

Une faible prévalence et une diversité parasitaire modérée ont été identifiées chez les adultes et les oisillons confirmant qu'une transmission parasitaire peut se produire durant la période de reproduction et ce, même à des latitudes aussi nordiques. Certaines variables environnementales, dont la proportion de zones anthropiques, de cultures extensives et de zones forestières, ainsi que la fluctuation journalière moyenne de la température, semblent être impliquées dans l'hétérogénéité spatiale de la prévalence de la malaria aviaire, et ce, différemment selon le genre parasitaire analysé. Chez les oisillons, les précipitations et l'identité du nichoir s'avèrent être les seules variables associées à la probabilité d'infection, suggérant l'implication de l'environnement à fine échelle. De plus, la variation interannuelle du statut d'infection pour certains individus semble montrer leur capacité à contrôler l'infection parasitaire.

Cette étude suggère que les perturbations anthropiques du paysage peuvent moduler la distribution spatiale de la malaria aviaire chez l'Hirondelle bicolore. De plus, cette étude est une des seules en région tempérée qui a déterminé que des facteurs environnementaux puissent être à l'origine de l'hétérogénéité spatiale de la prévalence de ce parasite sanguin. Ces résultats serviront donc de comparaison pour les futures études de la malaria aviaire réalisées dans des milieux anthropisés et tempérés.

**Mots clés :** Amérique du Nord, Hétérogénéité spatiale, Hirondelle bicolore, Malaria aviaire, Perturbations anthropiques, Variables environnementales.

## REMERCIEMENTS

Je voudrais tout d'abord remercier mon directeur de recherche, Dany Garant, pour sa grande confiance, son support et surtout, son efficacité inégalée au cours des dernières années. Merci aux membres de mon comité de conseillers, Fanie Pelletier et Marc Bélisle, pour leurs idées et conseils d'une grande pertinence et pour leur apport significatif au Projet Hirondelle. Merci au Centre de la Science de la Biodiversité du Québec et au programme de valorisation des travaux étudiants de l'Université de Sherbrooke pour leur soutien financier qui m'a permis de vivre une expérience de congrès international et de partager mon projet à la communauté scientifique. Ce projet à long terme n'aurait pas vu le jour sans l'implication de 41 fermiers qui ont donné généreusement accès à leurs terres depuis 2004. De plus, les données récoltées et utilisées dans le cadre de ce projet proviennent du travail dévoué de nombreux étudiants gradués et stagiaires de terrain, sans qui les nombreuses heures passées sur le terrain n'auraient pas été aussi agréables. Un immense merci à mes collègues de bureau et amis, Philippine, Etienne, Pascal et Audrey pour les nombreuses discussions pertinentes, autant au niveau scientifique que personnelle, et pour l'implantation des vendredis de la bière qui ont été essentiels pour le maintien d'une belle équipe unie. Je voudrais remercier plus particulièrement, Audrey, qui a investi un temps précieux pour répondre à mes nombreuses questions et inquiétudes, et ce, depuis mes premiers jours dans le laboratoire. Sans toi, je ne serais pas la scientifique appliquée et passionnée que je suis aujourd'hui. Merci à Hélène, Chloé et Nicolas, partenaires hors pair de laboratoire, avec qui les journées de manipulations n'auraient pas été aussi drôles et divertissantes. Je tiens à remercier du fond du cœur ma famille qui m'a toujours encouragée à poursuivre mes passions et plus particulièrement mon copain, Laurent, dont son soutien et ses encouragements furent d'une valeur inestimable au cours de ma maîtrise. Finalement, la réalisation de ce projet ne serait pas possible sans l'aide financière du Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada et aux Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies.

## TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE .....	I
REMERCIEMENTS .....	III
TABLE DES MATIÈRES .....	IV
LISTE DES TABLEAUX.....	VII
LISTE DES FIGURES.....	IX
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
1.1 Importance de l'environnement dans la dynamique des parasites vectoriels .....	3
1.1.1 Conditions climatiques .....	3
1.1.2 Densité et diversité des hôtes .....	5
1.1.3 Caractéristiques du paysage .....	6
1.2 Implication de la période de transmission sur l'hétérogénéité spatiale .....	10
1.3 Malaria aviaire .....	11
1.3.1 Description générale.....	11
1.3.2 Cycle de vie.....	11
1.4 Compromis lié aux ressources : effets néfastes de la malaria aviaire en milieux naturels.....	17
1.5 Interactions entre le parasitisme et divers agents stressants : le cas de l'intensification agricole.....	18
1.6 Objectifs de recherche .....	20
1.7 Le modèle d'étude : l'Hirondelle bicolore.....	21
1.7.1 Description générale.....	21
1.7.2 La malaria aviaire chez l'Hirondelle bicolore.....	22



1.8. Hypothèses et prédictions .....	22
<b>CHAPITRE 2 PRÉVALENCE ET PATRON DE TRANSMISSION DE LA MALARIA</b>	
<b>AVIAIRE CHEZ L’HIRONDELLE BICOLORE .....</b>	<b>24</b>
2.1 Introduction de l’article.....	24
2.2 Abstract .....	25
2.3 Introduction.....	26
2.4 Methods.....	28
2.4.1 Study system and bird sampling.....	28
2.4.2 Molecular analyses .....	30
2.4.3 Sequencing and identification of lineages .....	31
2.4.4 Landscape characterization.....	32
2.4.5 Climatic variables .....	32
2.4.6 Bird population density and diversity index.....	33
2.4.7 Statistical analyses .....	33
2.5 Results.....	34
2.5.1 Prevalence and lineage diversity .....	34
2.5.2 Environmental effects.....	38
2.5.3 Variation in infection status over time.....	38
2.6 Discussion.....	41
2.6.1 Parasite prevalence .....	42
2.6.2 Parasite diversity.....	43
2.6.3 Environmental effects.....	44
2.6.4 Variation in infection status over time.....	46
2.6.5 Conclusion .....	47
2.7 Acknowledgements.....	48
2.8. Financial support.....	48
2.9 References .....	49
2.10 Supplementary material .....	65

CHAPITRE 3 DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION .....	76
3.1 Retour sur les objectifs .....	76
3.1.1 Prévalence et diversité parasitaire .....	76
3.1.2 Effets des variables environnementales .....	78
3.1.3 Variation interannuelle du statut d'infection.....	79
3.2 Limitations du projet et perspectives futures .....	80
3.3 Conclusion .....	84
BIBLIOGRAPHIE .....	85

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Table 2.1</b>	Summary of individuals analysed and infected by avian malaria in breeding Tree swallows ( <i>Tachycineta bicolor</i> ) sampled in southern Québec, Canada. Adults were sampled from 2012 to 2015 and nestlings in 2015 only. Prevalence corresponds to the overall proportion of infected individuals. ....35
<b>Table 2.2</b>	Summary of malaria parasite lineages detected in adult Tree swallows ( <i>Tachycineta bicolor</i> ) from 2012 to 2015 and in nestlings for 2015. ....36
<b>Table 2.3</b>	Number of individuals for each type of mixed infections of avian malaria detected in adult Tree swallows ( <i>Tachycineta bicolor</i> ) from 2012 to 2015 and nestlings from 2015.....37
<b>Table S2.1</b>	Pre-established list used during the point counts conducted on each farm during the breeding season of 2004 for the estimation of bird abundance and their species richness and diversity. ....65
<b>Table S2.2</b>	Description of environmental variables included in the initial adult models before standardization. ....66
<b>Table S2.3</b>	Description of environmental variables included in the initial nestling models before standardization. ....66
<b>Table S2.4</b>	Pearson (upper panel) and Spearman (lower panel) correlations between environmental characteristics used in adult models before variable selection following collinearity tests. Coefficients > 0.8 are in bold. ....67
<b>Table S2.5</b>	Pearson (upper panel) and Spearman (lower panel) correlations between environmental characteristics used in nestling models before variables selection following collinearity tests. Coefficients > 0.8 are in bold. ....69
<b>Table S2.6</b>	Full linear models of environmental factors effects on infection status of Tree swallow adults. All explanatory variables were standardized. Bold variables were included in the final models. No random variable was significant in these models. ....71
<b>Table S2.7</b>	Full linear mixed models of environmental factors effects on infection status of Tree swallow nestlings. Identity of nest-box was included as a random effect. All explanatory variables were standardized. Bold variables were included in the final models.....72

<b>Table S2.8</b>	Summary of surveys in North America which avian malaria prevalence data are available for Tree swallow populations. ....	73
<b>Table S2.9</b>	Summary of anterior localizations and taxonomic order hosts (Number of avian family) found in MalAvi database for <i>Plasmodium</i> and <i>Leucocytozoon</i> lineages detected in this study. ....	74

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1** Description générale du cycle de vie de la malaria aviaire: 1) Libération des sporozoïtes dans les tissus de l'hôte lors du repas sanguin d'un vecteur. 2) Développement de mérozoïtes (schizogonie) dans divers tissus et organes (p.ex. foie). 3) Évasion des mérozoïtes dans le système sanguin de l'hôte. 4) Infection d'un érythrocyte suite à la pénétration d'un mérozoïte. 5) Formation des gamétocytes immatures mâles et femelles à l'intérieur des érythrocytes, stade transmissible aux vecteurs. 6) Formation des gamètes mâles et femelles à partir des gamétocytes précédemment sortis des érythrocytes dans l'intestin moyen du vecteur 7) Conjugaison des gamètes pour la formation d'un ookinète mobile. 8) Maturation de l'ookinète en oocyste suite à son encapsulation dans l'épithélium de l'intestin moyen. 9) Rupture de l'oocyste. 10) Invasion des glandes salivaires du vecteur par les sporozoïtes. Les flèches en pointillées représente la schizogonie érythrocytaire qu'on retrouve seulement chez le genre parasite *Plasmodium*.  
..... 14
- Figure 1.2** Illustrations de certaines pathologies associées à la malaria aviaire. A) Photographie d'une section d'un muscle pectoral provenant d'une dinde domestique infecté expérimentalement par *Haemoproteus meleagridis*. On peut y apercevoir des zones calcifiées (pointe de flèche) et des zones d'hémorragie (flèche) associées au développement extra-érythrocytaire. B) Présentation d'un foie (coin gauche inférieur) et d'une rate (coin gauche supérieur) d'un canari infecté à la suite d'une transmission parasitaire expérimentale de *Plasmodium relictum*. Ces deux organes sont comparés à ceux d'un individu contrôle (à droite). Un élargissement des tissus, un dépôt de pigments associés à l'infection parasitaire et plusieurs zones de nécroses sont observables sur le foie et la rate provenant des individus infectés. Ces deux illustrations proviennent de Atkinson et al. (2009).  
..... 16
- Figure 2.1** Map of the 40 farms (black circle and triangle) used to sample Tree swallows in southern Québec, Canada. Land cover types are based on a mosaic of classified Landsat-TM satellite images (Canadian Wildlife Service 2004) and include forest cover (dark gray), and intensive cultures (white). Water bodies are shown in light gray. Coordinates are in decimal degrees. This map was created with QGIS 2.0 (QGIS Team Development, 2016).  
..... 30
- Figure 2.2** Annual count of each avian malaria genus detected in Tree swallow adults (2012 to 2015) and nestlings (J2015) in southern Québec, Canada.  
..... 37

- Figure 2.3** Relationship between the probability of infection (black dots represent mean  $\pm$  standard error) by *Plasmodium* and/or *Leucocytozoon* and A) Mean of daily temperature variation, B) Percentage of anthropic areas within 500m, C) Percentage of extensive cultures within 500m, and D) Percentage of forested areas within 500m in adult Tree swallows, southern Québec, Canada, 2012-2015. Gray areas depict the 95% confidence intervals of predictions. All variables were standardized. Final model  $R^2 = 0.05$  ..... 39
- Figure 2.4** Relationship between the probability of infection (black dots represent mean  $\pm$  standard error) by *Plasmodium* (final model  $R^2 = 0.01$ , A; dashed line) or *Leucocytozoon* (final model  $R^2 = 0.09$ , B-D; solid line) and standardized environmental variables: A) Percentage of anthropic areas within 500m, B) Mean of daily temperature variation, C) Percentage of extensive cultures within 500m, and D) Percentage of forested areas within 500m in adult Tree swallows, southern Québec, Canada, 2012-2015. Gray areas depict the 95% confidence intervals of predictions. .... 40
- Figure 2.5** Relationship between the probability of infection (black dots represent mean  $\pm$  standard error) by *Plasmodium* and/or *Leucocytozoon* and the standardized mean amount of precipitation (mm) in nestling Tree swallows, southern Québec, Canada, 2015. Gray areas depict the 95% confidence intervals of predictions. Final model marginal  $R^2 = 0.10$ . .... 41

# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'étude de la dynamique des populations tente de définir les mécanismes impliqués dans la variation spatiale et temporelle en effectifs des populations (Turchin, 2003). Ces mécanismes généralement engendrés par des agents limitants naturels comme la prédation, la compétition et le parasitisme (Moss et al., 1982) vont entraîner la fluctuation de la taille d'une population via plusieurs composantes démographiques, dont la natalité, la mortalité et les mouvements de dispersion (Goater et al., 2014; Moss et al., 1982; Murdoch, 1994). En effet, le parasitisme, est un agent stressant important en milieu naturel impliqué dans le maintien de systèmes écologiques (Minchella et Scott, 1991; Price et al., 1986).

Plus spécifiquement, le parasitisme, correspondant généralement à une association trophique obligatoire (Atkinson et al., 2009; Goater et al., 2014), se traduit par une augmentation de la valeur adaptative du parasite au détriment de l'hôte qui peut subir une altération de son développement et de l'efficacité de son métabolisme, tout en affectant indirectement son succès reproducteur et sa capacité de compétitionner pour les ressources (Atkinson et al., 2009; Holmstrup et al., 2010; Little et al., 2010). Parmi les variables utilisées lors de l'étude du parasitisme au niveau populationnel, on y retrouve la prévalence, soit la proportion d'individus parasités sur l'ensemble de la population étudiée au moment précis de l'échantillonnage (Atkinson et al., 2009; Margolis et al., 1982). La prévalence peut représenter une variable proximale de la pression parasitaire exercée sur la population (Gregory et Blackburn, 1991) et de l'intensité de la transmission parasitaire (Szöllösi et al., 2011). Ainsi, l'implication du parasitisme dans la structure des populations animales a attiré l'attention de nombreux scientifiques qui tentent de mieux comprendre divers processus écologiques, évolutifs et comportementaux (Jog et Watve, 2005; Minchella et Scott, 1991; Price et al., 1986; Sheldon et Verhulst, 1996). C'est le cas de la malaria aviaire, un parasite sanguin vectoriel, dont la transmission est effectuée par un organisme vivant (par exemple, un diptère chez

la malaria aviaire) qui est responsable du transport des pathogènes d'un hôte à l'autre (Valkiūnas, 2005). Ce parasite est utilisé comme système modèle pour l'étude de diverses théories évolutives liées au parasitisme et pour l'approfondissement des connaissances biologiques associées aux les relations hôte-vecteur-parasite (Atkinson et al., 2009; Marzal, 2012; Valkiūnas, 2005)

Au cours des derniers siècles, les milieux naturels ont été drastiquement modifiés par les interventions humaines (Chasar et al., 2009; Patz et al., 2000). De plus, cette anthropisation se fait à une vitesse grandissante depuis les dernières décennies (Sehgal, 2015). Ces modifications anthropiques peuvent affecter de nombreuses espèces animales (Patz et al., 2000; Sehgal, 2015) et ce, de manière significative chez les populations en déclin, notamment via leurs possibles interactions synergiques avec les communautés parasitaires (Clinchy et al., 2004; Dunn et al., 2013, 2014; Lafferty et Kuris, 1999). Ainsi, étant donné l'effet probable de l'hétérogénéité de l'environnement sur la structure spatiale des communautés de parasites vectoriels (Galardo et al., 2009; Isaksson et al., 2013; Okanga et al., 2013; Zhao et al., 2014), il est impératif d'identifier quelles variables environnementales, dont les modifications anthropiques, sont impliquées dans la dynamique des infections parasitaires chez les populations d'hôtes en déclin.

C'est dans la perspective de mieux comprendre l'implication de la malaria aviaire sur le déclin de populations aviaires que ce projet de recherche a été réalisé. Plus spécifiquement, cette étude porte sur l'identification de variables environnementales impliquées dans la distribution spatiale de la malaria aviaire chez une population en déclin d'Hirondelle bicolor (*Tachycineta bicolor*). Cette étude, effectuée sur une grande échelle temporelle et spatiale, a permis de quantifier la prévalence et la diversité de ce parasite et de mieux comprendre sa dynamique d'infection par l'identification des zones à risque. Dans ce premier chapitre, un aperçu global de l'implication de l'environnement dans les relations hôtes-parasites et une description exhaustive de la malaria aviaire ont été effectués. Ceci est suivi d'une description du rôle des modifications anthropiques, comme l'intensification agricole, sur le déclin des populations aviaires, dont celui de l'Hirondelle bicolor, via de possibles interactions synergiques.



## **1.1 Importance de l'environnement dans la dynamique des parasites vectoriels**

La distribution géographique des parasites, particulièrement ceux transmis par l'intermédiaire d'un vecteur, peut être grandement dépendante de certaines caractéristiques de l'environnement souvent hétérogènes dans le paysage (Byers et al., 2008; Galardo et al., 2009; Isaksson et al., 2013; Okanga et al., 2013; Sérandour et al., 2007; Zhao et al., 2014). En effet, la répartition spatiale de ces parasites peut refléter l'abondance de leurs vecteurs, étant donné leur rôle essentiel dans la transmission parasitaire (Ellis et al., 2015; Grillo et al., 2012; Hellgren, 2005; Loiseau et al., 2010; Wilkinson et al., 2016). Les conditions climatiques, la densité et la diversité des hôtes et les caractéristiques du paysage affecteront le développement et le niveau d'activité des vecteurs, modulant ainsi leur abondance (Guthmann et al., 2002; Merino et al., 2008; Murphy, 2003; Okanga et al., 2013; Reiskind et al., 2017). Donc, l'identification du rôle des facteurs environnementaux dans la transmission parasitaire est primordiale pour comprendre la dynamique des populations de pathogènes, de leurs vecteurs et des possibles conséquences associées à cette relation hôte-vecteur-parasite (Gonzalez-Quevedo et al., 2014; Lachish et al., 2011).

### *1.1.1 Conditions climatiques*

Les conditions climatiques, dont la température et les précipitations, ont précédemment été identifiées comme des déterminants majeurs de la dynamique et la distribution des parasites vectoriels (Colinet et al., 2015; Garamszegi, 2011; LaPointe et al., 2012; Paaijmans et al., 2009, 2010). En effet, le développement des vecteurs et des parasites est très sensible aux facteurs climatiques qui génèrent des microhabitats nécessaires à leur reproduction (Garamszegi, 2011; Lachish et al., 2011). Des études précédentes ont identifié une relation positive entre la température et la prévalence de parasites vectoriels, et ce, dans divers types d'aires biogéographiques (Garamszegi, 2011; Gonzalez-Quevedo et al., 2014; Møller, 2010; Oakgrove et al., 2014; Paaijmans et al., 2009; Santiago-Alarcon et al., 2012). La température va influencer plusieurs étapes importantes du cycle de vie des vecteurs et des parasites (Parham et Michael, 2010; Zhao et

al., 2014) pouvant entraîner des changements majeurs dans leur abondance respective et le taux de transmission (Blanford et al., 2013; Minakawa et al., 2002; Sérandour et al., 2007). Plus précisément, le développement des vecteurs et des parasites durant le cycle vectoriel est généralement accéléré lorsque les températures sont plus élevées (Møller, 2010; Paaijmans et al., 2009). Ainsi, des températures chaudes engendrent une augmentation du nombre total de générations de vecteurs qui pourront contribuer à la transmission parasitaire (Møller, 2010; Paaijmans et al., 2009). De plus, l'accélération de la vitesse de digestion des vecteurs à de chaudes températures réduit leurs cycles gonotrophiques, correspondant à la période de temps entre deux repas sanguins, ce qui permet des contacts plus fréquents entre le vecteur et l'hôte (Detinova, 1962; Yé et al., 2007). À l'opposé, de faibles températures peuvent mener à un ralentissement du développement parasitaire chez le vecteur (LaPointe et al., 2010; Patz et Olson, 2006; Santiago-Alarcon et al., 2012).

En plus des températures moyennes, l'impact des fluctuations de la température est aussi important à évaluer (Paaijmans et al., 2010). En effet, ces variations jouent un rôle important dans le maintien de la transmission parasitaire en régions tempérées (Pascual et al., 2009). L'étude de Paaijmans et al. (2010) a souligné l'importance de considérer ces fluctuations pour développer une compréhension complète de l'effet de la température sur le cycle de vie du parasite. Ces variations vont agir sur la vitesse du développement parasitaire et le développement des vecteurs en réduisant la survie de ceux-ci (Davies et al., 2016; Paaijmans et al., 2010). Il faut toutefois considérer que les différents parasites et vecteurs possèdent diverses réponses face aux facteurs climatiques liés à leurs différents niveaux de résistances thermiques (Garamszegi, 2011; Santiago-Alarcon et al., 2012).

Les précipitations ont aussi été associées positivement à la probabilité d'infection dans plusieurs études (Atkinson et Lapointe, 2009; Galardo et al., 2009; Lindsay et Martens, 1998). Certains niveaux d'accumulation de pluie vont permettre le maintien d'un taux d'humidité nécessaire au développement et au prolongement de la vie des vecteurs (Hernández-Lara et al., 2017; Minakawa et al., 2002; Patz et al., 2000; Sérandour et al., 2007; Yé et al., 2007). De plus, les pluies permettent

le maintien et la création de sites de reproduction temporaire pour les vecteurs (Galardo et al., 2009; Garamszegi, 2011; Guthmann et al., 2002; Munga et al., 2009) qui sont généralement sans prédateur et riche en nutriments (Mercer et al., 2005). Ainsi, les milieux secs, représentant des conditions moins propices au développement des vecteurs, sont généralement associés à des niveaux de prévalences plus faibles (Greiner et al., 1975; Guthmann et al., 2002; Tomé et al., 2005). Par contre, de fortes pluies peuvent lessiver les larves déjà présentes sur les sites de reproduction, retardant ainsi l'émergence des vecteurs dans l'environnement (Galardo et al., 2009). Les précipitations vont donc influencer la reproduction, la survie et l'abondance des vecteurs via la modulation de la longueur de la période de transmission (Galardo et al., 2009; LaPointe et al., 2012; Sérandour et al., 2007).

### *1.1.2 Densité et diversité des hôtes*

La densité et la diversité des hôtes sont des facteurs clés dans la transmission de parasites vectoriels (Fourcade et al., 2014; Keesing et al., 2006). Plusieurs études ont précédemment identifié une association positive entre la prévalence parasitaire et la taille des populations animales (Drovetski et al., 2014; Fourcade et al., 2014; Hellgren et al., 2009; Matthews et al., 2015; Ortego et Cordero, 2010; Santiago-Alarcon et al., 2016). En effet, de fortes densités d'hôtes vont engendrer l'agrégation des vecteurs entraînant ainsi une hausse du taux de rencontre avec les hôtes cibles (Davies et al., 1991; Ellis et al., 2017; Isaksson et al., 2013; Matthews et al., 2015; Santiago-Alarcon et al., 2016). De plus, à densité élevée, les individus, sont plus sujets à la forte compétition associée à l'acquisition des ressources environnementales parfois limitées (Anderson et May, 1978; Sheldon et Verhulst, 1996; Tracy et al., 2006). Ceci engendre donc une hausse des niveaux d'hormones de stress qui vont diminuer la capacité des individus à résister aux infections (Anderson et May, 1978; Sheldon et Verhulst, 1996; Tracy et al., 2006). Par contre, d'autres études ont identifié différents types de relations entre la densité d'hôtes et la probabilité d'infection (Ricklefs et al., 2005; Zhang et al., 2014). Par exemple, Zhang et al. (2014) n'ont identifié aucune corrélation entre l'abondance de l'hôte et la prévalence chez une multitude d'espèces aviaires

tandis que Ricklefs et al. (2005) ont observé une relation en forme de «U» : une faible immunité chez les populations d'oiseaux peu abondantes et une contagion accentuée chez les plus denses.

L'effet de la diversité spécifique des hôtes sur la probabilité d'infection est relativement plus complexe (Keesing et al., 2006). En effet, les infections parasitaires sont dépendantes de la composition de la communauté animale qui est constituée d'un large réseau d'espèces dans lequel on y retrouve une multitude d'interactions biotiques (Keesing et al., 2006). Dans le cas de transmissions de type fréquence-dépendante généralement utilisées pour caractériser les pathogènes vectoriels, dont la propagation dépend de la proportion d'individu infecté dans la population totale, la diversité de la communauté peut diluer les épidémies potentielles (Dobson, 2004; Keesing et al., 2006). En présence de groupes hautement diversifiés, les vecteurs sont plus sujets à s'alimenter sur des espèces non compatibles au développement parasitaire, diminuant ainsi le taux de transmission chez le réservoir d'hôtes compétents (Keesing et al., 2006; Liu et al., 2011; Nah et al., 2010; Okanga et al., 2013). De plus, une sur- et une sous-utilisation de certaines espèces associées à diverses préférences alimentaires des vecteurs et/ou à différents niveaux d'expositions des hôtes selon leurs adaptations physiques (ex. plumes et poils) et comportementales (ex. comportement de recherche alimentaire et de perchage) peuvent aussi être responsables de cet effet de dilution (Davies et al., 1991; Ellis et al., 2017; Hellard et al., 2016; Matthews et al., 2015). Ces nombreux types d'interactions mettent donc en lumière le système très complexe, comportant divers mécanismes biologiques, derrière la relation entre l'hôte et le parasite (Keesing et al., 2006; Zhang et al., 2014).

### *1.1.3 Caractéristiques du paysage*

L'identification des caractéristiques du paysage pouvant affecter la probabilité d'infection est d'une grande importance pour mieux comprendre les mécanismes derrière la dynamique des pathogènes (Mendenhall et al., 2013; Sheela et al., 2017). Ainsi, plusieurs études ont tenté précédemment d'identifier l'implication de l'hétérogénéité du paysage sur la distribution des

parasites vectoriels (Okanga et al., 2013; Wood et al., 2007). Notamment, certaines études ont identifié l'importance de la proximité des cours d'eau sur la variation de la prévalence parasitaire dans le paysage (Lachish et al., 2011; Roiz et al., 2015; Sehgal et al., 2011; Sheela et al., 2017; Wood et al., 2007). En effet, certains vecteurs, dont les moustiques, sont extrêmement dépendants à la présence de points d'eau, permanents ou temporaires, pour leur reproduction (Lachish et al., 2011; Okanga et al., 2013; Wood et al., 2007).

Les zones forestières sont généralement associées à de fortes intensités parasitaires (Bonneaud et al., 2009; Cianci et al., 2015; Ibañez-Justicia et Cianci, 2015; Patz et al., 2000; Tella et al., 1999). La végétation de ces milieux permet la protection des hôtes, des vecteurs et de leurs milieux de reproduction (Bonneaud et al., 2009; Perez et al., 2016; Roiz et al., 2015). En effet, les zones forestières vont permettre la survie des hôtes possédant une faible condition corporelle et immunitaire, ce qui n'est pas le cas dans certains milieux ouverts (Bonneaud et al., 2009; Tella et al., 1999). Ainsi, une augmentation accrue d'hôtes cibles dans ces milieux va donc être favorable à la présence de vecteurs (Perez et al., 2016). Cependant, certaines études ont associé les zones forestières à de faibles probabilités d'infection parasitaire (Krefis et al., 2011; Sheela et al., 2017). En effet, certains milieux forestiers denses réduisent considérablement la luminosité qui est nécessaire au développement de certains vecteurs (Krefis et al., 2011). Ainsi, les diverses caractéristiques du couvert forestier, comme la composition des espèces végétales, peuvent affecter différemment l'abondance des vecteurs et le comportement des hôtes susceptibles (O'Brien et Reiskind, 2013; Tack et al., 2012).

Les modifications anthropiques, dont l'urbanisation, engendrent une détérioration des habitats naturels qui peuvent affecter à la fois négativement ou positivement l'abondance et la diversité des hôtes et des vecteurs (Bennett et al., 1982; Bradley et Altizer, 2007; Fourcade et al., 2014; Merilä et al., 1995; Okanga et al., 2013; Patz et al., 2000; Sehgal, 2015). Dans certains cas, la combinaison de plusieurs conditions environnementales non optimales engendrées par ces perturbations peut diminuer la capacité d'un hôte à survivre face au parasitisme réduisant ainsi la prévalence globale (Ricklefs et al., 2005). De plus, ces modifications environnementales peuvent réduire le taux

d'installation des vecteurs et des hôtes, ce qui engendre de faibles taux de rencontre, liés aux faibles densités chez ces deux communautés (Crowder et al., 2013; Okanga et al., 2013; Patz et al., 2000; Schmidt et Ostfeld, 2001). L'anthropisation entraîne aussi la modification des interactions compétitives et des habitudes alimentaires chez les vecteurs pouvant mener à une diminution de la probabilité d'infection des hôtes cibles (Bonneaud et al., 2009; Chasar et al., 2009). Par contre, les zones perturbées peuvent, à l'opposé, être associées à une augmentation du risque parasitaire (Fillinger et al., 2004; Roiz et al., 2015). Les modifications anthropiques sont généralement caractérisées par une modification drastique du réseau hydrique qui s'avère, dans certains cas, bénéfique aux vecteurs, en rendant accès à des points d'eau sur de longues périodes (Fillinger et al., 2004). Ainsi, l'impact de l'anthropisation sur les relations hôte-vecteur-parasite est très variable car les espèces d'hôtes et de vecteurs n'ont pas la même sensibilité face aux perturbations humaines (Hernández-Lara et al., 2017; Sehgal, 2010).

Plusieurs études ont permis d'observer une augmentation de l'occurrence et du taux de transmission des parasites vectoriels en milieux agricoles (Ibañez-Justicia et Cianci, 2015; Kebede et al., 2005; Munga et al., 2009; Okanga et al., 2013; Reiter et LaPointe, 2007; Sheela et al., 2017). Plus précisément, la présence accrue de zones exposés au soleil et de canaux d'irrigation vont fournir des milieux propices au développement de certains types de vecteurs (Afrane et al., 2008; van den Berg et al., 2007; Fillinger et al., 2004; Munga et al., 2009; O'Brien et Reiskind, 2013; Okanga et al., 2013; Sehgal, 2010, 2015; Sheela et al., 2017). De plus, les cultures vont permettre un apport en nutriments bénéfique pour le développement de ceux-ci (Okanga et al., 2013; Reiskind et al., 2017). En effet, l'étude de Kebede et al. (2005) a identifié que le pollen du maïs, source alimentaire de certaines espèces de moustiques, permet le maintien de populations denses de vecteur dans le paysage. Comme dans les zones forestières, la végétation relativement dense associée à certaines pratiques agricoles peut jouer un rôle important dans la protection des vecteurs et de leur site de reproduction (Bonneaud et al., 2009; Roiz et al., 2015). Par contre, l'impact des milieux agricoles sur la transmission de pathogènes diffère selon les différentes caractéristiques environnementales associées aux diverses pratiques agricoles (Crowder et al., 2013; Perez et al., 2016). En effet, certains types de culture, demandant un drainage accru des terres, sont limités dans la quantité de milieux adéquats au développement des vecteurs (Guthmann et al., 2002; Sérandour

et al., 2007). De plus, une forte utilisation de pesticides associée à plusieurs pratiques agricoles peut réduire drastiquement l'abondance des vecteurs dans le paysage (Hart et al., 2006; Poulin et al., 2010; Rioux Paquette et al., 2013).

Les milieux agricoles sont aussi associés à la présence de bétails (p.ex. vache, cheval et mouton) dont la compréhension de son impact sur la prévalence parasitaire au sein des populations animales sauvages reste toutefois sommaire (Gonzalez-Quevedo et al., 2014). La présence d'animaux domestiques peut entraîner un effet de dilution, comme mentionné précédemment, en réduisant le taux de morsure chez les hôtes susceptibles (Gonzalez-Quevedo et al., 2014; Liu et al., 2011; Nah et al., 2010). Toutefois, le bétail peut, dans certains cas, jouer le rôle de réservoir parasitaire en permettant leur maintien dans le milieu (Gonzalez-Quevedo et al., 2014). De plus, l'élevage peut avoir des effets indirects en promouvant l'agrégation inhabituelle d'animaux sauvages autour des fermes par la présence de nourriture facilement accessible (Carrete et al., 2009). Les effets peuvent donc être divers selon l'affinité du type de bétails avec la communauté parasitaire des populations étudiées (Gonzalez-Quevedo et al., 2014).

L'effet des caractéristiques du paysage sur la probabilité d'infection dépend de l'identité taxonomique des hôtes et des vecteurs qui peuvent réagir différemment face aux variations environnementales selon leurs besoins développementaux spécifiques (Chasar et al., 2009; Galardo et al., 2009; Gonzalez-Quevedo et al., 2014; Hernández-Lara et al., 2017; Patz et al., 2000; Szöllösi et al., 2011). Ainsi, considérant la complexité des relations hôte-vecteur-parasite, il est essentiel de mieux connaître l'écologie des vecteurs, dont leur spécificité parasitaire (Lachish et al., 2011), leur comportement et leur niveau d'affinité avec l'hôte (Santiago-Alarcon et al., 2012), pour bien comprendre l'effet de l'environnement sur la distribution spatiale des parasites vectoriels (Szöllösi et al., 2011).

## 1.2 Implication de la période de transmission sur l'hétérogénéité spatiale

L'identification de la période de transmission permet généralement d'avoir une meilleure compréhension de la distribution spatiale des parasites vectoriels au sein de populations sauvages d'hôte en identifiant les différents niveaux d'exposition et de susceptibilité aux parasites dans le paysage (Bensch et Åkesson, 2003). Par contre, chez les hôtes effectuant une migration, la transmission parasitaire peut survenir à divers moments de leur cycle annuel rendant donc difficile la détermination du lieu précis de la contraction et plus particulièrement dans le cas d'infection chronique (Knowles et al., 2014). Malgré que cette information soit généralement non connue et complexe à obtenir, la distribution spatiale des individus infectés sur le site de reproduction peut donner un aperçu de la période et de la localisation de la transmission parasitaire (Knowles et al., 2014). En effet, lorsque la transmission se produit directement sur les sites de reproduction, une forte hétérogénéité spatiale peut être observée reflétant les variations d'exposition aux vecteurs présentes dans le paysage (Knowles et al., 2014). D'autre part, une homogénéité de la prévalence parasitaire est observable lors d'une transmission à la suite de la dispersion postnatale (Knowles et al., 2014). Ainsi, dans ce contexte, la variation spatiale des données parasitaires ne devrait donc pas être reflétée par les variables environnementales (Wood et al., 2007). Cependant, l'établissement non aléatoire des individus infectés dans le paysage peut aussi être responsable de l'observation d'une hétérogénéité spatiale dans la distribution des parasites vectoriels (Knowles et al., 2014). En effet, cette distribution parasitaire non homogène pourrait être illustrée par le regroupement d'individus infectés dans certaines zones en raison de l'exclusion compétitive par les individus sains (Knowles et al., 2014). Toutefois, l'identification du parasite étudié chez les juvéniles représente la meilleure solution pour mieux comprendre les mécanismes impliqués dans la distribution spatiale de parasites vectoriels et de confirmer qu'au moins une partie de la transmission se produit sur les sites de reproduction.



## 1.3 Malaria aviaire

### 1.3.1 Description générale

Chez les parasites protistes, la sous-classe des Haemosporidians (Sporozoa : Haemosporida) est le groupe taxonomique le mieux connu et le plus étudié (Atkinson et al., 2009; Marzal, 2012; Valkiūnas, 2005). C'est dans ce groupe qu'on retrouve les genres parasitaires *Plasmodium*, communément nommé malaria aviaire, *Haemoproteus* et *Leucocytozoon*, deux Haemosporidians connexes, qui sont abondants dans l'ensemble des familles aviaires (Marzal, 2012; Valkiūnas, 2005). Ces protozoaires sanguins sont transmis à l'hôte par l'intermédiaire d'un vecteur de l'ordre des diptères qui diffère selon le genre parasitaire (Atkinson et al., 2009; Marzal, 2012). Chez *Plasmodium*, le protiste est inoculé par un moustique femelle infecté de la famille des *Culicidae* (Atkinson et al., 2009; Santiago-Alarcon et al., 2012; Valkiūnas, 2005) pendant que la transmission se fait par la morsure d'un diptère de la famille des *Hippoboscidae* ou des *Ceratopogonidae* chez *Haemoproteus* (Atkinson et al., 2009; Valkiūnas, 2005) et des *Simuliidae* chez *Leucocytozoon* (Atkinson et al., 2009; Valkiūnas, 2005). En raison de leur grande diversité taxonomique (c.-à-d. plus de 2400 lignées parasitaires dans la base de données MalAvi; Bensch et al., 2009), leur distribution mondiale et la facilité à les étudier à grande échelle sans perturber les populations animales, il est facile de comprendre l'intérêt scientifique porté aux Haemosporidians pour l'étude de divers processus biologiques (Marzal, 2012; Valkiūnas, 2005).

### 1.3.2 Cycle de vie

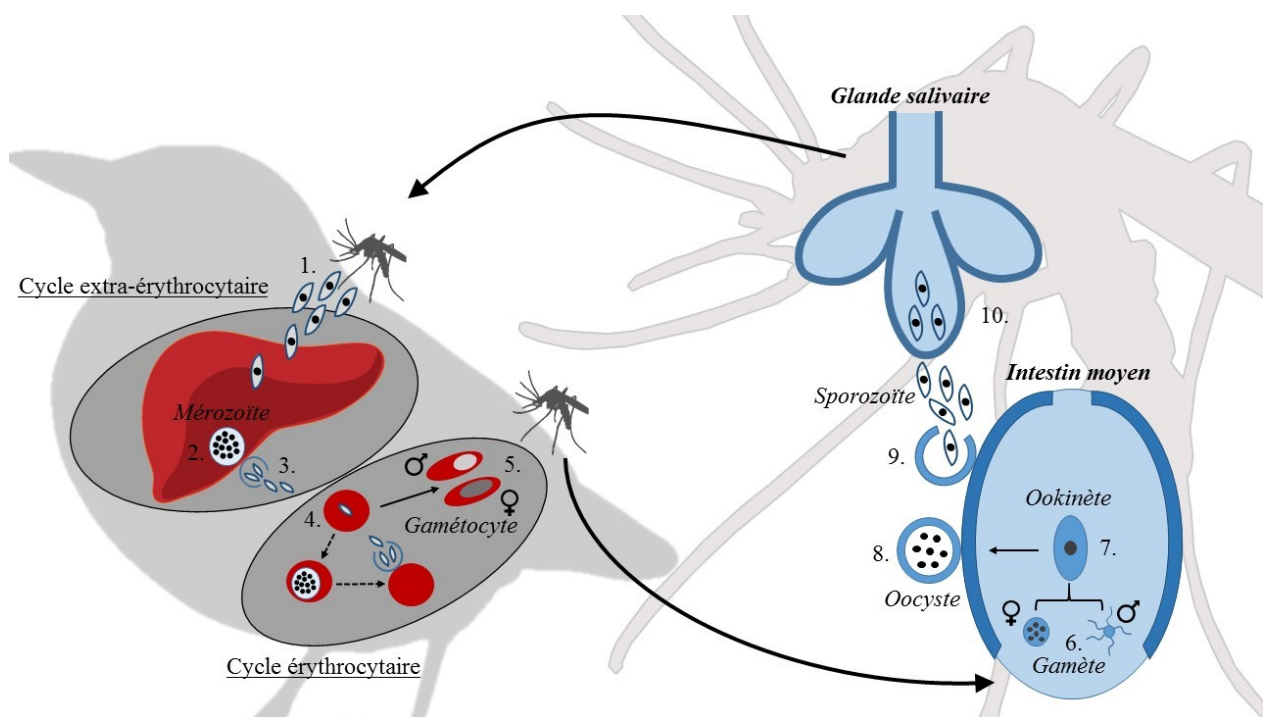
Le cycle de vie des Haemosporidians est constitué de plusieurs stades de développement obligatoires et nécessite deux hôtes différents, dont un hôte intermédiaire, l'oiseau, et un hôte définitif, le diptère (Valkiūnas, 2005). D'un point de vue biologique, le vecteur correspond à l'hôte définitif étant donné que la reproduction sexuée du parasite se situe dans cet organisme pendant

que la reproduction asexuée survient dans l'hôte aviaire (Valkiūnas, 2005). L'ontogenèse des Haemosporidians, correspondant à l'ensemble des étapes du cycle de vie, peut être divisée en cinq grandes phases (Valkiūnas, 2005) :

1. La période d'incubation, associée au développement extra-érythrocytaire du parasite.
2. La phase aiguë, correspondant à l'invasion du parasite dans le système sanguin de l'hôte.
3. La phase critique, dans laquelle l'intensité du parasite atteint son niveau maximal.
4. La phase chronique, associée au contrôle de l'infection par le système immunitaire de l'hôte.
5. La phase latente, lorsque le parasite n'est généralement plus détectable en circulation sanguine et ne prolifère plus.

Les sporozoïtes, stade cellulaire initial de l'agent causal de la malaria aviaire, sont injectés dans le système sanguin de l'oiseau via les sécrétions salivaires du vecteur lors de son repas sanguin (Marzal, 2012; Valkiūnas, 2005). Ces sporozoïtes vont pénétrer dans divers organes et tissus de l'hôte et amorcer la schizogonie, correspondant au développement de mérozoïtes, via une division asexuée durant plusieurs générations (Marzal, 2012). Le développement extra-érythrocytaire se poursuit durant approximativement 14 jours, mais sa durée est variable dépendamment de l'identité taxonomique de l'hôte et du parasite (Valkiūnas, 2005). Cette période se termine par l'évasion des mérozoïtes dans le système sanguin rendant ainsi le protozoaire détectable par l'analyse d'un échantillon sanguin (Marzal, 2012; Valkiūnas, 2005). Ces mérozoïtes récemment libérés vont infecter les érythrocytes et amorcer le cycle érythrocytaire qui est caractérisé par la production de gamétocytes femelles et mâles via une division sexuée (Marzal, 2012). Ensuite, lors d'un prochain repas sanguin, les érythrocytes contenant les gamétocytes immatures, stade transmissible de l'infection et nécessaire pour la continuation du développement, sont transférés de l'oiseau vers le diptère en alimentation (Rendtorff et al., 1949; Valkiūnas, 2005). C'est dans l'intestin moyen du vecteur que la reproduction sexuée du protozoaire se produit (Valkiūnas, 2005). Un ookinète mobile se forme à la suite de la conjugaison des gamètes femelles et mâles, produits à partir des gamétocytes immatures nouvellement sortis des érythrocytes ingérés (Valkiūnas, 2005). À la fin de sa maturation, l'ookinète devient un oocyste en s'encapsulant dans l'épithélium de l'intestin moyen du vecteur (Valkiūnas, 2005). Le cycle se complète par la rupture de l'oocyste libérant ainsi

des sporozoïtes dans les glandes salivaires du diptère qui seront inoculés dans un nouvel hôte lors d'un prochain repas sanguin (Sinden, 2002; Valkiūnas, 2005). Les genres parasites possèdent plusieurs différences considérables au niveau de certaines étapes de leur cycle de vie et de leur morphologie (Valkiūnas, 2005). Par exemple, chez les lignées parasites du genre *Plasmodium*, on y retrouve aussi une schizogonie érythrocytaire qui n'est pas observée chez *Haemoproteus* et *Leucocytozoon* (Atkinson et al., 2009; Marzal, 2012). La fin de la maturation des mérozoïtes, qui est associée à ce développement érythrocytaire, va entraîner l'éclatement des érythrocytes libérant ainsi des pigments et métabolites associés à l'apparition de plusieurs symptômes (Marzal, 2012). Par contre, plusieurs variations peuvent être observées dans un même groupe taxonomique et les connaissances actuelles, associées au cycle de vie pour un nombre considérable de lignées, sont plutôt fragmentaires (Valkiūnas, 2005). Par exemple, chez le genre *Haemoproteus*, le cycle de vie a été décrit pour seulement 7% des lignées répertoriées (Valkiūnas, 2005) (voir la figure 1.1 pour une description générale du cycle de vie).



**Figure 1.1** Description générale du cycle de vie de la malaria aviaire: 1) Libération des sporozoïtes dans les tissus de l'hôte lors du repas sanguin d'un vecteur. 2) Développement de mérozoïtes (schizogonie) dans divers tissus et organes (p.ex. foie). 3) Évasion des mérozoïtes dans le système sanguin de l'hôte. 4) Infection d'un érythrocyte suite à la pénétration d'un mérozoïte. 5) Formation des gamétocytes immatures mâles et femelles à l'intérieur des érythrocytes, stade transmissible aux vecteurs. 6) Formation des gamètes mâles et femelles à partir des gamétocytes précédemment sortis des érythrocytes dans l'intestin moyen du vecteur 7) Conjugaison des gamètes pour la formation d'un ookinète mobile. 8) Maturation de l'ookinète en oocyste suite à son encapsulation dans l'épithélium de l'intestin moyen. 9) Rupture de l'oocyste. 10) Invasion des glandes salivaires du vecteur par les sporozoïtes. Les flèches en pointillées représente la schizogonie érythrocytaire qu'on retrouve seulement chez le genre parasitaire *Plasmodium*.

### 1.3.3 Symptômes cliniques

Pour l'ensemble des Haemosporidians, les signes cliniques de l'infection parasitaire ne sont pas évidents à observer durant la période d'incubation et la phase chronique (Atkinson et al., 2009). Par contre, ils deviennent plus facilement repérables lors de la phase aiguë, dû à la présence d'une anémie sévère qui affecte directement l'efficacité du transport de l'oxygène aux organes et tissus de l'organisme (Atkinson et van Riper III, 1991; Atkinson et al., 2009). Durant le développement extra-érythrocytaire, le développement du parasite dans les cellules épithéliales de capillaires sanguins peut entraîner leur blocage et ainsi causer la nécrose des organes et tissus associés (Marzal, 2012; Valkiūnas, 2005). De plus, le développement parasitaire dans divers organes, comme la rate et le foie, peut causer leur élargissement et dans certains cas, entraîner leur rupture (Marzal, 2012). La diversité d'organes et tissus (ex., les poumons, les reins, le foie, la rate, le cœur, les muscles squelettiques et le cerveau) dans lesquels la schizogonie peut se produire donne un aperçu de l'ampleur des symptômes possibles associés au développement parasitaire à la suite de la perturbation du bon fonctionnement de ces derniers (Atkinson et al., 2009; Valkiūnas, 2005) (voir la figure 1.2 pour un aperçu des symptômes possibles).



**Figure 1.2** Illustrations de certaines pathologies associées à la malaria aviaire. A) Photographie d'une section d'un muscle pectoral provenant d'une dinde domestique infecté expérimentalement par *Haemoproteus meleagridis*. On peut y apercevoir des zones calcifiées (pointe de flèche) et des zones d'hémorragie (flèche) associées au développement extra-érythrocytaire. B) Présentation d'un foie (coin gauche inférieur) et d'une rate (coin gauche supérieur) d'un canari infecté à la suite d'une transmission parasitaire expérimentale de *Plasmodium relictum*. Ces deux organes sont comparés à ceux d'un individu contrôle (à droite). Un élargissement des tissus, un dépôt de pigments associés à l'infection parasitaire et plusieurs zones de nécroses sont observables sur le foie et la rate provenant des individus infectés. Ces deux illustrations proviennent de Atkinson et al. (2009).

## 1.4 Compromis lié aux ressources : effets néfastes de la malaria aviaire en milieux naturels

Les conséquences liées au développement parasitaire vont contraindre les individus infectés à des compromis associés à leurs ressources, et plus particulièrement en lien à leurs réserves énergétiques, entre le maintien de leurs caractéristiques physiologiques et la résistance à l'infection parasitaire sanguine (Atkinson et al., 2009). Ces compromis vont influencer directement plusieurs aspects biologiques de l'individu infecté comme la condition corporelle, le succès reproducteur et la survie (Dufva, 1996; Knowles et al., 2010; Marzal et al., 2005, 2008; Valkiūnas et al., 2006a). L'influence du parasitisme sur les traits d'histoire de vie d'un organisme est un thème important à considérer dans le cadre d'études traitant de la dynamique des populations (Rätti et al., 1993). Ceci permet de mieux comprendre comment le parasitisme peut engendrer une pression de sélection chez les individus infectés (Price 1980; Knowles et al. 2010). Certes, chez les populations sauvages, l'effet du parasitisme n'est pas toujours bien défini (Goater et Holmes, 1997). Quelques études ont noté que les infections chroniques semblent être simplement bénignes chez l'hôte (Bensch et al., 2007; LaPointe et al., 2012). Malgré tout, plusieurs études ont décelé des effets de la malaria aviaire sur de nombreuses populations aviaires (Buchanan et al., 1999; Dawson et Bortolotti, 1997, 2000; Dufva, 1996; Knowles et al., 2010; Lachish et al., 2011; Podmokła et al., 2014). Dans certaines populations, la malaria aviaire semble être associée à la réduction de la taille des œufs et des couvées des individus infectés (Buchanan et al., 1999; Dufva, 1996; Lachish et al., 2011). Knowles et al. (2010) a aussi identifié une augmentation du taux d'éclosion, d'approvisionnement et d'envol des oisillons au sein des couvées de Mésanges bleues femelles (*Cyanistes caeruleus*) médicamentées contre la malaria aviaire en comparaison aux femelles contrôles. De plus, les individus infectés vont avoir de la difficulté à construire des nids adéquats et à défendre leur site de reproduction, reflétant ainsi une diminution de leur investissement dans la reproduction possiblement associée à une faible condition corporelle (Buchanan et al., 1999; Hakkarainen et al., 1998). Dans l'étude de Dawson et Bortolotti (2000), la condition corporelle réduite chez les Crécerelles d'Amérique mâles (*Falco sparverius*) est associée à de fortes intensités d'infection par *Haemoproteus* spp. Une relation similaire a été identifiée chez les Fauvettes à tête noire juvéniles (*Sylvia atricapilla*) infectées expérimentalement, ce qui peut ainsi compromettre la survie de ces individus en milieu naturel, en particulier lors de conditions environnementales peu favorables

(Valkiūnas et al., 2006a). La malaria aviaire a déjà été associée à une réduction de la survie dans des études antérieures par l'identification d'une augmentation de la susceptibilité des individus déjà infectés à contracter d'autres pathogènes et à subir de la prédation (Dawson et Bortolotti, 2000; Martínez-de la Puente et al., 2010). Des effets à long terme de la malaria aviaire ont aussi été soulignés dans l'étude de Asghar et al. (2015) par l'identification d'une réduction de l'espérance de vie et du nombre total de juvéniles produits chez les individus infectés via la dégradation accélérée des télomères. Ces études semblent donc identifier la présence d'un compromis entre le parasitisme et plusieurs traits d'histoires de vie associés au succès reproducteur, la condition corporelle et la survie.

### **1.5 Interactions entre le parasitisme et divers agents stressants : le cas de l'intensification agricole**

En plus de l'impact du parasitisme sur plusieurs de leurs aspects biologiques, les espèces sauvages sont généralement confrontées à une multitude d'agents stressants (Sih et al., 2004). En effet, au courant de leur vie, la majorité des organismes doivent faire face à des conditions environnementales non optimales qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique (Holmstrup et al., 2010). Il n'est donc pas rare d'observer la présence d'interactions synergiques négatives entre le parasitisme et ces sources extrinsèques de stress (Dunn et al., 2014). Les perturbations environnementales, naturelles ou anthropiques, sont généralement associées à la diminution de la tolérance d'un individu face au parasitisme (Dunn et al., 2013; Holmstrup et al., 2010; Lafferty et Kuris, 1999; Sih et al., 2004). Par exemple, une exposition aux pesticides et à des ressources alimentaires limitantes peuvent grandement diminuer la capacité immunitaire des individus (Clinchy et al., 2004; Coors et al., 2008; Dunn et al., 2014; Holmstrup et al., 2010; Lafferty et Kuris, 1999; Murray et al., 1998). En effet, l'augmentation drastique dans leur organisme des niveaux de cortisol liés au stress va faciliter l'établissement d'infections parasitaires (Applegate, 1970; Valkiūnas, 2005). Ces interactions peuvent être particulièrement cruciales chez les populations en déclin qui font déjà face à des pressions environnementales anthropiques importantes les rendant donc plus susceptibles au parasitisme que les populations stables (Dunn et



al., 2013). Ainsi, une meilleure compréhension des mécanismes impliqués dans les interactions entre divers agents stressants environnementaux, dont le parasitisme, est cruciale pour comprendre l'impact des modifications anthropiques sur les populations sauvages (Sih et al., 2004).

En Amérique du Nord, comme partout ailleurs, les pratiques agricoles se sont grandement intensifiées depuis les dernières décennies (Bélanger et Grenier, 2002; Jobin et al., 1996; Murphy, 2003; Tilman et al., 2002). La hausse de l'application de fertilisants et de pesticides de synthèse a joué un rôle majeur dans ce processus (Benton et al., 2002; Chiron et al., 2014; Jobin et al., 1996). La progression de cette intensification a entraîné une simplification du paysage qui a engendré la perte et la fragmentation de nombreux habitats naturels de qualité pour les espèces sauvages (Bélanger et Grenier, 2002; Benton et al., 2003; Chiron et al., 2014; Jobin et al., 1996). Ces modifications drastiques des milieux agricoles seraient associées au déclin de l'abondance et de la diversité de nombreuses espèces aviaires s'y reproduisant (Benton et al., 2002; Di Giulio et al., 2001; Jobin et al., 1996; Murphy, 2003; Nebel et al., 2010; Rioux Paquette et al., 2013; Sauerbrei et al., 2014). Au Canada, l'activité humaine a engendré une diminution globale de 12% de l'effectif des populations d'oiseaux nicheurs, dont les insectivores aériens qui ont subi le déclin le plus marqué (Environnement Canada, 2012). De plus, le déclin des insectivores aériens est accentué dans le nord-est de l'Amérique du Nord, possiblement par l'importante augmentation des pratiques agricoles intensives et de l'industrialisation dans cette région (Michel et al., 2016; Nebel et al., 2010). En plus d'une réduction considérable de leur habitat, ce groupe aviaire, qui est généralement associé aux milieux agricoles, semble être directement affecté par l'application de pesticides via son ingestion ou indirectement par la réduction de leurs ressources alimentaires (c.-à-d. insectes; Benton et al., 2002; Chiron et al., 2014; Hallmann et al., 2014; Jobin et al., 1996). Ceci va donc engendrer une réduction de leur survie et de celle de leur progéniture (Benton et al., 2002). D'ailleurs, l'impact des pesticides a souvent été sous-estimé précédemment chez les populations sauvages (Coors et al., 2008). Tenant compte de la présence accrue de l'intensification agricole et du parasitisme chez plusieurs populations aviaires, l'identification des variables environnementales associées à la distribution spatiale du parasitisme est primordiale. Ceci est crucial pour mieux comprendre l'impact des modifications environnementales, dont l'intensification agricole, sur la

transmission d'infections parasitaires comme la malaria aviaire (Mendes et al., 2005; Murphy, 2003).

## **1.6 Objectifs de recherche**

Ce projet vise à mieux comprendre la dynamique de la malaria aviaire chez une population d'Hirondelle bicolore en déclin par l'identification des variables environnementales affectant la prévalence et son patron de transmission dans le paysage. Mes objectifs spécifiques sont de : 1) quantifier la prévalence et la diversité parasitaire chez une population d'Hirondelle bicolore située dans un gradient d'intensification agricole dans le sud du Québec, Canada; 2) déterminer si cette infection parasitaire est transmise durant la saison de reproduction; et 3) identifier les caractéristiques de l'environnement impliquées dans la modulation du statut d'infection dans le paysage. Ainsi, l'ensemble de ces objectifs permettront de mieux comprendre l'implication de l'environnement sur la probabilité d'infection parasitaire des individus par l'identification des zones à risque. Globalement, les résultats obtenus apporteront de nouvelles connaissances fondamentales sur l'écologie parasitaire de l'Hirondelle bicolore. De plus, les conclusions de cette étude permettront, dans le cadre de projets futurs, d'avoir une meilleure compréhension de son implication dans le déclin de l'Hirondelle bicolore. Dans un contexte appliqué, l'identification des habitats plus propices au développement parasitaire rendrait possible la mise en place de pratiques agricoles moins favorable à la transmission parasitaire. À ce jour, aucune étude à grande échelle n'a été réalisée chez une espèce aviaire migratrice en déclin et dans un gradient environnemental anthropique. Ainsi, les résultats obtenus serviront de comparaisons pour d'autres études évaluant la prévalence de la malaria aviaire dans un contexte de modifications anthropiques du paysage.

## 1.7 Le modèle d'étude : l'Hirondelle bicolore

### 1.7.1 Description générale

L'Hirondelle bicolore est un petit passériforme qui migre annuellement de leurs sites hivernaux situés en Amérique Centrale, au Mexique et au sud des États-Unis jusqu'aux sites de reproduction couvrant presque l'ensemble de l'Amérique du Nord (Winkler et al., 2010). Cet insectivore aérien hautement social niche dans des cavités secondaires en bordure de zones forestières et de cours d'eau, fréquemment à proximité de milieux ouverts comme des pâturages et des terres agricoles (Winkler et al., 2010). De plus, l'Hirondelle bicolore s'accommode très bien des cavités artificielles rendant cette espèce grandement accessible à diverses manipulations (Jones, 2003). Avant la ponte, les femelles peuvent parcourir approximativement jusqu'à 15 km autour de leur site de reproduction pour se nourrir et pour rechercher des partenaires hors couples (Lessard et al., 2014). Cependant, la majorité des individus vont rester dans un rayon de 5 km, et ce, plus particulièrement lors de l'alimentation des juvéniles (Dunn et Whittingham, 2005; Ghilain et Bélisle, 2008). Ces monogames sociaux possèdent un des plus hauts taux de reproduction hors couple chez les oiseaux (Barber et al., 1996; Griffith et al., 2002). Ce petit passériforme vit en moyenne 2,7 années et pond approximativement 5 œufs par saison de reproduction (Winkler et al., 2010). Cette espèce, souvent associée aux milieux agricoles, subit un déclin important depuis les 20 dernières années correspondant, au Canada, à un déclin annuel moyen de 4 % depuis 1970, ce qui est similaire à plusieurs autres espèces d'insectivores aériens (Sauer et al., 2013). L'intensification agricole a été précédemment associée à la variation de la densité d'insectes, incluant les diptères (proies principales de l'Hirondelle bicolore; Rioux Paquette et al., 2013), la taille de couvée (Pellerin et al., 2016) et le succès d'envol (Ghilain et Bélisle, 2008) chez l'Hirondelle bicolore. Ainsi, en raison de la présence de pesticides dans leur nourriture et de l'impact potentiel de l'accumulation de ces divers contaminants sur leur physiologie, leur immunologie et leur succès reproducteur (Haroune et al., 2015; Lopez-Antia et al., 2015; Smits et al., 2005), l'Hirondelle bicolore devient un bon modèle d'étude pour examiner les processus biologiques associés aux relations hôte-vecteur-parasite dans un contexte de perturbations anthropiques.

### 1.7.2 La malaria aviaire chez l'Hirondelle bicolore

Actuellement, l'information disponible sur la malaria aviaire chez l'Hirondelle bicolore est plutôt limitée (Matthews et al., 2015; Medeiros et al., 2015; Murdock, 2005; Szymanski et Lovette, 2005). À l'exception de celles recueillies par Szymanski et Lovette (2005), les données, décrivant la plupart du temps des niveaux de prévalence très faibles, ont été majoritairement récoltées sur de petites tailles d'échantillons (moins de 10 individus). Dans l'étude de Szymanski et Lovette (2005) une prévalence et une diversité parasitaire modérée ont été détectées, donnant ainsi un aperçu de ce qui pourrait être observé chez d'autres populations. La transmission de la malaria aviaire en Amérique du Nord a été identifiée à plusieurs reprises (Medeiros et al., 2015; Oakgrove et al., 2014; Ricklefs et al., 2005; Szymanski et Lovette, 2005) et ce, même dans des régions subarctiques (Wilkinson et al., 2016). Chez l'Hirondelle bicolore, la malaria aviaire a été détectée chez une dizaine de juvéniles confirmant ainsi la transmission de ce parasite sur les sites de reproduction de cette espèce (Szymanski et Lovette, 2005).

### 1.8. Hypothèses et prédictions

Au cours de mes travaux, je m'attends à identifier une prévalence et une diversité parasitaire modérées qui seraient similaires à celles de la population d'Hirondelle bicolore de New York, USA, décrites dans l'étude de Szymanski et Lovette (2005). Ensuite, considérant que d'autres études ont déjà identifié une transmission parasitaire en Amérique du Nord (Medeiros et al., 2015; Oakgrove et al., 2014; Ricklefs et al., 2005; Szymanski et Lovette, 2005), la présence de la malaria aviaire chez les juvéniles devrait être observée dans la population à l'étude. De plus, une variation de la probabilité d'infection dans le paysage, associée à certaines variables environnementales, devrait être identifiée si la transmission parasitaire se produit durant la période de reproduction (Knowles et al., 2014). À l'opposé, une homogénéisation de la prévalence sera observée si les détections parasitaires correspondent seulement aux relâchements d'infections acquises précédemment (ex.

sur les sites d'hivernage) dont leur transmission n'est pas dépendante des caractéristiques environnementales du site d'étude (Wood et al., 2007).

## CHAPITRE 2

### PRÉVALENCE ET PATRON DE TRANSMISSION DE LA MALARIA AVIAIRE CHEZ L'HIRONDELLE BICOLORE

#### 2.1 Introduction de l'article

L'information disponible sur l'implication du parasitisme dans le déclin d'espèces animales est limitée et nécessite d'être approfondie considérant son omniprésence et de ses possibles conséquences. Dans cette étude, nous avons identifié des variables environnementales impliquées dans la modulation de la prévalence et du patron de transmission de la malaria aviaire chez une population d'Hirondelle bicolor (*Tachycineta bicolor*) en déclin, située dans un gradient d'intensification agricole. Les objectifs principaux étaient de quantifier la prévalence et la diversité parasitaire de la malaria aviaire, de confirmer si l'infection parasitaire se produit en période de reproduction et d'identifier les caractéristiques de l'environnement impliquées dans sa distribution spatiale.

Pour cet article, ma contribution a consisté à la collecte de données, aux analyses en laboratoire et statistiques et à la rédaction d'une première version du manuscrit. Dany Garant a supervisé l'ensemble de ce projet et a grandement contribué à la version finale du manuscrit. Marc Bélisle et Fanie Pelletier ont apporté de nombreux commentaires et suggestions lors des versions antérieures. Ce manuscrit a été soumis en juin 2017 à la revue *Parasitology*.

# ENVIRONMENTAL DETERMINANTS OF AVIAN MALARIA PREVALENCE IN A DECLINING POPULATION OF TREE SWALLOWS

by

Audrey Turcotte, Marc Bélisle, Fanie Pelletier et Dany Garant

## 2.2 Abstract

The prevalence of vector-borne parasites such as avian malaria is influenced by several environmental factors. While the negative effects of parasitism on hosts are well documented, these can also be amplified by interactions with environmental stressors, many of which are anthropogenic. Yet, we know little about the possible effects of anthropic perturbations on parasite prevalence. The goals of this study were to assess the prevalence and environmental determinants of avian malaria in a declining population of Tree swallows (*Tachycineta bicolor*) living in an agricultural landscape in southern Québec, Canada. Overall, a low prevalence and a moderate lineage diversity were identified in both adults and nestlings, confirming that transmission can occur during the breeding period. Anthropic areas, extensive cultures (hayfields and pastures) and forest cover within 500 km of nest boxes, as well as daily temperature fluctuations, were all related to avian malaria infection status. These findings suggest that anthropogenic alterations of landscape composition can modulate the prevalence of avian malaria in Tree swallows. Our results represent a baseline for future comparative studies assessing avian malaria prevalence in human-modified landscapes.

## 2.3 Introduction

Parasitism is an important factor influencing population dynamics of wild hosts (Moss *et al.*, 1982; Price *et al.*, 1986). Indeed, parasitism can impact individual fitness through its effects on various components of an host's life such as its competitiveness, reproductive success and survival (Valkiūnas, 2005; Holmstrup *et al.*, 2010). Parasite transmission is driven by complex interactions among diverse environmental variables that are generally heterogeneous in the landscape (Lachish *et al.*, 2011). Therefore, to better understand and predict the dynamics of parasite infection in wild hosts, it is crucial to assess the effects of environmental factors on prevalence at a fine spatial scale (Gonzalez-Quevedo *et al.*, 2014). Furthermore, for host species with large-scale migration patterns, documenting the extent of spatial heterogeneity in parasite prevalence at the population-level may also provide some key insights about transmission dynamics (Bensch and Åkesson, 2003; Knowles *et al.*, 2014). A homogeneous distribution of parasites generally suggests a transmission occurring after post-reproduction dispersal on wintering grounds. Alternatively, a more heterogeneous distribution should reflect transmission occurring on breeding sites, which would reflect the influence of local environment variables on vectors (Knowles *et al.*, 2014).

In birds, several environmental factors such as climate, landscape composition and population density and diversity have been shown to affect the spatial distribution of avian vector-borne parasites (Sérandour *et al.*, 2007; Galardo *et al.*, 2009; Okanga *et al.*, 2013). In general, the geographic distribution of parasites will usually reflect vector abundance, which can be modulated by environmental conditions throughout the landscape (Hellgren, 2005; Loiseau *et al.*, 2010; Grillo *et al.*, 2012; Ellis *et al.*, 2015). For example, higher temperatures should be beneficial for avian malaria reproduction and parasite transmission by extending the vectors' breeding seasons (Garamszegi, 2011). Other studies have shown that high vector-host encounter rates are generally associated with a higher host density (Fourcade *et al.*, 2014; Ellis *et al.*, 2017). Also, characteristics of landscape composition, such as proximity to water bodies, can be important factors affecting the development of some vectors, mosquitoes in particular, because of the water-dependent phase of their lifecycles (Wood *et al.*, 2007; Lachish *et al.*, 2011; Okanga *et al.*, 2013).



Negative effects of parasitism can be amplified by interactions with environmental stressors of anthropic origin, such as habitat loss or exposure to contaminants (Clinchy *et al.*, 2004; Coors *et al.*, 2008; Holmstrup *et al.*, 2010; Dunn *et al.*, 2013). These potentially negative synergistic interactions can be particularly detrimental for declining wild populations that may already show signs of reduced immunological capacity and/or increased physiological demands (Sih *et al.*, 2004; Clinchy *et al.*, 2004). For example, agricultural intensification, which results in landscape homogenisation and increased use of pesticides, appears to be responsible for the decline in quality and quantity of breeding habitats for several farmland birds (Jobin *et al.*, 1996; Benton *et al.*, 2002; Chiron *et al.*, 2014). Pesticide applications during the breeding season can indeed play an important role by altering the immune system and reducing the breeding success and survival of farmland birds, particularly for insectivores through both toxicological and trophic effects (Benton *et al.*, 2002; Hart *et al.*, 2006; Chiron *et al.*, 2014; Hallmann *et al.*, 2014; Lopez-Antia *et al.*, 2015). Given the possible negative interaction with pesticides, parasitism may play a major role in the decline of farmland birds in agricultural landscapes (Dunn *et al.*, 2013). Yet, to our knowledge, no studies have assessed the influence of agricultural intensification, as a proxy of pesticide use, on the prevalence of vector-borne parasites in declining populations of insectivorous birds (Dunn *et al.*, 2013; see also: Zehtindjiev *et al.*, 2012a).

Avian haemosporidians are vector-borne blood parasites that cause a malaria-like disease. This group of parasitic protists are ubiquitous and abundant throughout avian species (Valkiūnas, 2005). Three genera (*Haemoproteus* spp., *Plasmodium* spp. and *Leucocytozoon* spp.) commonly infect birds and differ in some aspects of their life cycle and vectors (e.g. *Haemoproteus* main vectors: *Hippoboscidae* and *Ceratopogonidae*; *Plasmodium*: *Culicidae*; *Leucocytozoon*: *Simuliidae*) (Valkiūnas, 2005; Marzal, 2012). Previous studies have identified negative effects of avian malaria on body condition, breeding success and survival of many bird species (Dawson and Bortolotti, 2000; Hatchwell *et al.*, 2001; Navarro *et al.*, 2003; Marzal *et al.*, 2008; Knowles *et al.*, 2010; Lachish *et al.*, 2011). For instance, (Asghar *et al.*, 2015) showed long-lasting effects of avian malaria such as reduced life span and lifetime number of offspring in Great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*). Moreover, the prevalence of avian malaria has been shown to depend upon environmental conditions (Okanga *et al.*, 2013; Gudex-Cross *et al.*, 2015; Hernández-Lara *et al.*, 2017). For example, Okanga *et al.* (2013) identified higher levels of avian malaria

parasites in wetland habitats related to the presence of rich nutrient sources and suitable breeding site for vector development. However, effects of human driven environmental changes on prevalence have never been addressed within an agricultural context.

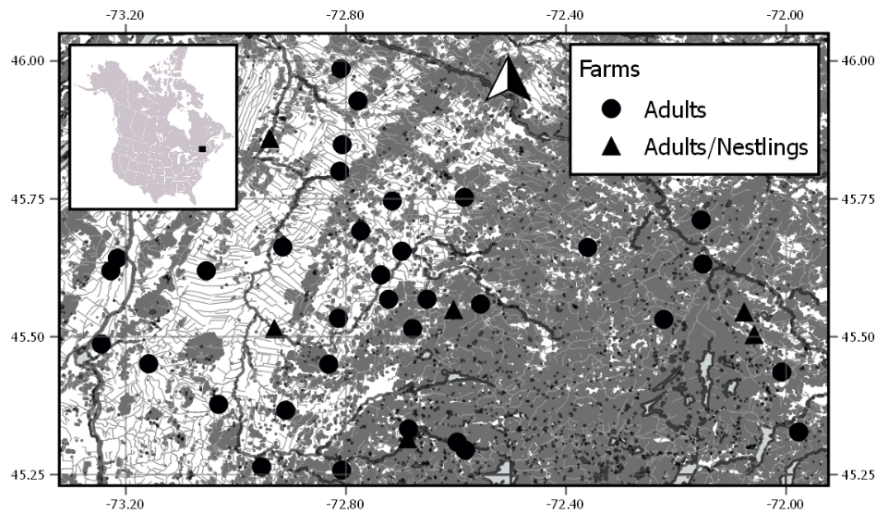
This study aims to identify the environmental factors affecting avian malaria prevalence and patterns of transmission in a declining wild population of Tree swallows (*Tachycineta bicolor*), in southern Québec, Canada. More specifically, our objectives are to: 1) quantify the prevalence and diversity of avian malaria in this population using a large sample size collected over four years; 2) determine if transmission occurs during the breeding season; and 3) identify environmental variables, such as climate, landscape composition, as well as population density and diversity, associated with the infection status of individuals within this population. The Tree swallow is a small passerine bird who migrates annually between its wintering grounds in southern USA and Central America to its breeding sites over much of North America (Winkler *et al.*, 2010). This aerial insectivore nests in secondary cavities in open areas such as pastures and agricultural fields. The studied population is located within a gradient of agricultural intensification that was previously linked to variation in density of its main preys (i.e. Diptera; Rioux Paquette *et al.*, 2013). Tree swallow populations are declining in northeastern North America (Michel *et al.*, 2016), and our studied population is no exception (Rioux Paquette *et al.*, 2014).

## **2.4 Methods**

### *2.4.1 Study system and bird sampling*

This study is part of a long-term project that monitors a breeding population of Tree swallows in southern Québec (Canada) since 2004. The study system, characterized by an east-west gradient of agricultural intensification, covers an area of 10,200 km<sup>2</sup> and consists of 400 nest boxes uniformly distributed among 40 farms (Fig. 1; see Ghilain and Bélisle (2008) for details on the study system,). All nest boxes were visited every two days during the breeding season (early May

to mid-July). Breeding females and males were captured directly in the nest box during incubation and food provisioning, respectively. For this study, 1150 adult Tree swallows were sampled between 2012 and 2015 (females = 687, males = 463). Nestlings were captured directly in the nest at 16 days-old in 2015 on 6 farms (see Fig. 1). These farms were selected because infected adults were detected at those locations between 2012 and 2014. We determined the sex of adult birds in the field by the presence of a brood patch and subsequently confirmed it with molecular techniques (see Lessard *et al.* (2014) for details). At first capture, each bird was identified with a unique US Fish and Wildlife service aluminum band. A blood sample was taken from the brachial vein of each individual on a qualitative P8 grade filter paper (Thermo Fisher Scientific). Blood samples were dried and stored at room temperature until DNA extractions. For individuals found dead in the study system, a piece of tissue (25 mm<sup>2</sup>) at the base of a leg was taken for DNA extractions and conserved in 70% ethanol. All manipulations were approved by the Université de Sherbrooke Animal Care Committee (protocol number DG 2010-01 and DG 2014-01).



**Figure 2.1** Map of the 40 farms (black circle and triangle) used to sample Tree swallows in southern Québec, Canada. Land cover types are based on a mosaic of classified Landsat-TM satellite images (Canadian Wildlife Service 2004) and include forest cover (dark gray), and intensive cultures (white). Water bodies are shown in light gray. Coordinates are in decimal degrees. This map was created with QGIS 2.0 (QGIS Team Development, 2016)

#### 2.4.2 Molecular analyses

DNA was extracted from blood samples with an overnight proteinase K digestion followed by a salt extraction (Aljanabi and Martinez, 1997). Extracted DNA samples were then checked and quantified on 1% agarose gels. The detection of avian malaria from bird blood samples was performed with a nested PCR, which consists of two successive PCR amplifications (Hellgren et al., 2004). The first amplification targets a conserved section of mitochondrial DNA common to the three genera we studied with the following primers pairs: HaemNF1/HaemNR3 (designed by Hellgren et al. (2004)). This first step increases the performance of the second PCR which has specific primers for the amplification of Plasmodium and Haemoproteus together: HaemF/HaemR2, and Leucocytozoon separately: Haem FL/HaemR2L (Hellgren et al., 2004). The

first PCR was performed in a total volume of 25 µl containing 40–60 ng of genomic DNA, 10mM Tris-HCl (pH=9), 50mM KCl, 0.1 % Triton X-100, 2.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.1mM dNTPs, 0.4 mM of each primer and 1U/µl AmpliTaq Gold (Applied Biosystems). The second PCR was performed with similar conditions, except that we used 5 µl of the first PCR product instead of genomic DNA. The thermal profile for both PCRs consisted of an initial denaturation of 2 minutes at 94 °C followed by 35 cycles of 30 s at 94 °C, 30 s at 50 °C and 45 s at 72 °C and a final elongation period of 10 min at 72 °C. To determine if the PCR amplification was successful, 5 µl of the second PCR product was migrated on a 2% agarose gel stained with ethidium bromide and visualized under UV light. Each batch of PCR amplification contained a positive control (i.e. DNA of a known infected individual) and a negative control (i.e. H<sub>2</sub>O) to control for possible contamination or problems during manipulations (Szöllösi et al., 2008). The presence of an infection was confirmed by the detection of an amplification at ca. 500-bp (478-bp for *Leucocytozoon* and 480-bp for *Plasmodium* and *Haemoproteus* without primers). Repeatability of infection status among years was estimated to assess its temporal stability, by using only individuals captured over 2 years (N=215) and the ICC package (Wolak et al., 2012).

#### 2.4.3 Sequencing and identification of lineages

PCR products from all positive amplifications were sent to Plateforme de séquençage et de génotypage du Centre de Recherche du CHUL (CHUQ, Québec, Canada) for sequencing with an AB 3730xl Data Analyzer (Applied Biosystems). Obtained sequences were compared with those present in the MalAvi database of Haemosporidian avian parasites, which contains more than 2400 lineages (Bensch *et al.*, 2009). Identified sequences were aligned with their closest sequence matches in MalAvi and analyzed using MEGA version 7 (Kumar *et al.*, 2016). The electropherograms of each sequence was visually checked for the presence of sites with double base calling suggesting a mixed infection. All samples with potential mixed infections were reamplified and re-sequenced to validate the presence of mixed infections and identify the lineage of the additional infection (see Matthews *et al.* (2015) for details on this approach).

#### 2.4.4 Landscape characterization

We characterized the proportion of different land covers around each nest box at a large (5-km radius) and a fine (500-m radius) spatial scale. These 5-km and 500-m radii encompass, respectively, the area used by Tree swallows during the food-provisioning period (Ghilain and Bélisle, 2008) and the local environment of the farm (Lagrange *et al.*, 2014). Land cover at the 5-km scale was estimated using a mosaic of geo-referenced and classified Landsat-7 satellite images taken between August 1999 and May 2003 (Canadian Wildlife Service 2004) and ArcView GIS spatial analyst 2.0a (ERSI 2005). At the 500-m scale, land cover was assessed annually in the field by determining visually the crop growing in each field polygon delineated with orthophotos (scale: 1:40,000). Land cover was classified in five categories at both scales: 1) intensive cultures (e.g. corn and soybean), 2) extensive cultures (e.g. pastures and perennial cultures), 3) water bodies, 4) forested areas, and 5) anthropic areas (e.g. buildings and road). We also conducted livestock (i.e. number of horse, cattle and sheep) counts at the beginning of each farm visit within a 500-m radius from the central point of the farm. These counts were then averaged across visits for each farm and livestock category.

#### 2.4.5 Climatic variables

Temperature and precipitation data were collected on each farm every year. Each climatic variable was obtained relative to each bird sampled by using data collected between the start of the field season and the date of the blood sampling. Thus, each climatic variable reflected the conditions that may have affected the infection status of each bird prior to blood sampling. Temperature ( $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ ) was taken every hour with a temperature data logger (Thermocron iButton DS 1992 L; Dallas Semiconductor, Dallas, Texas, USA) installed under the central nest-box on each farm. We used 5 different temperature variables: 1) mean daily temperature 2) mean diurnal temperature (6AM to 8PM, inclusively), 3) mean minimum daily temperature, 4) mean maximum daily temperature, and 5) mean daily temperature variation (i.e. mean maximum daily temperature –

mean minimum daily temperature). Precipitation data ( $\pm 0.5$  mm) was obtained on a 48-h basis using pluviometers installed on each farm.

#### *2.4.6 Bird population density and diversity index*

We used three indices estimating the availability of bird hosts on and surrounding each farm. First, we determined the proportion of nest-boxes (e.g. avian density) occupied by Tree swallows and other cavity nesting species within a 15-km radius around each farm. A nest-box was considered occupied when at least one egg was laid during the breeding season. A 15-km radius was used to consider the territory covered by Tree swallows when searching for extra-pair copulations (see Lessard *et al.* (2014) for details). In addition, we estimated the total farmland bird abundance as well as their species richness and diversity (i.e. Shannon's equitability) based on point counts conducted on each farm during the breeding season of 2004. At least six 5-min point counts were conducted from the central point of each farm during which birds from a pre-established species list (see Table A1) were counted within an unlimited radius.

#### *2.4.7 Statistical analyses*

We used mixed logistic regression models to quantify the influence of environmental variables on the avian malaria infection status of Tree swallows (binomial factor: 0 for uninfected and 1 for infected). For both age classes (nestlings and adults), we assessed infection status patterns for all parasite genera combined and for each parasite genus detected separately. All explanatory variables were standardized (zero mean, unit variance) before model selection (see Table A2 and A3). Explanatory variables were selected with a backward selection procedure ( $\alpha = 0.05$ ) and their inclusion/deletion was confirmed at each step by using a likelihood ratio test (LRT). Farm and nest-box identities were also included in initial models and tested for significance as random variables with LRTs. Only identity of nest-box was kept in nestling models. For individuals with repeated

records (N=306), we used only the data obtained at first capture. All variables that were highly correlated ( $r > 0.8$ ) or with high variance inflation factors ( $VIF > 3$ ) were removed from models to avoid collinearity (see Table A4 and A5 for correlation coefficients). All statistical analyses were performed in R 3.1.2 (R Core Team 2016), with the lme4 package (Bates *et al.*, 2015). The estimation of variance explained ( $R^2$ ) by the mixed models was obtained with the methods described in Nakagawa and Schielzeth (2013), while the method presented in Nagelkerke (1991) was used for the others models.

## 2.5 Results

### 2.5.1 Prevalence and lineage diversity

We found a low level of avian malaria prevalence in adult Tree swallows for all genera combined between 2012 and 2015 (19% of 1562 individuals; Table 1 and Fig. 2). Prevalence for Plasmodium and Leucocytozoon were 7.9% (N=125) and 9.9%, respectively (N=155; Table 1). We found no infection by Haemoproteus (Table 1). Relatively similar levels of overall prevalence were observed for nestlings (17%) and for each genus (Plasmodium: 9.2%; Leucocytozoon: 5.5%; Table 1). Detection of avian malaria in nestlings confirmed its transmission on the breeding sites. Overall, 312 lineages were confirmed (from 87% of sequences analysed; Table 2). We found 8 and 2 known lineages for Plasmodium and Leucocytozoon, respectively (Table 2). CB1 and SEIAUR01 were the most common known lineages in both adults and nestlings (Table 2). A total of 22 individuals (18 adults and 4 nestlings) had a mixed infection by parasites either of the same or of different genus (e.g. Plasmodium-Leucocytozoon; see Table 3).



**Table 2.1** Summary of individuals analysed and infected by avian malaria in breeding Tree swallows (*Tachycineta bicolor*) sampled in southern Québec, Canada. Adults were sampled from 2012 to 2015 and nestlings in 2015 only. Prevalence corresponds to the overall proportion of infected individuals.

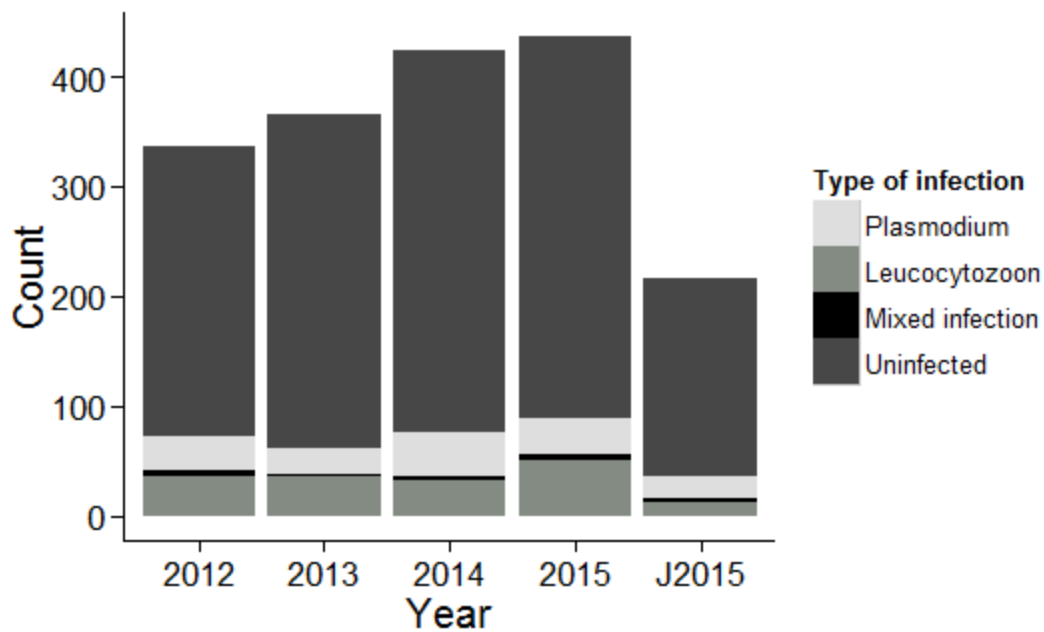
	ADULTS					NESTLINGS	TOTAL
	2012	2013	2014	2015	Total	2015	
<i>Plasmodium</i>	30	24	40	31	125	20	145
<i>Leucocytozoon</i>	37	36	32	50	155	12	167
Simple infection	67	60	72	81	280	32	312
Mixed infection	5	2	4	7	18	4	22
Infected individuals	72	62	76	88	298	36	334
Uninfected individuals	264	304	347	349	1264	181	1445
Total	336	366	423	437	1562	217	1779
Prevalence	0.21	0.17	0.18	0.20	0.19	0.17	0.19

**Table 2.2** Summary of malaria parasite lineages detected in adult Tree swallows (*Tachycineta bicolor*) from 2012 to 2015 and in nestlings for 2015.

LINEAGES	ADULTS					NESTLINGS	TOTAL
	2012	2013	2014	2015	Total	2015	
<i>Plasmodium</i>							
BT7	10	12	13	11	46	0	46
CATUST05	0	0	0	2	2	3	5
GEOTRI09	5	3	6	10	24	0	24
PADOM11	0	0	0	0	0	1	1
SEIAUR01	6	11	12	11	40	20	60
SGS1	1	0	0	0	1	0	1
STVAR04	1	0	0	0	1	0	1
WW3	0	0	0	0	0	1	1
Unknown	9	0	12	5	26	0	26
<i>Leucocytozoon</i>							
CB1	37	32	32	55	156	15	171
TABI09	1	0	1	0	2	0	2
Unknown	7	6	4	1	18	0	18
						TOTAL	356

**Table 2.3** Number of individuals for each type of mixed infections of avian malaria detected in adult Tree swallows (*Tachycineta bicolor*) from 2012 to 2015 and nestlings from 2015.

MIXED INFECTIONS	ADULTS					NESTLINGS	TOTAL
	2012	2013	2014	2015	Total	2015	
<i>Plasmodium-Plasmodium</i>	0	0	0	1	1	1	2
<i>Plasmodium-Leucocytozoon</i>	2	2	2	6	12	3	15
<i>Leucocytozoon-Leucocytozoon</i>	3	0	2	0	5	0	5
Total	5	2	4	7	18	4	22
Number of lineages	10	4	8	14	36	8	44



**Figure 2.2** Annual count of each avian malaria genus detected in Tree swallow adults (2012 to 2015) and nestlings (J2015) in southern Québec, Canada.

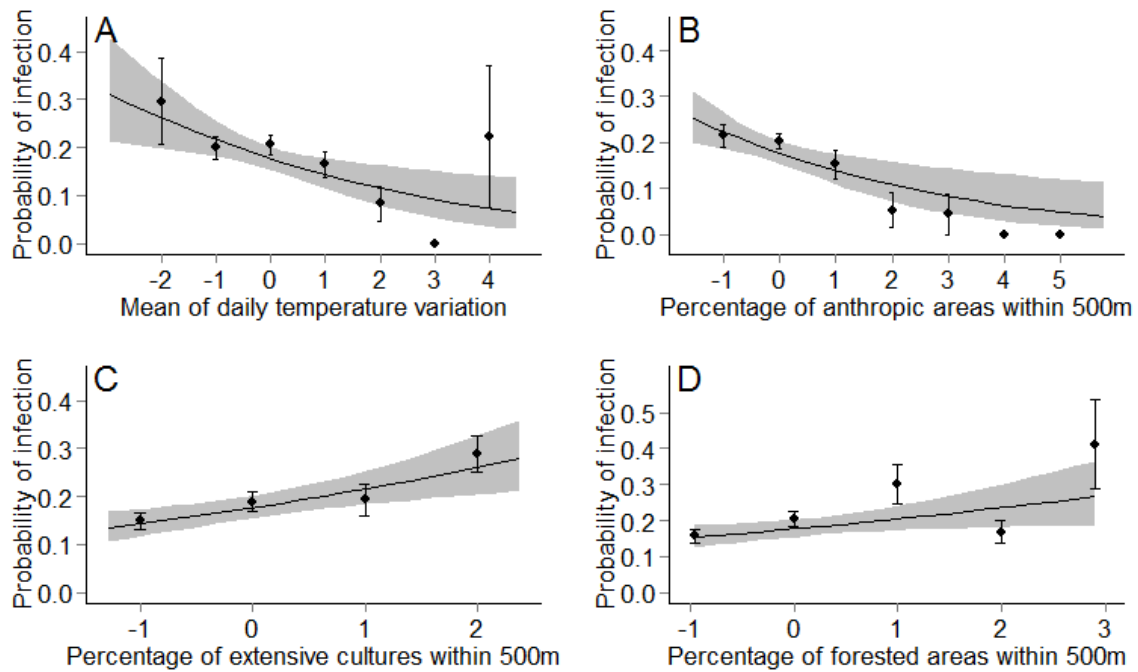
### 2.5.2 Environmental effects

Malaria prevalence in adult Tree swallows, all parasite genera combined, was negatively related to the mean daily temperature variation and the percentage of anthropic areas within 500m (Fig. 3A, B). On the other hand, the percentage of extensive cultures and of forested areas within 500m were both positively related to the probability of infection (Fig. 3C, D and Table A6). However, analyses conducted separately for *Plasmodium* and *Leucocytozoon* revealed that infection probability by the former was only affected by the percentage of anthropic areas within 500m (Fig. 4A and Table A6), whereas infection probability by the latter was affected the mean daily temperature variation as well as by the percentage of extensive cultures and of forested areas within 500m (Fig. 4B-D and Table A6).

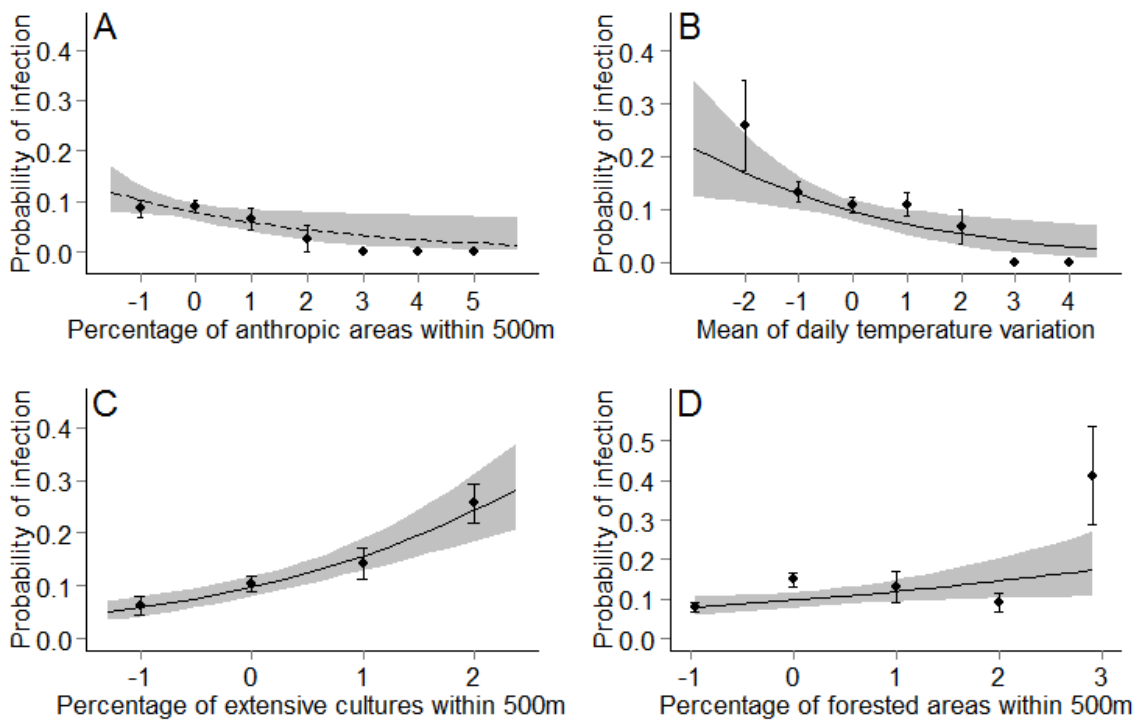
In nestlings, the mean amount of precipitation increased the probability of infection by all genera combined (Fig. 5 and Table A7). In this analysis, nest-box identity explained 32% of the total variance in infection status. Analyses of the probability of infection conducted separately for *Plasmodium* and *Leucocytozoon* revealed that none of the variables we considered had a significant effect on malaria prevalence in nestlings (Table A7).

### 2.5.3 Variation in infection status over time

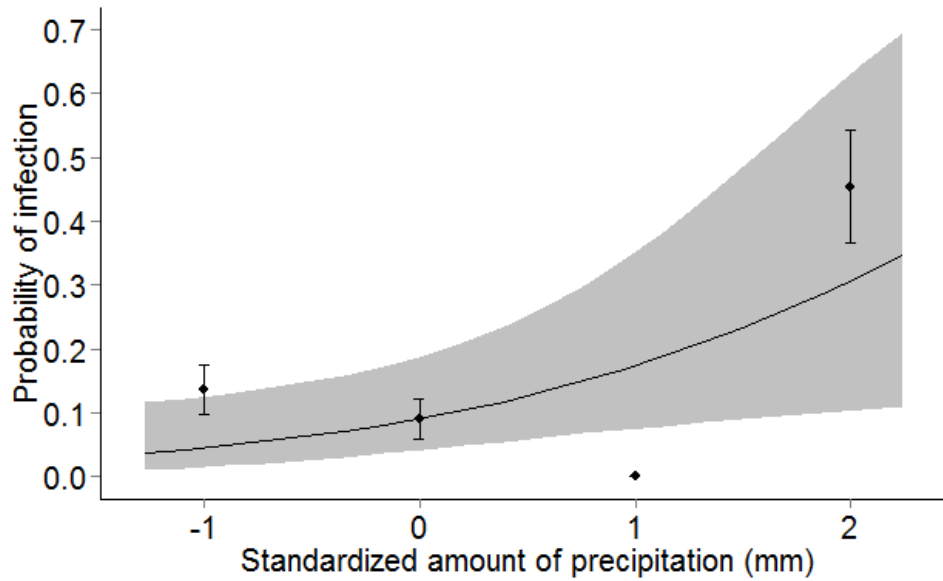
Between 2012 and 2015, 306 adults were captured in more than one year (2 years: N=215, 3 years: N=67, and 4 years: N=24). From individuals having at least one positive status of infection (N=100), 30% (N=30) gained an infection, compared to 28% (N=28) who lost the infection, and another 11% (N=11) who changed infection status more than once during the sampling period. Finally, 31% (N=31) remained infected at each capture over the years. For the 215 individuals captured in 2 years, the probability to maintaining the same status of infection between the first and the second capture was moderate (repeatability of infection status:  $r = 0.47$ , 95% CI [0.36 – 0.57]).



**Figure 2.3** Relationship between the probability of infection (black dots represent mean  $\pm$  standard error) by *Plasmodium* and/or *Leucocytozoon* and A) Mean of daily temperature variation, B) Percentage of anthropic areas within 500m, C) Percentage of extensive cultures within 500m, and D) Percentage of forested areas within 500m in adult Tree swallows, southern Québec, Canada, 2012-2015. Gray areas depict the 95% confidence intervals of predictions. All variables were standardized. Final model  $R^2 = 0.05$



**Figure 2.4** Relationship between the probability of infection (black dots represent mean  $\pm$  standard error) by *Plasmodium* (final model  $R^2 = 0.01$ , A; dashed line) or *Leucocytozoon* (final model  $R^2 = 0.09$ , B-D; solid line) and standardized environmental variables: A) Percentage of anthropic areas within 500m, B) Mean of daily temperature variation, C) Percentage of extensive cultures within 500m, and D) Percentage of forested areas within 500m in adult Tree swallows, southern Québec, Canada, 2012-2015. Gray areas depict the 95% confidence intervals of predictions.



**Figure 2.5** Relationship between the probability of infection (black dots represent mean  $\pm$  standard error) by *Plasmodium* and/or *Leucocytozoon* and the standardized mean amount of precipitation (mm) in nestling Tree swallows, southern Québec, Canada, 2015. Gray areas depict the 95% confidence intervals of predictions. Final model marginal  $R^2 = 0.10$ .

## 2.6 Discussion

Understanding how anthropic activities and environmental changes interact to influence parasite prevalence is critical given the increasing number of wild populations affected by human activities. Here, we detected a low prevalence and a moderate lineage diversity of avian malaria in a declining wild population of Tree swallows. We confirmed that transmission can occur on the breeding grounds of this migratory species and that the infection status was related to several environmental variables, including the relative cover in anthropic areas and in extensive cultures. However, these environmental characteristics affected avian malaria prevalence differently depending on the parasites' genus. Finally, we also observed changes in infection status across years for some individuals suggesting that they can either gain or suppress infections.

### 2.6.1 Parasite prevalence

The Tree swallow population we studied showed a low prevalence (19%) of infection by all avian malaria parasite genera combined. There is little published information available to compare the prevalence observed in our study system with that of other Tree swallow populations. Yet, most studies that assessed avian malaria prevalence in Tree swallows reported low prevalence or absence of infections (Table A8). Similar patterns of relatively low prevalence were also reported in other species of the *Hirundinidae* family (prevalence range : [0 - 33%]; Oakgrove *et al.*, 2014; Medeiros *et al.*, 2015; Moens *et al.*, 2016; Ellis *et al.*, 2017). This is concordant with the observation that aerial insectivores tend to have low prevalence, likely as a result of the difficulties that insect vectors experience in order to feed on these very mobile birds (prevalence range for other insectivorous passerines: [0 - 75%]; review from Greiner *et al.*, 1975; see also: Szymanski and Lovette (2005)). However, it should be noted that most of the previous studies conducted on Tree swallows were located at lower latitudes and had very low sample sizes (N<10) to assess prevalence with confidence (see Table A8). One exception is the study by Szymanski and Lovette (2005) who used an experimental design comparable to our study in terms of bird capture technique and parasite detection method (see Table A8). Despite a lower sample size (N=89) and a shorter monitoring period (i.e. 1 year) than in our study, they found a higher global prevalence in Tree swallows breeding near the center of New York state, USA (48%; see Table A8; Szymanski and Lovette, 2005). Given that local prevalence tends to be stable over time (Fallon *et al.*, 2004; Ricklefs *et al.*, 2005), as it was in our study system, these results suggest large-scale spatial variation in avian malaria prevalence among Tree swallow populations.

We also documented a low prevalence (17%) in nestling Tree swallows confirming that avian malaria transmission can occur during the breeding season at this northern latitude and even in subarctic regions (see also: Oakgrove *et al.*, 2014). Since prevalence in nestlings was obtained from a small sample size (N=217) collected early in the breeding season, our assessment could slightly underestimate the prevalence that could be observed/detected at the end of the season. Previous studies also documented avian malaria transmission in North America by the identification of parasites in juvenile migratory birds (Ricklefs *et al.*, 2005; Szymanski and Lovette, 2005; Medeiros



*et al.*, 2015). In particular, the study of Szymanski and Lovette (2005), conducted approximately 500 km south of our study system (Freeville, NY, USA), also detected avian malaria in juvenile Tree swallows. Furthermore, some avian malaria lineages detected in blood meals of trapped mosquitoes in the study of Kimura *et al.* (2010), in Ithaca, NY, USA, were also identified in our Tree swallow population (e.g. PADOM11 and SEIAUR01, see Table 2), suggesting that some common vectors in North America can transmit lineages detected in our study system.

### 2.6.2 Parasite diversity

We found 8 different lineages of *Plasmodium* and 2 lineages of *Leucocytozoon*. Higher diversity of *Plasmodium* lineages compare to *Leucocytozoon* is concordant with its general low degree of host fidelity that promotes infection of a large array of migratory birds (Valkiūnas, 2005; Hellgren *et al.*, 2007). *Leucocytozoon* parasites, on the other hand, tend to be more specialised through particular feeding preferences and developmental environmental conditions of their specific vectors, which limit their contact with numerous avian species (Malmqvist *et al.*, 2004; Hellgren *et al.*, 2008; Svensson-Coelho *et al.*, 2016). However, the degree of specificity can vary greatly between lineages of a given genus ranging from a parasite lineage specializing on a single host species to a lineage found in a large diversity of hosts (for example CB1 is found in different species from both Europe and North America; see Table A9) (Hellgren, 2005; Medeiros *et al.*, 2013). Based on the MalAvi database, all the lineages we amplified were detected in North America, except for SGS1 (South America), and detected in Passeriformes, except for STVAR04 (Strigiformes) (Table A9). The two most abundant lineages in our study system, CB1 and SEIAUR01, were also detected in other Tree swallow populations (e.g. CB1: Murdock, 2005; SEIAUR01: Beadell *et al.*, 2006). Six lineages (e.g. STVAR04, TABI09, CATUST05, PADOM11, SGS1 and WW3) were rare in our study system, each represented < 2% of all lineages detected. The presence of rare lineages can be the result of sporadic spillovers if competent generalist vectors and permanent reservoir generalist lineage populations are present in contact zones (Power and Mitchell, 2004; Ricklefs *et al.*, 2004; Moens *et al.*, 2016). Contact zones both on breeding sites and wintering grounds can act like a transmission corridor between host species (Reullier *et al.*, 2006).

Lineage competition could also explain the presence of rare lineages that were excluded by more abundant ones in the host organism (Svensson-Coelho *et al.*, 2016). Also, more virulent lineages can lead to higher mortality rates of migratory birds before their arrival on breeding sites, resulting in lower prevalence during the reproduction (Bensch *et al.*, 2007).

We found mixed infection in only 1.4% of individuals which was rather surprising given that those are generally common in wild avian populations (Pérez-Tris and Bensch, 2005; Loiseau *et al.*, 2010; Palinauskas *et al.*, 2011). The low rate of mixed infections can be the result of synergic interactions between cohabiting lineages that enhance the virulence and decrease host survival rates (Bensch *et al.*, 2007; Marzal *et al.*, 2008; Palinauskas *et al.*, 2011; Zehtindjiev *et al.*, 2012b). Competition between lineages and activation of the immune system by the first parasite infecting a host can also prevent the establishment of other parasites (Pérez-Tris and Bensch, 2005; Bensch *et al.*, 2007; Palinauskas *et al.*, 2011). However, it should be noted that the low rate of mixed infections encountered may represent an underestimation given the possible low detection capacity of such type of infection by PCR methods we used (Valkiūnas *et al.*, 2006; Synek *et al.*, 2013; Bernotienė *et al.*, 2016). Indeed, preferential amplifications by using primers with greater affinity and/or high intensity of infection for some lineages can result in the low detection of mixed infections (Pérez-Tris and Bensch, 2005; Valkiūnas *et al.*, 2006; Bensch *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2009; Zehtindjiev *et al.*, 2012b; Bernotienė *et al.*, 2016).

### 2.6.3 Environmental effects

Prevalence was modulated by different environmental factors depending on the parasite genus. This is not surprising given that vector species differ in their optimal environmental requirements during their larval and adult stages of development (Patz *et al.*, 2000; Gonzalez-Quevedo *et al.*, 2014; Sehgal, 2015). For example, climatic factors have been previously identified as major determinants of vector-borne parasite risks (Paaijmans *et al.*, 2009, 2010; Garamszegi, 2011; Colinet *et al.*, 2015). In the population of Tree swallows that we studied, avian malaria prevalence was negatively related to daily temperature fluctuations. Mosquitoes undergo spatial and temporal

temperature variations across all of their life stages and those fluctuations may affect these vectors' biology depending on their intensity (Carrington *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2014). For instance, Paaijmans *et al.* (2010) associated a decrease in vector and parasite development rates and an increase in mosquito mortality rates with wide fluctuations around the mean high temperatures in tropical regions. These results were subsequently supported by many other studies that also showed low malaria prevalence under similar climatic conditions (Blanford *et al.*, 2013; Paaijmans *et al.*, 2013; Estay *et al.*, 2014; Colinet *et al.*, 2015; Davies *et al.*, 2016; Rund *et al.*, 2016). However, none of these studies were conducted in temperate regions, making it difficult to compare with our study system. Further research is needed to assess if similar effects of temperature fluctuations on prevalence are observed in other populations evolving under temperate climatic conditions.

Anthropic areas were associated with lower prevalence of avian malaria suggesting that parasite transmission patterns were altered by human presence or activities. This supports the findings of previous studies that observed a decrease of avian malaria infection rates due to anthropic perturbations that led to a deterioration of ecosystems and potentially affected the abundance and richness of hosts and vectors (Patz *et al.*, 2000; Bradley and Altizer, 2007; Okanga *et al.*, 2013; Fourcade *et al.*, 2014; Sehgal, 2015). In our study system, higher levels of drainage, generally associated with human activities, may have contributed to the diminution of transmission rates due to the loss of appropriate breeding sites for vectors (Sérandour *et al.*, 2007). Habitat perturbations can also alter interspecific competition and feeding habits of vectors implicated in parasite transmission, resulting in decreased prevalence (Bonneaud *et al.*, 2009; Chasar *et al.*, 2009). Other landscape characteristics, such as the percentage of forested areas and extensive cultures within 500m, were associated with higher avian malaria prevalence. These types of land covers correspond to less perturbed environments and are characteristic of heterogeneous agricultural landscapes with low pesticide inputs (Ghilain and Bélisle, 2008). The vegetation cover of these habitats tends to support greater vector and host abundances, and may thereby facilitate parasite transmission (Mercer *et al.*, 2005; Bonneaud *et al.*, 2009; Crowder *et al.*, 2013; Roiz *et al.*, 2015). For example, Bonneaud *et al.* (2009) have shown that high vegetation density can better protect weak birds infected by avian malaria from predation when breeding under poor environmental conditions.

Contrary to our expectations, the relative amount of water bodies as well as avian population density and diversity did not affect the prevalence of avian malaria in Tree swallows. The relatively large spatial scales used in our analysis may have prevented the detection of an effect of water bodies on infection status. Indeed, Roiz *et al.* (2015) highlighted the importance of temporary pools in vector development and the difficulty to detect them at large spatial scales. Usually, avian density and diversity are key factors in the transmission of vector-borne parasites (Keesing *et al.*, 2006; Fourcade *et al.*, 2014; Ellis *et al.*, 2017). Dense host populations increase vector-host encounter rates that result in contagion enhancement (Ellis *et al.*, 2017). However, an over or under-utilization of hosts by vectors and a lack of parasitic compatibility with some avian species may also limit parasite transmission in specific regions despite a high avian density (Ellis *et al.*, 2017).

The amount of precipitation was the only environmental factor that positively affected the probability of infection in nestlings. Rainfall provides the humid environment and temporary pools that are essential for the survival and reproduction of vectors, and subsequently, for avian malaria transmission (Patz *et al.*, 2000; Mercer *et al.*, 2005; Galardo *et al.*, 2009; Hernández-Lara *et al.*, 2017). It should be noted that nest-box identity explained 32% of the total variance in this analysis, suggesting a high amount of variation among nest-boxes, which may reflect fine-scale environment variation that can impinge on the probability of infection. The fact that different environmental variables affected juveniles and adults should be interpreted with caution given our more limited sampling of nestlings. Further analysis with nestling samples covering the whole study area across multiple years are needed for a better understanding of the mechanisms responsible for avian malaria transmission at this stage.

#### *2.6.4 Variation in infection status over time*

We observed infection status variation in 69 individuals, of which 11 showed multiple changes across years. Variations in infection status suggest that some individuals have the ability to recover from the infection and to develop immunity against future infections (Grillo *et al.*, 2012; Hellgren

*et al.*, 2013; Hammers *et al.*, 2016). Different levels of susceptibility to blood infections are possibly explained by genetic resistance variations among individuals (Westneat and Birkhead, 1998; Hasselquist *et al.*, 2007). Also, Hellgren *et al.* (2013) suggested that the detection of avian malaria parasites in the blood stream can depend on the transmission strategies and circannual adaptations specifically associated with each parasite lineage. Indeed, prevalence patterns can vary greatly between and within parasite genus depending on transmission periods that are associated to the abundance of compatible vectors on breeding or wintering grounds, or both (Hellgren *et al.*, 2013). Furthermore, dormant parasites in host tissues and very low levels of blood circulating malarial parasites may not be detected by PCR screening (Hellgren *et al.*, 2013; Hammers *et al.*, 2016), and may therefore be responsible for a proportion of the variance in infection status both between and within individual hosts.

#### 2.6.5 Conclusion

Overall, a low prevalence and a moderate lineage diversity of avian malaria was observed in our declining Tree swallow population. We also found that climatic and landscape characteristics are important determinants of avian malaria prevalence and that the effect of these variables differs according to the parasite genus. More interestingly, we showed the implication of human activities, such as agriculture and urbanization, on the spatial distribution of avian malaria. Host-parasite relationships are very complex and our results generate many questions regarding the factors determining the status of avian malaria infections. A large part of the variation in infection status remained unexplained in our models, suggesting that other variables such as intrinsic factors (e.g. age and sex) are at play in determining avian malaria prevalence in our study system. Further studies are thus needed before we can better understand the role of vector-borne parasites on the decline of avian populations in temperate environments.

## **2.7 Acknowledgements**

We want to thank every graduate students and field and laboratory assistants who have contributed to the collection of data since the beginning of the Tree swallow Project. A special thanks to H el ene Presseault-Gauvin, Nicolas Bousquet and Chlo e Martineau who have participated to the laboratory analysis specific to this project. This research would not be possible without the participation of 40 farmers who generously provide access to their land each year.

## **2.8. Financial support**

This work was supported by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) discovery grant to DG (grant number: 327312), by a Fonds de Recherche du Qu ebec—Nature et Technologies (FRQNT) team research project grant to DG, FP and MB (grant number: 167001), and by the Canada Research Chairs program to FP. AT was supported by funding from Universit e de Sherbrooke.

## 2.9 References

**Aljanabi, S. M. and Martinez, I.** (1997). Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research* **25**, 4692–4693.

**Asghar, M., Hasselquist, D., Hansson, B., Zehtindjiev, P., Westerdahl, H. and Bensch, S.** (2015). Hidden costs of infection: Chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science* **347**, 436–438. doi:10.1126/science.1261121.

**Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. and Walker, S.** (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**, 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

**Beadell, J. S., Ishtiaq, F., Covas, R., Melo, M., Warren, B. H., Atkinson, C. T., Bensch, S., Graves, G. R., Jhala, Y. V, Peirce, M. A., Rahmani, A. R., Fonseca, D. M. and Fleischer, R. C.** (2006). Global phylogeographic limits of Hawaii's avian malaria. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**, 2935–2944. doi:10.1098/rspb.2006.3671.

**Bensch, S. and Åkesson, S.** (2003). Temporal and Spatial Variation of Hematozoans in Scandinavian Willow Warblers. *Journal of Parasitology* **89**, 388–391. doi:http://dx.doi.org/10.1645/0022-3395(2003)089[0388:TASVOH]2.0.CO;2.

**Bensch, S., Waldenström, J., Jonzén, N., Westerdahl, H., Hansson, B., Sejberg, D. and Hasselquist, D.** (2007). Temporal dynamics and diversity of avian malaria parasites in a single host species. *The Journal of Animal Ecology* **76**, 112–122. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01176.x.

**Bensch, S., Hellgren, O. and Pérez-Tris, J.** (2009). MalAvi: a public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages.

*Molecular Ecology Resources* **9**, 1353–1358. doi:10.1111/j.1755-0998.2009.02692.x.

**Benton, T. G., Bryant, D. M., Cole, L. and Crick, H. Q. P.** (2002). Linking agricultural practice to insect and bird populations: A historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology* **39**, 673–687. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00745.x.

**Bernotienė, R., Palinauskas, V., Iezhova, T., Murauskaitė, D. and Valkiūnas, G.** (2016). Avian haemosporidian parasites (Haemosporida): A comparative analysis of different polymerase chain reaction assays in detection of mixed infections. *Experimental Parasitology* **163**, 31–37. doi:10.1016/j.exppara.2016.01.009.

**Blanford, J. I., Blanford, S., Crane, R. G., Mann, M. E., Paaijmans, K. P., Schreiber, K. V and Thomas, M. B.** (2013). Implications of temperature variation for malaria parasite development across Africa. *Scientific Reports* **3**, 1300. doi:10.1038/srep01300.

**Bonneaud, C., Sepil, I., Milá, B., Buermann, W., Pollinger, J., Sehgal, R. N. M., Valkiūnas, G., Iezhova, T. A., Saatchi, S. and Smith, T. B.** (2009). The prevalence of avian *Plasmodium* is higher in undisturbed tropical forests of Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* **25**, 439–447. doi:10.1017/S0266467409006178.

**Bradley, C. A. and Altizer, S.** (2007). Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 95–102. doi:10.1016/j.tree.2006.11.001.

**Canadian Wildlife Service** (2004). Occupation du sol à partir des images classifiées Landsat-7, Sud du Québec, 1999-2003. Environnement Canada, région du Québec, Québec, Canada.

**Carrington, L. B., Seifert, S. N., Willits, N. H., Lambrechts, L. and Scott, T. W.** (2013). Large diurnal temperature fluctuations negatively influence *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) life-



history traits. *Journal of Medical Entomology* **50**, 43–51. doi:10.1603/me11242.

**Chasar, A., Loiseau, C., Valkiūnas, G., Iezhova, T., Smith, T. B. and Sehgal, R. N. M.** (2009). Prevalence and diversity patterns of avian blood parasites in degraded African rainforest habitats. *Molecular Ecology* **18**, 4121–4133. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04346.x.

**Chiron, F., Chargé, R., Julliard, R., Jiguet, F. and Muratet, A.** (2014). Pesticide doses, landscape structure and their relative effects on farmland birds. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **185**, 153–160. doi:10.1016/j.agee.2013.12.013.

**Clinchy, M., Zanette, L., Boonstra, R., Wingfield, J. C. and Smith, J. N. M.** (2004). Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**, 2473–2479. doi:10.1098/rspb.2004.2913.

**Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P. and Renault, D.** (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology* **60**, 123–140. doi:10.1146/annurev-ento-010814-021017.

**Coors, A., Decaestecker, E., Jansen, M. and De Meester, L.** (2008). Pesticide exposure strongly enhances parasite virulence in an invertebrate host model. *Oikos* **117**, 1840–1846. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.17028.x.

**Crowder, D. W., Dykstra, E. A., Brauner, J. M., Duffy, A., Reed, C., Martin, E., Peterson, W., Carrière, Y., Dutilleul, P. and Owen, J. P.** (2013). West Nile virus prevalence across landscapes is mediated by local effects of agriculture on vector and host communities. *PLoS ONE* **8**, e55006. doi:10.1371/journal.pone.0055006.

**Davies, C., Coetzee, M. and Lyons, C. L.** (2016). Effect of stable and fluctuating temperatures

on the life history traits of *Anopheles arabiensis* and *An. quadriannulatus* under conditions of inter- and intra-specific competition. *Parasites & Vectors* **9**, 342. doi:10.1186/s13071-016-1630-2.

**Dawson, R. D. and Bortolotti, G. R.** (2000). Effects of Hematozoan parasites on condition and return rates of American Kestrels. *The Auk* **117**, 373–380. doi:10.2307/4089719.

**Dunn, J. C., Goodman, S. J., Benton, T. G. and Hamer, K. C.** (2013). Avian blood parasite infection during the non-breeding season: an overlooked issue in declining populations? *BioMed Central Ecology* **13**, 30. doi:10.1186/1472-6785-13-30.

**Ellis, V. A., Collins, M. D., Medeiros, M. C. I., Sari, E. H. R., Coffey, E. D., Dickerson, R. C., Lugarini, C., Stratford, J. A., Henry, D. R., Merrill, L., Matthews, A. E., Hanson, A. A., Roberts, J. R., Joyce, M., Kunkel, M. R. and Ricklefs, R. E.** (2015). Local host specialization, host-switching, and dispersal shape the regional distributions of avian haemosporidian parasites. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**, 11294–11299. doi:10.1073/pnas.1515309112.

**Ellis, V. A., Medeiros, M. C. I., Collins, M. D., Sari, E. H. R., Coffey, E. D., Dickerson, R. C., Lugarini, C., Stratford, J. A., Henry, D. R., Merrill, L., Matthews, A. E., Hanson, A. A., Roberts, J. R., Joyce, M., Kunkel, M. R. and Ricklefs, R. E.** (2017). Prevalence of avian haemosporidian parasites is positively related to the abundance of host species at multiple sites within a region. *Parasitology Research* **116**, 73–80. doi:10.1007/s00436-016-5263-3.

**Estay, S. A., Lima, M. and Bozinovic, F.** (2014). The role of temperature variability on insect performance and population dynamics in a warming world. *Oikos* **123**, 131–140. doi:10.1111/j.1600-0706.2013.00607.x.

**Fallon, S. M., Ricklefs, R. E., Latta, S. C. and Bermingham, E.** (2004). Temporal stability of

insular avian malarial parasite communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**, 493–500. doi:10.1098/rspb.2003.2621.

**Fourcade, Y., Keišs, O., Richardson, D. S. and Secondi, J.** (2014). Continental-scale patterns of pathogen prevalence: a case study on the corncrake. *Evolutionary Applications* **7**, 1043–1055. doi:10.1111/eva.12192.

**Galardo, A. K. R., Zimmerman, R. H., Lounibos, L. P., Young, L. J., Galardo, C. D., Arruda, M. and D’Almeida Couto, A. A. R.** (2009). Seasonal abundance of anopheline mosquitoes and their association with rainfall and malaria along the Matapí River, Amapí, Brazil. *Medical and Veterinary Entomology* **23**, 335–349. doi:10.1111/j.1365-2915.2009.00839.x.

**Garamszegi, L. Z.** (2011). Climate change increases the risk of malaria in birds. *Global Change Biology* **17**, 1751–1759. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02346.x.

**Ghilain, A. and Bélisle, M.** (2008). Breeding success of Tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecological Applications* **18**, 1140–1154. doi:10.1890/07-1107.1.

**Gonzalez-Quevedo, C., Davies, R. G. and Richardson, D. S.** (2014). Predictors of malaria infection in a wild bird population: landscape-level analyses reveal climatic and anthropogenic factors. *The Journal of Animal Ecology* **83**, 1091–1102. doi:10.1111/1365-2656.12214.

**Greiner, E. C., Bennett, G. F., White, E. M. and Coombs, R. F.** (1975). Distribution of the avian hematozoa of North America. *Canadian Journal of Zoology* **53**, 1762–1787. doi:10.1139/z75-211.

**Grillo, E. L., Fithian, R. C., Cross, H., Wallace, C., Viverette, C., Reilly, R. and Mayer, D. C. G.** (2012). Presence of *Plasmodium* and *Haemoproteus* in breeding Prothonotary warblers (*Protonotaria citrea*: Parulidae): temporal and spatial trends in infection prevalence. *Journal of*

*Parasitology* **98**, 93–102. doi:10.1645/GE-2780.1.

**Gudex-Cross, D., Barraclough, R. K., Brunton, D. H. and Derraik, J. G. B.** (2015). Mosquito Communities and Avian Malaria Prevalence in Silvereyes (*Zosterops lateralis*) within forest edge and interior habitats in a New Zealand regional park. *EcoHealth* **12**, 432–440. doi:10.1007/s10393-015-1039-y.

**Hallmann, C. A., Foppen, R. P. B., van Turnhout, C. A. M., de Kroon, H. and Jongejans, E.** (2014). Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* **511**, 341–343. doi:10.1038/nature13531.

**Hammers, M., Komdeur, J., Kingma, S. A., Hutchings, K., Fairfield, E. A., Gilroy, D. L. and Richardson, D. S.** (2016). Age-specific haemosporidian infection dynamics and survival in Seychelles warblers. *Scientific Reports* **6**, 29720. doi:10.1038/srep29720.

**Hart, J. D., Milsom, T. P., Fisher, G., Wilkins, V., Moreby, S. J., Murray, A. W. A. and Robertson, P. A.** (2006). The relationship between yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *Journal of Applied Ecology* **43**, 81–91. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01103.x.

**Hasselquist, D., Östman, Ö., Waldenström, J. and Bensch, S.** (2007). Temporal patterns of occurrence and transmission of the blood parasite *Haemoproteus payevskyi* in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology* **148**, 401–409. doi:10.1007/s10336-007-0144-2.

**Hatchwell, B. J., Wood, M. J., Anwar, M., Chamberlain, D. E. and Perrins, C. M.** (2001). The haematozoan parasites of European blackbirds *Turdus merula*: associations with host condition. *Ibis* **143**, 420–426.

**Hellgren, O.** (2005). The occurrence of haemosporidian parasites in the Fennoscandian bluethroat (*Luscinia svecica*) population. *Journal of Ornithology* **146**, 55–60. doi:10.1007/s10336-004-0055-4.

**Hellgren, O., Waldenström, J. and Bensch, S.** (2004). A new PCR assay for simultaneous studies of *Leucocytozoon*, *Plasmodium*, and *Haemoproteus* from avian blood. *The Journal of Parasitology* **90**, 797–802. doi:10.1645/GE-184R1.

**Hellgren, O., Waldenström, J., Pérez-Tris, J., Szöllösi, E., Hasselquist, D., Krizanauskiene, A., Ottosson, U. and Bensch, S.** (2007). Detecting shifts of transmission areas in avian blood parasites - a phylogenetic approach. *Molecular Ecology* **16**, 1281–1290. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03227.x.

**Hellgren, O., Bensch, S. and Malmqvist, B.** (2008). Bird hosts, blood parasites and their vectors - associations uncovered by molecular analyses of blackfly blood meals. *Molecular Ecology* **17**, 1605–1613. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03680.x.

**Hellgren, O., Wood, M. J., Waldenström, J., Hasselquist, D., Ottosson, U., Stervander, M. and Bensch, S.** (2013). Circannual variation in blood parasitism in a sub-Saharan migrant passerine bird, the garden warbler. *Journal of Evolutionary Biology* **26**, 1047–1059. doi:10.1111/jeb.12129.

**Hernández-Lara, C., González-García, F. and Santiago-Alarcon, D.** (2017). Spatial and seasonal variation of avian malaria infections in five different land use types within a Neotropical montane forest matrix. *Landscape and Urban Planning* **157**, 151–160. doi:10.1016/j.landurbplan.2016.05.025.

**Holmstrup, M., Bindsbøl, A.-M., Oostingh, G. J., Duschl, A., Scheil, V., Köhler, H.-R., Loureiro, S., Soares, A. M. V. M., Ferreira, A. L. G., Kienle, C., Gerhardt, A., Laskowski, R.,**

**Kramarz, P. E., Bayley, M., Svendsen, C. and Spurgeon, D. J.** (2010). Interactions between effects of environmental chemicals and natural stressors: A review. *Science of the Total Environment* **408**, 3746–3762. doi:10.1016/j.scitotenv.2009.10.067.

**Jobin, B., DesGranges, J.-L. and Boutin, C.** (1996). Population trends in selected species of farmland birds in relation to recent developments in agriculture in the St. Lawrence Valley. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **57**, 103–116. doi:10.1016/0167-8809(96)01016-X.

**Keesing, F., Holt, R. D. and Ostfeld, R. S.** (2006). Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters* **9**, 485–498. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00885.x.

**Kimura, M., Darbro, J. M. and Harrington, L. C.** (2010). Avian malaria parasites share congeneric mosquito vectors. *The Journal of Parasitology* **96**, 144–151. doi:10.1645/GE-2060.1.

**Knowles, S. C. L., Palinauskas, V. and Sheldon, B. C.** (2010). Chronic malaria infections increase family inequalities and reduce parental fitness: experimental evidence from a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 557–569. doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01920.x.

**Knowles, S. C. L., Wood, M. J., Alves, R. and Sheldon, B. C.** (2014). Dispersal in a patchy landscape reveals contrasting determinants of infection in a wild avian malaria system. *Journal of Animal Ecology* **83**, 429–439. doi:10.1111/1365-2656.12154.

**Kumar, S., Stecher, G. and Tamura, K.** (2016). MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* **33**, 1870–1874. doi:10.1093/molbev/msw054.

**Lachish, S., Knowles, S. C. L., Alves, R., Wood, M. J. and Sheldon, B. C.** (2011). Infection dynamics of endemic malaria in a wild bird population: parasite species-dependent drivers of

spatial and temporal variation in transmission rates. *Journal of Animal Ecology* **80**, 1207–1216. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01893.x.

**Lagrange, P., Pradel, R., Bélisle, M. and Gimenez, O.** (2014). Estimating dispersal among numerous sites using capture-recapture data. *Ecology* **95**, 2316–2323. doi:10.1890/13-1564.1.

**Lessard, A., Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F. and Garant, D.** (2014). Individual and environmental determinants of reproductive success in male tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **68**, 733–742. doi:10.1007/s00265-014-1686-y.

**Loiseau, C., Iezhova, T., Valkiūnas, G., Chasar, A., Hutchinson, A., Buermann, W., Smith, T. B. and Sehgal, R. N. M.** (2010). Spatial variation of Haemosporidian parasite infection in African rainforest bird species. *Journal of Parasitology* **96**, 21–29. doi:10.1645/GE-2123.1.

**Lopez-Antia, A., Ortiz-Santaliestra, M. E., Mougeot, F. and Mateo, R.** (2015). Imidacloprid-treated seed ingestion has lethal effect on adult partridges and reduces both breeding investment and offspring immunity. *Environmental Research* **136**, 97–107. doi:10.1016/j.envres.2014.10.023.

**Malmqvist, B., Strasevicius, D., Hellgren, O., Adler, P. H. and Bensch, S.** (2004). Vertebrate host specificity of wild-caught blackflies revealed by mitochondrial DNA in blood. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**, S152–S155. doi:10.1098/rsbl.2003.0120.

**Martínez, J., Martínez-De La Puente, J., Herrero, J., Del Cerro, S., Lobato, E., Rivero-De Aguilar, J., Vásquez, R. A. and Merino, S.** (2009). A restriction site to differentiate *Plasmodium* and *Haemoproteus* infections in birds: on the inefficiency of general primers for detection of mixed infections. *Parasitology* **136**, 713–722. doi:10.1017/S0031182009006118.

**Marzal, A.** (2012). Recent Advances in Studies on Avian Malaria Parasites. In *Malaria Parasites*

(ed. Okawa, O.O.), pp.135-158. InTech, Rijeka, Croatia.

**Marzal, A., Bensch, S., Reviriego, M., Balbontin, J. and de Lope, F.** (2008). Effects of malaria double infection in birds: one plus one is not two. *Journal of Evolutionary Biology* **21**, 979–987. doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01545.x.

**Matthews, A. E., Ellis, V. A., Hanson, A. A., Roberts, J. R., Ricklefs, R. E. and Collins, M. D.** (2015). Avian haemosporidian prevalence and its relationship to host life histories in eastern Tennessee. *Journal of Ornithology* **157**, 533–548. doi:10.1007/s10336-015-1298-y.

**Medeiros, M. C. I., Hamer, G. L. and Ricklefs, R. E.** (2013). Host compatibility rather than vector – host-encounter rate determines the host range of avian *Plasmodium* parasites. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**, 20122947. doi:10.1098/rspb.2012.2947.

**Medeiros, M. C. I., Ricklefs, R. E., Brawn, J. D. and Hamer, G. L.** (2015). *Plasmodium* prevalence across avian host species is positively associated with exposure to mosquito vectors. *Parasitology* **142**, 1612–1620. doi:10.1017/S0031182015001183.

**Mercer, D. R., Sheeley, S. L. and Brown, E. J.** (2005). Mosquito (Diptera: Culicidae) development within microhabitats of an Iowa wetland. *Journal of Medical Entomology* **42**, 685–693. doi:10.1603/0022-2585(2005)042[0685:MDCDWM]2.0.CO;2.

**Michel, N. L., Smith, A. C., Clark, R. G., Morrissey, C. A. and Hobson, K. A.** (2016). Differences in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. *Ecography* **39**, 774–786. doi:10.1111/ecog.01798.

**Moens, M. A. J., Valkiūnas, G., Paca, A., Bonaccorso, E., Aguirre, N. and Pérez-Tris, J.** (2016). Parasite specialization in a unique habitat: hummingbirds as reservoirs of generalist blood



parasites of Andean birds. *Journal of Animal Ecology* **85**, 1234–1245. doi:10.1111/1365-2656.12550.

**Moss, R., Watson, A. and Ollason, J.** (1982). *Animal population dynamics*. Chapman and Hall, New York, USA.

**Murdock, C. C.** (2005). Studies on the ecology of avian malaria in an alpine ecosystem. PhD Thesis, University of Michigan, Ann Arbor. 172p.

**Nagelkerke, N. J. D.** (1991). A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* **78**, 691–692. doi:10.1093/biomet/78.3.691.

**Nakagawa, S. and Schielzeth, H.** (2013). A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 133–142. doi:10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x.

**Navarro, C., Marzal, A., de Lope, F. and Møller, A. P.** (2003). Dynamics of an immune response in house sparrows *Passer domesticus* in relation to time of day, body condition and blood parasite infection. *Oikos* **101**, 291–298. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.11663.x.

**Oakgrove, K. S., Harrigan, R. J., Loiseau, C., Guers, S., Seppi, B. and Sehgal, R. N. M.** (2014). Distribution, diversity and drivers of blood-borne parasite co-infections in Alaskan bird populations. *International Journal for Parasitology* **44**, 717–727. doi:10.1016/j.ijpara.2014.04.011.

**Okanga, S., Cumming, G. S., Hockey, P. A. R. and Peters, J. L.** (2013). Landscape structure influences avian malaria ecology in the Western Cape, South Africa. *Landscape Ecology* **28**, 2019–2028. doi:10.1007/s10980-013-9949-y.

**Paaijmans, K. P., Read, A. F. and Thomas, M. B.** (2009). Understanding the link between malaria risk and climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**, 13844–13849. doi:10.1073/pnas.0903423106.

**Paaijmans, K. P., Blanford, S., Bell, A. S., Blanford, J. I., Read, A. F., Thomas, M. B. and Denlinger, D. L.** (2010). Influence of climate on malaria transmission depends on daily temperature variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 15135–15139. doi:10.1073/pnas.1006422107.

**Paaijmans, K. P., Heinig, R. L., Seliga, R. A., Blanford, J. I., Blanford, S., Murdock, C. C. and Thomas, M. B.** (2013). Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology* **19**, 2373–2380. doi:10.1111/gcb.12240.

**Palinauskas, V., Valkiūnas, G., Bolshakov, C. V and Bensch, S.** (2011). *Plasmodium relictum* (lineage SGS1) and *Plasmodium ashfordi* (lineage GRW2): The effects of the co-infection on experimentally infected passerine birds. *Experimental Parasitology* **127**, 527–533. doi:10.1016/j.exppara.2010.10.007.

**Patz, J. A., Graczyk, T. K., Geller, N. and Vittor, A. Y.** (2000). Effects of environmental change on emerging parasitic diseases. *International Journal for Parasitology* **30**, 1395–1405. doi:10.1016/S0020-7519(00)00141-7.

**Pérez-Tris, J. and Bensch, S.** (2005). Diagnosing genetically diverse avian malarial infections using mixed-sequence analysis and TA-cloning. *Parasitology* **131**, 15–23. doi:10.1017/S003118200500733X.

**Power, A. G. and Mitchell, C. E.** (2004). Pathogen spillover in disease epidemics. *The American Naturalist* **164**, S79–S89. doi:10.1086/424610.

**Price, P. W., Westoby, M., Rice, B., Atsatt, P. R., Fritz, R. S., Thompson, J. N. and Mobley, K.** (1986). Parasite mediation in ecological interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**, 487–505. doi:10.1146/annurev.es.17.110186.002415.

**QGIS Team Development** (2016). QGIS geographic information system. Open source geospatial foundation project. <http://qgis.osgeo.org>. Accessed on 12 may 2017.

**R Core Team** (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

**Reullier, J., Pérez-Tris, J., Bensch, S. and Secondi, J.** (2006). Diversity, distribution and exchange of blood parasites meeting at an avian moving contact zone. *Molecular Ecology* **15**, 753–763. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02826.x.

**Ricklefs, R., Fallon, S. and Bermingham, E.** (2004). Evolutionary relationships, cospeciation, and host switching in avian malaria parasites. *Systematic Biology* **53**, 111–119. doi:10.1080/10635150490264987.

**Ricklefs, R. E., Swanson, B. L., Fallon, S. M., Martínez-Abraín, A., Scheuerlein, A., Gray, J. and Latta, S. C.** (2005). Community relationships of avian malaria parasites in southern Missouri. *Ecological Monographs* **75**, 543–559. doi:10.1890/04-1820.

**Rioux Paquette, S., Garant, D., Pelletier, F. and Bélisle, M.** (2013). Seasonal patterns in Tree swallow prey (Diptera) abundance are affected by agricultural intensification. *Ecological Applications* **23**, 122–133. doi:10.1890/12-0068.1.

**Rioux Paquette, S., Pelletier, F., Garant, D. and Bélisle, M.** (2014). Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**, 20140649. doi:10.1098/rspb.2014.0649.

**Roiz, D., Ruiz, S., Soriguer, R. and Figuerola, J.** (2015). Landscape effects on the presence, abundance and diversity of mosquitoes in Mediterranean wetlands. *PLoS ONE* **10**, e0128112. doi:10.1371/journal.pone.0128112.

**Rund, S. S. C., O'Donnell, A. J., Gentile, J. E. and Reece, S. E.** (2016). Daily rhythms in mosquitoes and their consequences for malaria transmission. *Insects* **7**, 14. doi:10.3390/insects7020014.

**Sehgal, R. N. M.** (2015). Manifold habitat effects on the prevalence and diversity of avian blood parasites. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* **4**, 421–430. doi:10.1016/j.ijppaw.2015.09.001.

**Sérandour, J., Girel, J., Boyer, S., Ravanel, P., Lemperière, G. and Raveton, M.** (2007). How human practices have affected vector-borne diseases in the past: a study of malaria transmission in Alpine valleys. *Malaria Journal* **6**, 115. doi:10.1186/1475-2875-6-115.

**Sih, A., Bell, A. M. and Kerby, J. L.** (2004). Two stressors are far deadlier than one. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 274–276. doi:10.1016/j.tree.2004.02.010.

**Svensson-Coelho, M., Loiselle, B. A., Blake, J. G. and Ricklefs, R. E.** (2016). Resource predictability and specialization in avian malaria parasites. *Molecular Ecology* **25**, 4377–4391. doi:10.1111/mec.13758.

**Synek, P., Albrecht, T., Vinkler, M., Schnitzer, J., Votýpka, J. and Munclinger, P.** (2013). Haemosporidian parasites of a European passerine wintering in South Asia: diversity, mixed infections and effect on host condition. *Parasitology Research* **112**, 1667–1677. doi:10.1007/s00436-013-3323-5.

**Szöllősi, E., Hellgren, O. and Hasselquist, D.** (2008). A cautionary note on the use of nested PCR for parasite screening - an example from avian blood parasites. *Journal of Parasitology* **94**, 562–564. doi:10.1645/GE-1286.1.

**Szymanski, M. M. and Lovette, I. J.** (2005). High lineage diversity and host sharing of malarial parasites in a local avian assemblage. *Journal of Parasitology* **91**, 768–774. doi:10.1645/GE-417R1.1.

**Valkiūnas, G.** (2005). *Avian malaria parasites and other haemosporidia*. CRC Press, Boca Raton, USA.

**Valkiūnas, G., Bensch, S., Iezhova, T. A., Križanauskienė, A., Hellgren, O. and Bolshakov, C. V** (2006). Nested cytochrome B polymerase chain reaction diagnostics underestimate mixed infections of avian blood haemosporidian parasites: Microscopy is still essential. *Journal of Parasitology* **92**, 418–422. doi:10.1645/GE-3547RN.1.

**Westneat, D. F. and Birkhead, T. R.** (1998). Alternative hypotheses linking the immune system and mate choice for good genes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **265**, 1065–1073. doi:10.1098/rspb.1998.0400.

**Winkler, D., Hallinger, K., Ardia, D., Robertson, R., Stutchbury, B. & Cohen, R.** (2010). Tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *The Bird of North America*. Online. [http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp=522956](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=522956). Accessed 23 March 2017.

**Wolak, M. E., Fairbairn, D. J. and Paulsen, Y. R.** (2012). Guidelines for estimating repeatability. *Methods in Ecology and Evolution* **3**, 129–137. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00125.x.

**Wood, M. J., Cosgrove, C. L., Wilkin, T. A., Knowles, S. C. L., Day, K. P. and Sheldon, B. C.** (2007). Within-population variation in prevalence and lineage distribution of avian malaria in blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Molecular ecology* **16**, 3263–73. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03362.x.

**Zehtindjiev, P., Križanauskienė, A., Scebba, S., Dimitrov, D., Valkiūnas, G., Hegemann, A., Tieleman, B. I. and Bensch, S.** (2012a). Haemosporidian infections in skylarks (*Alauda arvensis*): a comparative PCR-based and microscopy study on the parasite diversity and prevalence in southern Italy and the Netherlands. *European Journal of Wildlife Research* **58**, 335–344. doi:10.1007/s10344-011-0586-y.

**Zehtindjiev, P., Križanauskienė, A., Bensch, S., Palinauskas, V., Asghar, M., Dimitrov, D., Scebba, S. and Valkiūnas, G.** (2012b). A new morphologically distinct avian malaria parasite that fails detection by established polymerase chain reaction-based protocols for amplification of the cytochrome B gene. *Journal of Parasitology* **98**, 657–665. doi:10.1645/GE-3006.1.

**Zhao, X., Chen, F., Feng, Z., Li, X. and Zhou, X.-H.** (2014). Characterizing the effect of temperature fluctuation on the incidence of malaria: an epidemiological study in south-west China using the varying coefficient distributed lag non-linear model. *Malaria Journal* **13**, 192. doi:10.1186/1475-2875-13-192.

## 2.10 Supplementary material

**Table S2.1** Pre-established list used during the point counts conducted on each farm during the breeding season of 2004 for the estimation of bird abundance and their species richness and diversity.

<b>Common name</b>	<b>Binomial name</b>
Horned Lark	<i>Eremophila alpestris</i>
Song sparrow	<i>Melospiza melodia</i>
Bobolink	<i>Dolichonyx oryzivorus</i>
Field sparrow	<i>Spizella pusilla</i>
Chipping sparrow	<i>Spizella passerina</i>
Cliff swallow	<i>Hirundo pyrrhonota</i>
Tree swallow	<i>Tachycineta bicolor</i>
Clay-colored sparrow	<i>Spizella pallida</i>
Ipswich sparrow	<i>Passerculus sandwichensis</i>
Grasshopper sparrow	<i>Ammodramus savannarum</i>
Vesper sparrow	<i>Posoetes gramineus</i>
Le Conte's sparrow	<i>Ammodramus leconteii</i>
Ring-billed gull	<i>Larus delawarensis</i>
Red-winged blackbird	<i>Agelaius phoeniceus</i>
American goldfish	<i>Carduelis tristis</i>
American crow	<i>Corvus brachyrhynchos</i>
Common starling	<i>Sturnus vulgaris</i>
Barn swallow	<i>Hirundo rustica</i>
Chimney swift	<i>Chaetura pelagica</i>
American robin	<i>Turdus migratorius</i>
Eastern bluebird	<i>Sialia sialis</i>
House sparrow	<i>Passer domesticus</i>
Grey Catbird	<i>Dumetella carolinensis</i>
Brown Thrasher	<i>Toxostoma rufum</i>
Alder flycatcher	<i>Empidonax alnorum</i>
Willow flycatcher	<i>Empidonax traillii</i>
Yellow warbler	<i>Dendroica petechia</i>
Common Yellowthroat	<i>Geothlypis trichas</i>
Indigo bunting	<i>Passerina cyanea</i>
Killdeer	<i>Charadrius vociferus</i>
Common Grackle	<i>Quiscalus quiscula</i>
Eastern Meadowlark	<i>Sturnella magna</i>
Eastern Kingbird	<i>Tyrannus tyrannus</i>
Brown-headed Cowbird	<i>Molothus ater</i>

**Table S2.2** Description of environmental variables included in the initial adult models before standardization.

<b>Environmental Variables</b>	<b>Range</b>	<b>Mean</b>	<b>Standard deviation</b>
Mean of daily temperature variation (°C)	9.41 – 19.71	13.48	1.39
Mean of precipitation (mm)	0 – 9.58	3.48	1.27
Mean of livestock	0 – 30.39	3.29	6.08
Proportion of nest-box occupied (Avian density)	0.3 – 1.0	0.79	0.11
Shannon's equitability	0.56 – 0.72	0.65	0.04
Abundance (Number of bird counted)	110 – 302	188.70	52.21
Percentage of anthropic areas within 5km	1.75 – 13.72	5.20	3.21
Percentage of water bodies within 5km	0.001 – 11.21	1.74	2.01
Percentage of extensive cultures within 5km	10.37 – 43.32	24.43	7.07
Percentage of anthropic areas within 500m	0 – 40.82	8.57	5.59
Percentage of water bodies within 500m	0 – 7.99	0.73	1.35
Percentage of extensive cultures within 500m	0 – 82.64	29.12	22.56
Percentage of forested areas within 500m	0 – 68.29	16.94	17.65
Julian Day	123 – 205	158.70	11.47

**Table S2.3** Description of environmental variables included in the initial nestling models before standardization.

<b>Environmental Variables</b>	<b>Range</b>	<b>Mean</b>	<b>Standard deviation</b>
Mean of daily temperature variation (°C)	11.74 – 15.86	13.76	1.15
Mean of precipitation (mm)	2.28 – 5.82	3.56	1.01
Shannon's equitability	0.62 – 0.71	0.69	0.03
Abundance (Number of bird counted)	110 – 302	198.2	57.77
Percentage of anthropic areas within 500m	0.04 – 19.02	7.51	3.12
Percentage of water bodies within 500m	0 – 7.94	45.49	2.34
Percentage of extensive cultures within 500m	0.43 – 82.24	45.49	27.28
Percentage of forested areas within 500m	0 – 55.84	13.56	10.11



**Table S2.4** Pearson (upper panel) and Spearman (lower panel) correlations between environmental characteristics used in adult models before variable selection following collinearity tests. Coefficients > 0.8 are in bold.

Variables	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. Year	1	0.013	0.009	-0.113	-0.435	-0.427	-0.390	-0.424	-0.099	0.273	-0.037	-0.041
2. Condition(Dead/Alive)	0.014	1	-0.266	-0.036	-0.189	-0.186	-0.169	-0.172	-0.155	0.038	-0.028	0.081
3. Julian Day	0.029	-0.204	1	-0.135	0.607	0.547	0.664	0.449	0.335	-0.027	0.022	0.019
4. Daily temperature variation	-0.116	-0.044	-0.108	1	0.254	0.428	-0.277	0.584	0.124	0.078	0.043	-0.103
5. Daily temperature	-0.459	-0.125	0.538	0.304	1	<b>0.955</b>	<b>0.848</b>	<b>0.924</b>	0.260	0.002	-0.001	-0.063
6. Diurnal temperature	-0.451	-0.121	0.471	0.461	<b>0.938</b>	1	0.706	<b>0.947</b>	0.272	-0.005	0.011	-0.082
7. Minimum daily temperature	-0.414	-0.131	0.619	-0.157	<b>0.855</b>	0.701	1	0.617	0.221	-0.038	0.011	0.039
8. Maximum daily temperature	-0.441	-0.106	0.373	0.618	<b>0.909</b>	<b>0.933</b>	0.616	1	0.290	0.030	0.049	-0.051
9. Mean precipitation	-0.074	-0.137	0.380	0.103	0.274	0.269	0.235	0.268	1	-0.078	0.130	0.015
10. Avian density	0.300	0.040	-0.044	0.123	-0.008	-0.021	-0.053	0.017	-0.110	1	-0.046	0.028
11. Shannon's equitability	-0.028	-0.026	0.036	0.073	0.000	0.030	-0.013	0.064	0.085	0.005	1	0.088
12. Nb. of bird counted	-0.036	0.069	0.004	-0.046	-0.035	-0.060	0.013	-0.007	-0.057	0.010	0.048	1
13. Nb. of bird species counted	-0.077	0.021	-0.031	0.012	-0.060	-0.035	-0.031	0.026	-0.008	-0.111	0.407	0.530
14. Water bodies 5km	0.027	-0.048	0.013	0.188	-0.062	-0.006	-0.145	0.006	-0.014	-0.081	0.184	-0.006
15. Extensive cultures 5km	-0.085	0.008	0.055	-0.186	-0.045	-0.035	0.053	-0.082	0.209	-0.065	0.132	-0.004
16. Anthropic areas 5km	0.015	-0.014	0.005	-0.003	0.020	-0.011	0.000	-0.011	0.130	-0.158	0.072	-0.234
17. Intensive cultures 5km	0.073	0.083	-0.068	0.062	0.107	0.094	0.059	0.107	-0.336	0.120	-0.130	0.032
18. Forested areas 5km	-0.067	-0.097	0.045	0.026	-0.106	-0.081	-0.093	-0.071	0.300	0.014	0.078	0.068
19. Extensive cultures 500m	-0.100	0.048	0.009	0.016	-0.151	-0.117	-0.130	-0.090	0.186	-0.215	0.260	0.380
20. Anthropic areas 500m	0.067	0.036	0.018	-0.011	0.006	-0.023	0.028	-0.009	0.063	-0.027	0.017	0.048
21. Intensive cultures 500m	0.067	-0.011	-0.029	-0.066	0.116	0.081	0.114	0.060	-0.279	0.161	-0.204	-0.149
22. Forested areas 500m	-0.041	-0.052	0.023	0.074	-0.012	0.005	-0.036	0.004	0.302	0.061	0.025	-0.166
23. Water bodies 500m	0.097	-0.102	0.026	0.132	0.004	0.043	-0.081	0.053	-0.054	0.132	0.166	-0.118
24. Mean nb. of livestock	0.017	0.051	0.029	0.022	0.002	0.030	-0.013	0.032	0.135	0.085	0.140	0.105

**Table S2.4** (continued)

Variables	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1. Year	-0.074	0.023	-0.077	0.016	0.078	-0.072	-0.100	0.085	0.073	-0.033	0.121	-0.042
2. Condition(Dead/Alive)	0.020	-0.054	0.009	-0.014	0.090	-0.100	0.030	0.080	-0.007	-0.047	-0.072	0.014
3. Julian Day	-0.009	0.044	0.070	0.007	-0.070	0.050	0.014	0.005	-0.037	0.045	-0.017	-0.013
4. Daily temperature variation	0.007	0.172	-0.198	0.044	0.059	-0.005	-0.028	0.000	-0.042	0.095	0.161	0.065
5. Daily temperature	-0.051	0.029	-0.031	0.021	0.078	-0.085	-0.156	0.016	0.099	0.031	-0.075	-0.023
6. Diurnal temperature	-0.040	0.077	-0.035	0.003	0.067	-0.070	-0.135	0.000	0.066	0.063	-0.030	0.000
7. Minimum daily temperature	-0.004	-0.068	0.085	-0.032	0.035	-0.066	-0.116	0.027	0.102	-0.023	-0.163	-0.059
8. Maximum daily temperature	0.008	0.083	-0.085	0.008	0.076	-0.059	-0.119	0.022	0.051	0.059	-0.007	0.004
9. Mean precipitation	0.023	-0.006	0.199	0.096	-0.310	0.288	0.166	0.063	-0.285	0.262	-0.100	0.039
10. Avian density	-0.019	-0.191	-0.050	-0.228	0.075	-0.015	-0.235	-0.031	0.196	-0.027	0.011	-0.022
11. Shannon's equitability	0.511	0.117	0.132	0.086	-0.128	0.098	0.342	0.077	-0.257	-0.029	0.076	0.202
12. Nb. of bird counted	0.584	-0.112	0.081	-0.237	-0.008	0.048	0.408	0.137	-0.179	-0.249	-0.149	0.128
13. Nb. of bird species counted	1	0.017	0.189	-0.272	-0.027	0.026	0.373	-0.166	-0.167	-0.139	-0.008	0.030
14. Water bodies 5km	-0.023	1	-0.060	0.282	-0.095	-0.010	-0.005	-0.084	-0.010	0.048	0.011	-0.181
15. Extensive cultures 5km	0.152	0.011	1	0.134	-0.602	0.326	0.408	-0.030	-0.411	0.209	-0.253	0.302
16. Anthropic areas 5km	-0.331	0.275	0.279	1	-0.300	0.118	0.305	0.081	-0.337	0.165	-0.078	0.407
17. Intensive cultures 5km	0.023	-0.259	-0.592	-0.410	1	<b>-0.930</b>	-0.620	0.184	0.784	-0.620	0.189	-0.329
18. Forested areas 5km	0.018	0.128	0.293	0.102	<b>-0.879</b>	1	0.573	-0.215	-0.763	0.648	-0.117	0.251
19. Extensive cultures 500m	0.350	0.167	0.431	0.267	-0.624	0.530	1	-0.080	-0.799	0.120	-0.110	0.495
20. Anthropic areas 500m	-0.235	0.022	-0.074	0.088	0.114	-0.152	-0.029	1	-0.104	-0.040	0.036	-0.095
21. Intensive cultures 500m	-0.154	-0.182	-0.425	-0.325	0.771	-0.700	<b>-0.840</b>	-0.129	1	-0.662	0.102	-0.385
22. Forested areas 500m	-0.042	0.039	0.325	0.155	-0.658	0.673	0.317	0.023	-0.710	1	-0.122	0.060
23. Water bodies 500m	-0.142	-0.008	-0.146	0.042	0.012	0.067	-0.217	-0.055	0.127	-0.008	1	-0.075
24. Mean nb. of livestock	0.004	-0.106	0.350	0.266	-0.458	0.408	0.517	-0.129	-0.483	0.278	0.026	1

**Table S2.5** Pearson (upper panel) and Spearman (lower panel) correlations between environmental characteristics used in nestling models before variables selection following collinearity tests. Coefficients > 0.8 are in bold.

Variables	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. Daily temperature variation	1	-0.239	0.301	<b>-0.826</b>	0.524	0.120	0.090	-0.104	-0.424	0.015	-0.060	-0.374
2. Daily temperature	-0.191	1	<b>0.815</b>	0.734	0.686	0.124	0.597	-0.154	-0.609	-0.685	-0.467	-0.462
3. Diurnal temperature	0.314	0.738	1	0.241	<b>0.897</b>	0.065	0.503	-0.248	-0.735	-0.559	-0.252	-0.756
4. Minimum daily temperature	<b>-0.833</b>	0.660	0.126	1	0.048	0.071	0.312	0.004	-0.047	-0.372	-0.281	-0.002
5. Maximum daily temperature	0.360	0.726	<b>0.955</b>	0.111	1	0.320	0.631	-0.178	<b>-0.821</b>	-0.535	-0.530	-0.666
6. Mean precipitation	0.335	0.108	0.068	-0.142	0.225	1	0.568	-0.045	-0.126	0.025	-0.483	-0.165
7. Avian density	0.157	0.706	0.615	0.274	0.622	0.256	1	0.202	-0.570	-0.511	-0.768	-0.275
8. Shannon's equitability	-0.168	-0.316	-0.409	-0.003	-0.419	-0.509	-0.074	1	0.331	0.378	-0.159	0.535
9. Nb. of bird counted	-0.295	-0.442	-0.549	0.058	-0.507	0.192	-0.496	0.232	1	<b>0.859</b>	0.512	0.607
10. Nb. of bird species counted	0.039	-0.648	-0.418	-0.324	-0.370	0.080	-0.648	0.244	<b>0.824</b>	1	0.491	0.368
11. Water bodies 5km	-0.085	-0.669	-0.344	-0.334	-0.449	-0.439	<b>-0.827</b>	0.097	0.360	0.618	1	-0.059
12. Extensive cultures 5km	-0.215	-0.472	-0.723	-0.053	-0.701	-0.272	-0.394	0.760	0.448	0.317	0.154	1
13. Anthropic areas 5km	-0.097	-0.002	-0.193	0.011	-0.269	-0.563	-0.039	0.283	-0.512	-0.580	-0.066	0.321
14. Intensive cultures 5km	0.154	0.306	0.694	0.020	0.625	-0.023	0.325	-0.340	-0.185	0.050	0.083	-0.694
15. Forested areas 5km	-0.309	-0.020	-0.421	0.312	-0.329	0.500	0.068	0.203	0.637	0.233	-0.275	0.401
16. Extensive cultures 500m	-0.154	-0.303	-0.676	-0.008	-0.588	0.004	-0.353	0.382	0.202	0.000	-0.067	0.716
17. Anthropic areas 500m	0.141	-0.137	0.230	-0.180	0.137	-0.176	-0.032	0.039	0.082	0.203	0.399	-0.163
18. Intensive cultures 500m	0.143	0.425	0.703	0.094	0.669	0.074	0.337	-0.510	-0.291	-0.090	-0.068	-0.772
19. Forested areas 500m	-0.143	-0.188	-0.396	0.064	-0.364	0.170	0.071	0.533	0.544	0.308	-0.152	0.609
20. Water bodies 500m	0.510	0.278	0.623	-0.266	0.658	0.280	0.455	-0.287	-0.324	-0.111	-0.271	-0.545
21. Mean nb. of livestock	-0.048	0.434	0.039	0.256	0.070	-0.048	0.419	0.026	-0.578	<b>-0.827</b>	-0.650	0.123

**Table S2.5** (continued)

Variables	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1. Daily temperature variation	0.105	0.412	-0.426	-0.304	0.075	0.297	-0.145	0.461	0.093
2. Daily temperature	0.012	0.319	-0.239	-0.479	0.192	0.499	-0.224	0.220	0.039
3. Diurnal temperature	-0.093	0.683	-0.611	-0.738	0.363	0.734	-0.319	0.575	-0.110
4. Minimum daily temperature	-0.095	-0.126	0.197	-0.070	0.016	0.095	-0.037	-0.207	-0.055
5. Maximum daily temperature	0.043	0.540	-0.457	-0.644	0.156	0.670	-0.312	0.504	0.082
6. Mean precipitation	-0.385	-0.185	0.416	-0.291	-0.269	0.217	0.274	-0.053	-0.243
7. Avian density	0.070	-0.023	0.163	-0.452	-0.019	0.335	0.294	-0.022	0.139
8. Shannon's equitability	0.275	-0.484	0.411	0.294	0.009	-0.353	0.288	-0.383	0.186
9. Nb. of bird counted	-0.319	-0.509	0.491	0.498	-0.041	-0.561	0.342	-0.396	-0.319
10. Nb. of bird species counted	-0.439	-0.244	0.249	0.239	-0.009	-0.283	0.186	-0.128	-0.447
11. Water bodies 5km	-0.419	0.272	-0.322	-0.003	0.304	-0.020	-0.070	0.186	-0.566
12. Extensive cultures 5km	0.463	<b>-0.903</b>	0.762	<b>0.901</b>	-0.278	<b>-0.924</b>	0.416	-0.703	0.477
13. Anthropic areas 5km	1	-0.372	0.165	0.592	-0.152	-0.507	-0.061	-0.280	<b>0.967</b>
14. Intensive cultures 5km	-0.559	1	<b>-0.960</b>	-0.793	0.345	<b>0.862</b>	-0.570	0.754	-0.436
15. Forested areas 5km	-0.287	-0.478	1	0.624	-0.353	-0.724	0.632	-0.713	0.261
16. Extensive cultures 500m	0.523	<b>-0.952</b>	0.436	1	-0.265	<b>-0.941</b>	0.161	-0.579	0.607
17. Anthropic areas 500m	-0.246	0.395	-0.114	-0.368	1	0.163	-0.153	0.460	-0.238
18. Intensive cultures 500m	-0.505	<b>0.903</b>	-0.487	<b>-0.894</b>	0.194	1	-0.457	0.555	-0.522
19. Forested areas 500m	-0.124	-0.369	0.707	0.275	-0.130	-0.500	1	-0.373	-0.027
20. Water bodies 500m	-0.286	0.532	-0.261	-0.501	0.342	0.495	-0.229	1	-0.316
21. Mean nb. of livestock	0.733	-0.506	0.004	0.502	-0.410	-0.327	-0.121	-0.113	1

**Table S2.6** Full linear models of environmental factors effects on infection status of Tree swallow adults. All explanatory variables were standardized. Bold variables were included in the final models. No random variable was significant in these models.

Variables	PLASMODIUM				LEUCOCYTOZOON				ALL GENERA			
	Estimates	SE	z_value	p_value	Estimates	SE	z_value	p_value	Estimates	SE	z_value	p_value
Intercept	<b>-2.466</b>	<b>0.116</b>	<b>-21.189</b>	<b>&lt; 0.01</b>	<b>-2.227</b>	<b>0.112</b>	<b>-19.922</b>	<b>&lt; 0.01</b>	<b>-1.537</b>	<b>0.084</b>	<b>-18.333</b>	<b>&lt; 0.01</b>
Year	-0.042	0.124	-0.343	0.732	0.075	0.104	0.728	0.467	0.016	0.085	0.194	0.846
Condition (Dead/Alive)	NA	NA	NA	NA	0.653	0.494	1.321	0.187	0.077	0.491	0.156	0.876
Julian Day of blood sample	0.164	0.110	1.488	0.137	0.026	0.108	0.238	0.812	0.080	0.080	1.004	0.315
Daily temperature variation	-0.045	0.129	-0.349	0.727	<b>-0.320</b>	<b>0.115</b>	<b>-2.789</b>	<b>0.005</b>	<b>-0.251</b>	<b>0.088</b>	<b>-2.838</b>	<b>0.005</b>
Mean precipitation	-0.194	0.135	-1.442	0.149	0.179	0.105	1.697	0.090	-0.028	0.096	-0.296	0.768
Avian density	0.038	0.120	0.319	0.750	-0.109	0.101	-1.084	0.278	-0.060	0.081	-0.748	0.454
Shannon's equitability	0.080	0.123	0.655	0.512	-0.020	0.105	-0.190	0.849	0.015	0.085	0.179	0.858
Nb. of bird counted	0.014	0.163	0.090	0.929	0.048	0.140	0.345	0.730	0.089	0.109	0.821	0.412
Water bodies 5km	-0.114	0.117	-0.976	0.329	-0.077	0.131	-0.586	0.558	-0.076	0.096	-0.818	0.413
Extensive cultures 5km	-0.062	0.130	-0.476	0.634	0.142	0.122	1.169	0.242	0.058	0.097	0.602	0.547
Anthropic areas 5km	0.103	0.129	0.796	0.426	0.091	0.113	0.804	0.421	0.065	0.096	0.676	0.499
Extensive cultures 500m	-0.215	0.118	-1.820	0.069	<b>0.546</b>	<b>0.092</b>	<b>5.930</b>	<b>&lt; 0.01</b>	<b>0.248</b>	<b>0.075</b>	<b>3.303</b>	<b>0.001</b>
Anthropic areas 500m	<b>-0.302</b>	<b>0.135</b>	<b>-2.238</b>	<b>0.025</b>	-0.223	0.126	-1.766	0.077	<b>-0.289</b>	<b>-0.289</b>	<b>0.097</b>	<b>0.003</b>
Forested areas 500m	0.154	0.114	1.353	0.176	<b>0.230</b>	<b>0.100</b>	<b>2.295</b>	<b>0.023</b>	<b>0.180</b>	<b>0.080</b>	<b>2.252</b>	<b>0.024</b>
Water bodies 500m	0.041	0.115	0.357	0.720	0.057	0.117	0.467	0.640	0.064	0.084	0.759	0.448
Mean nb. of livestock	-0.051	0.159	-0.321	0.748	-0.147	0.113	-1.300	0.194	-0.117	0.093	-1.251	0.211
Temperature variation X Precipitation	-0.098	0.108	-0.904	0.366	0.083	0.089	0.926	0.354	0.127	0.074	0.171	0.864

**Table S2.7** Full linear mixed models of environmental factors effects on infection status of Tree swallow nestlings. Identity of nest-box was included as a random effect. All explanatory variables were standardized. Bold variables were included in the final models.

Variables	PLASMODIUM				LEUCOCYTOZOON				ALL GENERA			
	Estimates	SE	z value	p value	Estimates	SE	z value	p value	Estimates	SE	z value	p value
Intercept	<b>-5.863</b>	<b>1.880</b>	<b>-3.118</b>	<b>0.002</b>	<b>-3.31</b>	<b>0.694</b>	<b>-4.769</b>	<b>&lt; 0.01</b>	<b>-2.301</b>	<b>0.427</b>	<b>-5.390</b>	<b>&lt; 0.01</b>
Year	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Condition (Dead/Alive)	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Julian Day of blood sample	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Daily temperature variation	-0.626	0.962	-0.651	0.515	-0.308	0.409	-0.754	0.451	-0.524	0.413	-1.270	0.204
Mean precipitation	0.21	0.551	0.381	0.703	0.494	0.346	1.429	0.153	<b>0.744</b>	<b>0.3064</b>	<b>2.428</b>	<b>0.015</b>
Avian density	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Shannon's equitability	1.847	1.027	1.799	0.072	0.356	0.431	0.827	0.408	0.391	0.327	1.196	0.232
Nb. of bird counted	-0.051	0.891	-0.058	0.954	-0.379	0.423	-0.894	0.371	-0.369	0.361	-1.021	0.307
Water bodies 5km	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Extensive cultures 5km	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Anthropic areas 5km	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Extensive cultures 500m	-0.628	0.690	-0.910	0.363	0.468	0.433	1.082	0.279	0.494	0.506	0.098	0.922
Anthropic areas 500m	-1.083	0.650	-1.665	0.096	-0.108	0.399	-0.271	0.786	-0.364	0.354	-1.028	0.304
Forested areas 500m	-0.747	1.410	-0.530	0.596	0.338	0.326	1.034	0.301	0.511	0.383	1.336	0.181
Water bodies 500m	1.116	0.934	1.195	0.232	0.362	0.737	0.492	0.622	0.399	0.404	0.986	0.324
Mean nb. of livestock	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Temperature variation X Precipitation	5.452	3.968	1.374	0.169	-3.645	3.425	-1.064	0.287	2.080	2.063	1.008	0.313

**Table S2.8** Summary of surveys in North America which avian malaria prevalence data are available for Tree swallow populations.

Source Paper	Host Population	Technique of capture	Type of detection	Nb. Of year	Avian malaria genus/species identified	Sample Size	Nb. of Individuals infected	Prevalence
Szymanski & Lovette 2005	Freeville, USA	directly in nest boxes	Nested PCR	1	<i>Haemoproteus</i> spp., <i>Plasmodium</i> spp.	89	43	0.48
Ellis <i>et al.</i> 2017	Chicago, USA	Mist-nets	PCR	16	<i>Haemoproteus</i> spp., <i>Plasmodium</i> spp.	5	0	0
Ellis <i>et al.</i> 2017	Connecticut, USA	Mist-nets	PCR	16	<i>Haemoproteus</i> spp., <i>Plasmodium</i> spp.	1	0	0
Ellis <i>et al.</i> 2017	Tennessee, USA	Mist-nets	PCR	16	<i>Haemoproteus</i> spp., <i>Plasmodium</i> spp.	8	0	0
Matthews <i>et al.</i> 2015	Tennessee, USA	Mist-nets	PCR	1	<i>Haemoproteus</i> spp., <i>Plasmodium</i> spp.	8	0	0
Medeiros <i>et al.</i> 2015	Chicago, USA	Mist-nets	PCR	2	<i>Plasmodium</i> spp.	3	0	0
Herman 1938	Cape Cod, USA	Captured in traps	Blood smears	NA	Undetermined	74	2	0.03
Murdock 2005	Gothic, USA	Potter traps and Mist-nets	Blood smears	2	<i>L. fringillinarum</i> , <i>L. majoris</i>	5	4	0.80
Greiner <i>et al.</i> 1975	North America	NA	Blood smears	NA	<i>Leucocytozoon</i> spp.	91	1	0.01

**Table S2.9** Summary of anterior localizations and taxonomic order hosts (Number of avian family) found in MalAvi database for *Plasmodium* and *Leucocytozoon* lineages detected in this study.

<b>Lineage Name</b>	<b>Continent</b>	<b>Order (Nb. of Family)</b>
BT7	North America	Anseriformes (1)
		Charadriiformes (2)
		Falconiformes (1)
	Europe	Passeriformes (5)
		Falconiformes (1)
	Asia	Passeriformes (3)
CATUST05	North America	Passeriformes (1)
		Passeriformes (2)
GEOTRI09	North America	Passeriformes (2)
PADOM11	North America	Passeriformes (3)
		Sphenisciformes (1)
		Strigiformes (1)
	South America	Passeriformes (7)
SEIAUR01	North America	Passeriformes (7)
		Strigiformes (2)
SGS1	South America	Passeriformes (4)
		Procellariiformes (1)
		Trochiliformes (1)
	Oceania	Passeriformes (3)
		Passeriformes (13)
	Europe	Strigiformes (1)
		Columbiformes (1)
		Ciconiiformes (2)
		Charadriiformes (3)
		Anseriformes (1)
		Diptera (Culicidae)
Asia	Passeriformes (10)	
	Charadriiformes (1)	
		Diptera (Culicidae)
Africa	Passeriformes (9)	



**Table S2.9** *(continued)*

STVAR04	North America	Strigiformes (1)
WW3	North America	Passeriformes (4)
	Europe	Passeriformes (4)
	Africa	Passeriformes (6)
CB1	North America	Passeriformes (6) Diptera (Simuliidae)
	Europe	Passeriformes (2)
TABI09	North America	Passeriformes (1) Diptera (Simuliidae)

## CHAPITRE 3

### DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

#### **3.1 Retour sur les objectifs**

Ce projet avait comme objectif principal d'approfondir nos connaissances sur les processus biologiques liés à la transmission de parasites vectoriels chez des populations animales subissant d'importantes modifications de leur habitat. Le suivi à long terme d'une population d'Hirondelle bicolore en déclin, dans un contexte d'intensification agricole, a permis de quantifier la prévalence et la diversité de la malaria aviaire et d'identifier l'implication de certaines variables environnementales dans sa distribution spatiale.

##### *3.1.1 Prévalence et diversité parasitaire*

Une prévalence relativement faible (19%) a été détectée chez les adultes de cette population. Cette faible prévalence est possiblement associée à la grande mobilité de cette espèce qui rend cette dernière moins accessible aux vecteurs (Greiner et al., 1975). Par ailleurs, une mortalité accrue chez les individus infectés pourrait aussi expliquer le niveau de prévalence observé (Bensch et al., 2007). À ce jour, peu d'informations sont disponibles chez d'autres populations d'Hirondelle bicolore rendant ainsi les comparaisons difficiles à faire avec celle suivie dans cette étude. Pour la plupart des données disponibles, les faibles prévalences détectées peuvent être le résultat d'un bas niveau de détectabilité associé aux petites tailles d'échantillons que l'on retrouve majoritairement dans ces études (Jovani et Tella, 2006). Toutefois, l'étude de Szymanski et Lovette (2005), située à Freeville, NY, USA et seule étude dont le système est

comparable à le nôtre, a identifié une prévalence plus élevée, suggérant la présence de variation de la prévalence entre les populations d'Hirondelle bicoloré à de grandes échelles spatiales. Une prévalence similaire (17%) a été détectée chez les oisillons confirmant une transmission de la malaria aviaire sur le site de reproduction. La détection de ce parasite chez quelques juvéniles dans l'étude de Szymanski et Lovette (2005) appuie nos conclusions. De plus, l'étude de Kimura et al. (2010) a identifié certaines des lignées parasitaires détectées dans ce projet (c.-à-d. PADOM11 et SEIAUR01) dans les repas sanguins de moustiques très communs en Amérique du Nord.

Une diversité parasitaire modérée a aussi été détectée dans la population à l'étude. En effet, huit lignées *Plasmodium* et deux lignées *Leucocytozoon* ont été identifiées. Ainsi, une plus grande diversité identifiée chez *Plasmodium* concorde avec le faible niveau de spécificité pour l'hôte généralement associé à ce genre parasitaire qui lui permet d'infecter un large nombre d'espèces (Hellgren et al., 2007, 2008; Malmqvist et al., 2004; Svensson-Coelho et al., 2016). Six lignées détectées (c.-à-d. STVAR04, TABI09, CATUST05, PADOM11, SGS1 et WW3) étaient relativement rares dans la population, ce qui peut être le résultat d'évènements de transmission parasitaire sporadiques chez une espèce non cible (Moens et al., 2016; Power et Mitchell, 2004; Ricklefs et al., 2004), de compétitions entre les diverses lignées (Reullier et al., 2006) ou bien de mortalité accrue chez les individus infectés par ces parasites (Bensch et al., 2007). Le genre parasitaire *Haemoproteus* n'a pas été identifié dans ce système d'étude possiblement dû à une faible abondance des vecteurs associés, lesquels sont généralement répertoriés dans les milieux forestiers (Ventim et al., 2012).

Une faible proportion d'infections mixtes (1,4%) a été détectée dans notre système, ce qui peut sembler surprenant, considérant qu'elles sont généralement abondantes dans plusieurs populations sauvages (Loiseau et al., 2010; Palinauskas et al., 2011; Pérez-Tris et Bensch, 2005). Le faible taux d'infections mixtes répertorié dans ce système peut être engendré par des processus biologiques similaires à ceux précédemment identifiés, dont un taux de mortalité

accrue chez les individus infectés et la présence de compétitions parasitaires interspécifiques (Bensch et al., 2007; Palinauskas et al., 2011).

### *3.1.2 Effets des variables environnementales*

Plusieurs caractéristiques de l'environnement affectent la probabilité d'infection, et ce, différemment selon le genre parasitaire. En effet, l'hétérogénéité spatiale de la prévalence des différents parasites est dépendante de la distribution des vecteurs associés, dont le développement dépend de différentes conditions environnementales (Gonzalez-Quevedo et al., 2014; Sehgal, 2015). Dans cette étude, le statut d'infection a été associé négativement aux fluctuations journalières moyennes de la température. De fortes fluctuations de la température vont affecter la biologie des vecteurs et des parasites résultant ainsi en des taux de développement réduits et des taux de mortalité accentués (Paaijmans et al., 2010). Par contre, l'absence d'étude effectuée en milieux tempérés rend difficile de comparer les résultats obtenus. Une relation négative a aussi été observée entre le pourcentage de zones anthropiques et la probabilité d'infection. Les perturbations environnementales associées à ces milieux peuvent affecter l'abondance et la diversité des hôtes et des vecteurs modifiant ainsi le patron de transmission parasitaire (Fourcade et al., 2014; Okanga et al., 2013; Sehgal, 2015). De plus, les modifications de l'environnement peuvent aussi perturber les compétitions interspécifiques et les habitudes alimentaires des vecteurs, ce qui peut donc entraîner une diminution du taux de transmission chez les hôtes cibles (Bonneaud et al., 2009; Chasar et al., 2009). À l'opposé, le pourcentage de zones forestières et de cultures extensives semblent agir positivement sur la probabilité d'infection. Ces milieux sont les moins perturbés du système (Ghilain et Bélisle, 2008) et possèdent un couvert végétal permettant la protection des hôtes et des vecteurs, ce qui favorise leur taux de rencontres (Bonneaud et al., 2009; Crowder et al., 2013; Mercer et al., 2005; Roiz et al., 2015). Chez les oisillons, seulement les précipitations ont affecté positivement la probabilité d'infection, probablement par le biais d'une augmentation de la disponibilité de milieux propices à la reproduction des vecteurs (Galardo et al., 2009; Guthmann et al., 2002;

Hernández-Lara et al., 2017; Mercer et al., 2005; Patz et al., 2000). En effet, la présence accrue de points d'eau temporaires va promouvoir la transmission parasitaire (Patz et al., 2000). De plus, 32% de la variance totale associée au statut d'infection des oisillons provient de l'identité des nichoirs ce qui suggère la possible présence d'une variation environnementale à fine échelle pouvant avoir une implication dans la probabilité d'infection. Cependant, certaines variables, dont le pourcentage de points d'eau, la densité et diversité aviaire, ne semble pas influencer la probabilité d'infection. L'utilisation d'une échelle spatiale relativement grande lors de la caractérisation du paysage peut affecter la probabilité de détecter un effet chez certaines variables qui agissent à de plus petites échelles. Dans le cas de la densité et diversité aviaire, la sur- et sous-utilisation par les vecteurs et/ou le manque de compatibilité avec la communauté parasitaire de certaines espèces aviaire peut limiter la transmission dans certaines régions malgré la présence d'une grande densité et diversité aviaire (Ellis et al., 2017). Cependant, l'hétérogénéité spatiale de la prévalence de la malaria aviaire identifiée dans cette population peut aussi être associée à une distribution non aléatoire des individus infectés dans le paysage. Ainsi, comme d'autres études l'ont identifié dans ce système (Bourret et Garant, 2015; Porlier et al., 2009), les individus sains, arrivant en premier sur les sites de reproduction via le fleuve Saint-Laurent, s'installeraient dans les zones de cultures intensives à proximité laissant donc libres les zones extensives aux individus infectés arrivant plus tardivement.

### *3.1.3 Variation interannuelle du statut d'infection*

Plusieurs changements de statut d'infection (N=69) ont été observés au cours du suivi suggérant que certains individus possèdent la capacité de supprimer des infections parasitaires et de développer une immunité contre les infections futures (Grillo et al., 2012; Hammers et al., 2016; Hellgren et al., 2013). Ainsi, ces variations peuvent être le reflet de différents niveaux de résistances génétiques entre les individus (Hasselquist et al., 2007; Westneat et Birkhead, 1998). De plus, ces changements de statut d'infection peuvent être le résultat des différentes stratégies de transmission associées à chaque lignée parasitaire et qui sont adaptées spécifiquement à

l'abondance spatio-temporelle de leurs vecteurs dans le paysage (Hellgren et al., 2013). En effet, certaines lignées, dont leurs vecteurs sont seulement présents sur les aires d'hivernage, sont généralement en dormance dans l'organisme de l'hôte durant la saison de reproduction réduisant ainsi la capacité de détection (Hellgren et al., 2013). Une faible intensité parasitaire dans le système sanguin de l'organisme peut aussi réduire la capacité de détection et donc, engendrer cette fluctuation du statut d'infection observée chez certains individus (Hammers et al., 2016; Hellgren et al., 2013).

### **3.2 Limitations du projet et perspectives futures**

La transmission parasitaire en milieux naturels est issue de complexes interactions entre diverses composantes démographiques et environnementales généralement hétérogènes dans l'espace (Lachish et al., 2011). Ainsi, les analyses effectuées dans cette étude, ne comprenant aucune variable démographique, n'expliquaient qu'une faible partie de la variance totale du statut d'infection. Il serait donc primordial d'inclure des variables intrinsèques, dont l'âge et le sexe, dans de futures analyses pour une compréhension complète de la dynamique parasitaire. Ceci permettra, par la suite, d'identifier plus précisément l'effet de la malaria aviaire sur les traits d'histoire de vie dans un paysage hétérogène. En effet, plusieurs études ont déjà identifié les effets néfastes du parasitisme sur le succès reproducteur et la condition corporelle (Asghar et al., 2015; Valkiūnas et al., 2006a), dont les impacts peuvent être particulièrement importants chez les populations en déclin (Dunn et al., 2013). Cela dit, des analyses exploratoires suggèrent qu'aucune donnée démographique ne semble être associée à la probabilité d'infection et que la malaria aviaire s'avère bénigne dans ce système. Il est aussi possible que le regroupement par genre parasitaire lors des analyses soit responsable de cette faible variabilité expliquée. L'étude de Chasar et al. (2009) a identifié des patrons de transmission divergents entre les parasites sanguins étudiés, et ce, même pour des lignées étroitement reliées. Ainsi, une analyse séparée par lignées parasitaires permettrait possiblement d'élucider la distribution complexe des parasites sanguins, dont les vecteurs spécifiques possèdent des contraintes environnementales

distinctes. Les lignées abondantes du système, SEIAUR01, GEOTRI09, BT7 et CB1, seraient de bonnes candidates pour identifier la présence de ce processus dans cette population.

Le suivi de la malaria aviaire chez les oisillons a permis l'apport de connaissances essentielles pour une meilleure compréhension de la dynamique de la malaria aviaire dans le système étudié. De plus, la détection de la malaria aviaire chez les oisillons confirme une transmission en période de reproduction soulignant donc l'importance de l'exposition aux vecteurs sur la variation spatiale observée. Cependant, plusieurs études ont aussi souligné l'importance des sites hivernaux dans la transmission de la malaria aviaire chez les espèces migratrices (Bensch et al., 2007; Ventim et al., 2012; Waldenström et al., 2002). Malheureusement, peu d'information est actuellement disponible sur l'écologie de l'Hirondelle bicolore en dehors de la période de reproduction. En effet, à ce jour, les informations sur le patron de migration de l'Hirondelle sont majoritairement sommaires et demandent à être actualisées (Butler, 1988). Considérant les différentes compositions de communautés parasitaires entre les populations d'une même espèce (Freeman-Gallant et al., 2001; Pagenkopp et al., 2008), il est donc crucial d'avoir des informations précises sur la localisation des sites hivernaux de l'Hirondelle bicolore. Malgré la grande contrainte logistique associée au suivi d'espèces aviaires sur leurs aires d'hivernage, des données approfondies sur les communautés parasitaires et leur transmission durant cette période seraient nécessaires pour comprendre la dynamique complète de la malaria aviaire chez cette espèce. De plus, un suivi des oisillons sur une plus grande échelle spatio-temporelle permettrait l'approfondissement de nos connaissances de la transmission parasitaire sur les sites de reproduction. Ces données recueillies idéalement sur l'ensemble des oisillons du système et au cours de plusieurs saisons de reproduction permettront d'identifier plus précisément les zones à risque sur le site d'étude. De plus, elles permettront d'effectuer une meilleure comparaison avec les résultats obtenus chez les adultes.

Le manque d'information sur l'identité taxonomique des vecteurs impliqués dans la transmission de la malaria aviaire durant la période de reproduction correspond à une limitation importante de cette étude. En effet, l'écologie des vecteurs, comprenant les aspects

comportementaux et les besoins environnementaux associés à leur développement, diffère entre les espèces (Lachish et al., 2011; Santiago-Alarcon et al., 2012; Szöllösi et al., 2011). Ceci peut donc avoir un impact important sur la distribution spatiale des divers genres parasites observés dans cette étude (Lachish et al., 2011; Santiago-Alarcon et al., 2012; Szöllösi et al., 2011). En plus d'indiquer les lignées transmises dans le paysage, ces données permettraient d'identifier les espèces de vecteurs impliqués dans la transmission parasite et d'avoir la possibilité d'approfondir nos connaissances sur leur écologie. Globalement, des informations précises sur l'abondance et la distribution des vecteurs dans le paysage permettraient de mieux comprendre la variation spatiale de la structure de la communauté parasite et possiblement, d'associer directement leur distribution avec celle de la malaria aviaire.

Plusieurs articles ont identifié un manque d'efficacité de plusieurs techniques PCR pour la détection de certaines lignées parasites, et plus particulièrement des infections mixtes (Bernotienė et al., 2016; Martínez et al., 2009; Pérez-Tris et Bensch, 2005; Zehtindjiev et al., 2012a). De plus, les infections à faibles intensités dans la circulation sanguine peuvent être difficilement amplifiées, et ce, même à l'aide de techniques moléculaires (Bensch et al., 2007; Bernotienė et al., 2016; Valkiūnas et al., 2006b; Zehtindjiev et al., 2012a). Ainsi, une sous-estimation de l'occurrence de la malaria aviaire dans la population étudiée peut survenir en entraînant donc une approximation biaisée de la réelle communauté parasite. L'utilisation en parallèle de plusieurs techniques PCR différentes, ayant chacune leur propre spécificité, permettrait d'optimiser le nombre de détections (Bernotienė et al., 2016). L'utilisation d'un microscope peut aussi contribuer à augmenter l'efficacité de la détection parasite, et plus particulièrement par la visualisation directe des possibles infections mixtes (Bernotienė et al., 2016; Valkiūnas et al., 2006b; Zehtindjiev et al., 2012a). De plus, la microscopie permet de calculer la parasitémie, correspondant au niveau d'intensité de l'infection parasite en circulation sanguine, dont la variation interindividuelle peut être relativement importante (Palinauskas et al., 2008). L'intensité parasite donne accès à des informations supplémentaires que les données binaires, utilisées dans ce projet, ne permettent pas. Précédemment associée à l'hétérogénéité spatiale de l'environnement (Krama et al., 2015), la



parasitémie permet aussi de décrire précisément les conséquences du parasitisme qui sont dépendantes de l'intensité d'infection (Asghar et al., 2011; Knowles et al., 2010; Marzal et al., 2005; Smith et al., 2015). Les analyses qPCR (PCR quantitative) permettent également de quantifier la parasitémie (Richard et al., 2002). Cette technique estime la quantité initiale d'ADN du parasite présent dans l'échantillon analysé, et ce, plus efficacement que la microscopie, lorsque bien optimisée (Richard et al., 2002). Ainsi, l'estimation de la parasitémie permettrait des analyses plus approfondies de l'effet de la malaria aviaire sur la démographie populationnelle et les traits d'histoire de vie (Smith et al., 2015).

En plus de fluctuer dans l'espace, la malaria aviaire peut aussi varier temporellement. En effet, la prévalence peut fluctuer au cours d'un cycle annuel et plus particulièrement en régions tempérées où les changements hormonaux associés à la reproduction entraînent le relâchement d'infections précédemment contractées (Cosgrove et al., 2008; Garvin et Schoech, 2006; Hellgren et al., 2013). Ainsi, pour approfondir notre compréhension de la dynamique d'infection de la malaria aviaire chez cette population d'Hirondelle bicolore, il serait pertinent de prélever des échantillons sanguins chez les femelles à diverses étapes de leur reproduction (p.ex. ponte, incubation et post-éclosion). Ceci permettrait d'identifier les possibles fluctuations de la parasitémie qui semblent jouer un rôle important dans l'intensité de la transmission parasitaire (Cosgrove et al., 2008).

L'absence d'effet de certaines variables environnementales, dont la densité aviaire, a entraîné l'émergence de plusieurs questionnements. En effet, cette variable a été identifiée à maintes reprises comme un élément clé dans la dynamique parasitaire des populations sauvages (Drovetski et al., 2014; Fourcade et al., 2014; Matthews et al., 2015; Santiago-Alarcon et al., 2016). Cependant, l'étude de Ellis et al. (2017) a souligné le manque de compatibilité entre certaines espèces aviaires et lignées parasitaires limitant ainsi le maintien et la transmission de certains parasites dans la communauté aviaire. Le Moineau domestique (*Passer domesticus*), espèce introduite et compétiteur direct de l'Hirondelle bicolore dans le système d'étude de ce

projet, est généralement associé à de faibles niveaux de prévalence, en raison de l'absence de leurs pathogènes naturels dans l'environnement (Lima et al., 2010; Marzal et al., 2011). La présence de cette espèce peut donc diluer l'effet possible de la densité sur la probabilité d'infection (Ellis et al., 2017). Ainsi, l'étude de la malaria aviaire chez le Moineau domestique permettrait d'identifier la présence de ce processus, tout en récoltant des données intéressantes sur leur communauté parasitaire qui pourraient être comparées à celles de l'Hirondelle bicolore.

### **3.3 Conclusion**

Ce projet a contribué à l'approfondissement des connaissances des relations hôte-parasite chez les populations aviaires sauvages, et plus particulièrement chez une espèce subissant d'importantes perturbations environnementales. Le suivi à long terme de l'Hirondelle bicolore a permis, en premier lieu, de quantifier la prévalence et la diversité parasitaire de la malaria aviaire chez une population en déclin. Par la suite, cette étude a permis d'identifier l'implication de certaines variables environnementales, dont les perturbations anthropiques, dans la distribution spatiale de la malaria aviaire. Ces résultats ont généré une multitude de questionnements nécessaires pour une meilleure compréhension des processus biologiques impliqués dans la dynamique de la transmission parasitaire et de l'importance de la malaria aviaire dans le déclin d'espèces en milieux anthropisés.

## BIBLIOGRAPHIE

Afrane, Y.A., Little, T.J., Lawson, B.W., Githeko, A.K., and Yan, G. (2008). Deforestation and vectorial capacity of *Anopheles gambiae* giles mosquitoes in malaria transmission, Kenya. *Emerg. Infect. Dis.* *14*, 1533–1538.

Anderson, R.M., and May, R.M. (1978). Regulation and stability of host-parasite population interactions. *J. Anim. Ecol.* *47*, 219–247.

Applegate, J.E. (1970). Population changes in latent avian malaria infections associated with season and corticosterone treatment. *J. Parasitol.* *56*, 439–443.

Asghar, M., Hasselquist, D., and Bensch, S. (2011). Are chronic avian haemosporidian infections costly in wild birds? *J. Avian Biol.* *42*, 530–537.

Asghar, M., Hasselquist, D., Hansson, B., Zehindjiev, P., Westerdahl, H., and Bensch, S. (2015). Hidden costs of infection: Chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science.* *347*, 436–438.

Atkinson, C.T., and Lapointe, D.A. (2009). Introduced avian diseases, climate change, and the future of Hawaiian honeycreepers. *J. Avian Med. Surg.* *23*, 53–63.

Atkinson, C.T., Thomas, N.J., and Hunter, D.B. (2009). *Parasitic Diseases of Wild Birds* (Iowa: Wiley-Blackwell).

Barber, C.A., Robertson, R.J., and Boag, P.T. (1996). The high frequency of extra-pair paternity in Tree swallows is not an artifact of nestboxes. *Behav. Ecol. Sociol.* *38*, 425–430.

Bélanger, L., and Grenier, M. (2002). Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. *Landsc. Ecol.* *17*, 495–507.

Bennett, G.F., Thommes, F., Blancou, J., and Artois, M. (1982). Blood parasites of some birds from the Lorraine region, France. *J. Wildl. Dis.* *18*, 81–88.

Bensch, S., and Åkesson, S. (2003). Temporal and Spatial Variation of Hematozoans in Scandinavian Willow Warblers. *J. Parasitol.* *89*, 388–391.

Bensch, S., Waldenström, J., Jonzén, N., Westerdahl, H., Hansson, B., Sejberg, D., and Hasselquist, D. (2007). Temporal dynamics and diversity of avian malaria parasites in a single host species. *J. Anim. Ecol.* *76*, 112–122.

Bensch, S., Hellgren, O., and Pérez-Tris, J. (2009). MalAvi: a public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. *Mol. Ecol. Resour.* *9*, 1353–1358.

Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., and Crick, H.Q.P. (2002). Linking agricultural practice to insect and bird populations: A historical study over three decades. *J. Appl. Ecol.* *39*, 673–687.

Benton, T.G., Vickery, J.A., and Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* *18*, 182–188.

van den Berg, H., von Hildebrand, A., Ragunathan, V., and Das, P.K. (2007). Reducing vector-borne disease by empowering farmers in integrated management. *Bull. World Heal. Organ.* *85*, 561–566.

Bernotienė, R., Palinauskas, V., Iezhova, T., Murauskaitė, D., and Valkiūnas, G. (2016). Avian haemosporidian parasites (Haemosporida): A comparative analysis of different polymerase chain reaction assays in detection of mixed infections. *Exp. Parasitol.* *163*, 31–37.

Blanford, J.I., Blanford, S., Crane, R.G., Mann, M.E., Paaijmans, K.P., Schreiber, K. V, and Thomas, M.B. (2013). Implications of temperature variation for malaria parasite development across Africa. *Sci. Rep.* 3, 1300.

Bonneaud, C., Sepil, I., Milá, B., Buermann, W., Pollinger, J., Sehgal, R.N.M., Valkiūnas, G., Iezhova, T.A., Saatchi, S., and Smith, T.B. (2009). The prevalence of avian Plasmodium is higher in undisturbed tropical forests of Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 25, 439–447.

Bourret, A., and Garant, D. (2015). Candidate gene-environment interactions and their relationships with timing of breeding in a wild bird population. *Ecol. Evol.* 5, 3628–3641.

Bradley, C.A., and Altizer, S. (2007). Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends Ecol. Evol.* 22, 95–102.

Buchanan, K.L., Catchpole, C.K., Lewis, J.W., and Lodge, A. (1999). Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Anim. Behav.* 57, 307–314.

Butler, R.W. (1988). Population dynamics and migration routes of Tree swallows, *Tachycineta bicolor*, in North America. *J. F. Ornithol.* 59, 395–402.

Byers, J.E., Blakeslee, A.M.H., Linder, E., Cooper, A.B., and Maguire, T.J. (2008). Controls of spatial variation in the prevalence of trematode parasites infecting a marine snail. *Ecology* 89, 439–451.

Carrete, M., Serrano, D., Illera, J.C., López, G., Vögeli, M., Delgado, A., and Tella, J.L. (2009). Goats, birds, and emergent diseases: apparent and hidden effects of exotic species in an island environment. *Ecol. Appl.* 19, 840–853.

Chasar, A., Loiseau, C., Valkiūnas, G., Iezhova, T., Smith, T.B., and Sehgal, R.N.M. (2009). Prevalence and diversity patterns of avian blood parasites in degraded African rainforest

habitats. *Mol. Ecol.* *18*, 4121–4133.

Chiron, F., Chargé, R., Julliard, R., Jiguet, F., and Muratet, A. (2014). Pesticide doses, landscape structure and their relative effects on farmland birds. *Agric. Ecosyst. Environ.* *185*, 153–160.

Cianci, D., Hartemink, N., and Ibáñez-Justicia, A. (2015). Modelling the potential spatial distribution of mosquito species using three different techniques. *Int. J. Health Geogr.* *14*, 10.

Clinchy, M., Zanette, L., Boonstra, R., Wingfield, J.C., and Smith, J.N.M. (2004). Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *271*, 2473–2479.

Colinet, H., Sinclair, B.J., Vernon, P., and Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annu. Rev. Entomol.* *60*, 123–140.

Coors, A., Decaestecker, E., Jansen, M., and De Meester, L. (2008). Pesticide exposure strongly enhances parasite virulence in an invertebrate host model. *Oikos* *117*, 1840–1846.

Cosgrove, C.L., Wood, M.J., Day, K.P., and Sheldon, B.C. (2008). Seasonal variation in *Plasmodium* prevalence in a population of blue tits *Cyanistes caeruleus*. *J. Anim. Ecol.* *77*, 540–548.

Crowder, D.W., Dykstra, E.A., Brauner, J.M., Duffy, A., Reed, C., Martin, E., Peterson, W., Carrière, Y., Dutilleul, P., and Owen, J.P. (2013). West Nile virus prevalence across landscapes is mediated by local effects of agriculture on vector and host communities. *PLoS One* *8*, e55006.

Davies, C., Coetzee, M., and Lyons, C.L. (2016). Effect of stable and fluctuating temperatures on the life history traits of *Anopheles arabiensis* and *An. quadriannulatus* under conditions of inter- and intra-specific competition. *Parasit. Vectors* *9*, 342.

Davies, C.R., Ayres, J.M., Dye, C., and Deane, L.M. (1991). Malaria infection rate of Amazonian primates increases with body weight and group size. *Funct. Ecol.* 5, 655–662.

Dawson, R.D., and Bortolotti, G.R. (1997). Ecology of parasitism of nestling American kestrels by *Carnus hemapterus* (Diptera : Carnidae). *Can. J. Zool.* 75, 2021–2026.

Dawson, R.D., and Bortolotti, G.R. (2000). Effects of Hematozoan parasites on condition and return rates of American Kestrels. *Auk* 117, 373–380.

Detinova, T.S. (1962). Age-grouping methods in Diptera of medical importance with special reference to some vectors of malaria. *Monogr Ser WHO Geneva* 47, 13-191.

Dobson, A. (2004). Population dynamics of pathogens with multiple host species. *Am. Nat.* 164, 64–78.

Drovetski, S.V, Aghayan, S.A., Mata, V.A., Lopes, R.J., Mode, N.A., Harvey, J.A., and Voelker, G. (2014). Does the niche breadth or trade-off hypothesis explain the abundance-occupancy relationship in avian Haemosporidia? *Mol. Ecol.* 23, 3322–3329.

Dufva, R. (1996). Blood parasites, health, reproductive success, and egg volume in female Great Tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* 27, 83–87.

Dunn, P.O., and Whittingham, L.A. (2005). Radio-tracking of female Tree swallows prior to egg-laying. *J. F. Ornithol.* 76, 259–263.

Dunn, J.C., Goodman, S.J., Benton, T.G., and Hamer, K.C. (2013). Avian blood parasite infection during the non-breeding season: an overlooked issue in declining populations? *BioMed Cent. Ecol.* 13, 30.

Dunn, J.C., Goodman, S.J., Benton, T.G., and Hamer, K.C. (2014). Active blood parasite

infection is not limited to the breeding season in a declining farmland bird. *J. Parasitol.* *100*, 260–266.

Ellis, V.A., Collins, M.D., Medeiros, M.C.I., Sari, E.H.R., Coffey, E.D., Dickerson, R.C., Lugarini, C., Stratford, J.A., Henry, D.R., Merrill, L., et al. (2015). Local host specialization, host-switching, and dispersal shape the regional distributions of avian haemosporidian parasites. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* *112*, 11294–11299.

Ellis, V.A., Medeiros, M.C.I., Collins, M.D., Sari, E.H.R., Coffey, E.D., Dickerson, R.C., Lugarini, C., Stratford, J.A., Henry, D.R., Merrill, L., et al. (2017). Prevalence of avian haemosporidian parasites is positively related to the abundance of host species at multiple sites within a region. *Parasitol. Res.* *116*, 73–80.

Environnement Canada (2012). État des populations d'oiseaux du Canada (Ottawa: Environnement Canada).

Fillinger, U., Sonye, G., Killeen, G.F., Knols, B.G.J., and Becker, N. (2004). The practical importance of permanent and semipermanent habitats for controlling aquatic stages of *Anopheles gambiae sensu lato* mosquitoes: Operational observations from a rural town in western Kenya. *Trop. Med. Int. Heal.* *9*, 1274–1289.

Fourcade, Y., Keišs, O., Richardson, D.S., and Secondi, J. (2014). Continental-scale patterns of pathogen prevalence: a case study on the corncrake. *Evol. Appl.* *7*, 1043–1055.

Freeman-Gallant, C.R., O'Connor, K.D., and Breuer, M.E. (2001). Sexual selection and the geography of Plasmodium infection in Savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Oecologia* *127*, 517–521.

Galardo, A.K.R., Zimmerman, R.H., Lounibos, L.P., Young, L.J., Galardo, C.D., Arruda, M., and D'Almeida Couto, A.A.R. (2009). Seasonal abundance of anopheline mosquitoes and their



association with rainfall and malaria along the Matapí River, Amapí, Brazil. *Med. Vet. Entomol.* 23, 335–349.

Garamszegi, L.Z. (2011). Climate change increases the risk of malaria in birds. *Glob. Chang. Biol.* 17, 1751–1759.

Garvin, M.C., and Schoech, S.J. (2006). Hormone levels and infection of *Haemoproteus danilewskyi* in free-ranging blue jays (*Cyanocitta cristata*). *J. Parasitol.* 92, 659–662.

Ghilain, A., and Bélisle, M. (2008). Breeding success of Tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecol. Appl.* 18, 1140–1154.

Di Giulio, M., Edwards, P.J., and Meister, E. (2001). Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *J. Appl. Ecol.* 38, 310–319.

Goater, C.P., and Holmes, J. (1997). Parasite-mediated natural selection. In *Host-parasite evolution: General principals and avian models*, D.H. Clayton et J. Moore, eds (Oxford: Oxford University Press), pp. 9–29.

Goater, T.M., Goater, C.P., and Esch, G.W. (2014). *Parasitism - The diversity and ecology of animal parasites* (Cambridge: Cambridge University Press).

Gonzalez-Quevedo, C., Davies, R.G., and Richardson, D.S. (2014). Predictors of malaria infection in a wild bird population: landscape-level analyses reveal climatic and anthropogenic factors. *J. Anim. Ecol.* 83, 1091–1102.

Gregory, R.D., and Blackburn, T.M. (1991). Parasite prevalence and host sample size. *Parasitol. Today* 7, 316–318.

Greiner, E.C., Bennett, G.F., White, E.M., and Coombs, R.F. (1975). Distribution of the avian

hematozoa of North America. *Can. J. Zool.* *53*, 1762–1787.

Griffith, S.C., Owens, I.P.F., and Thuman, K.A. (2002). Extra pair paternity in birds : a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* *11*, 2195–2212.

Grillo, E.L., Fithian, R.C., Cross, H., Wallace, C., Viverette, C., Reilly, R., and Mayer, D.C.G. (2012). Presence of *Plasmodium* and *Haemoproteus* in breeding Prothonotary warblers (*Protonotaria citrea*: Parulidae): temporal and spatial trends in infection prevalence. *J. Parasitol.* *98*, 93–102.

Guthmann, J.P., Llanos-Cuentas, A., Palacios, A., and Hall, A.J. (2002). Environmental factors as determinants of malaria risk. A descriptive study on the northern coast of Peru. *Trop. Med. Int. Heal.* *7*, 518–525.

Hakkarainen, H., Ilmonen, P., Koivunen, V., and Korpimäki, E. (1998). Blood parasites and nest defense behaviour of Tengmalm's owls. *Oecologia* *114*, 574–577.

Hallmann, C.A., Foppen, R.P.B., van Turnhout, C.A.M., de Kroon, H., and Jongejans, E. (2014). Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* *511*, 341–343.

Hammers, M., Komdeur, J., Kingma, S.A., Hutchings, K., Fairfield, E.A., Gilroy, D.L., and Richardson, D.S. (2016). Age-specific haemosporidian infection dynamics and survival in Seychelles warblers. *Sci. Rep.* *6*, 29720.

Haroune, L., Cassoulet, R., Lafontaine, M.P., Bélisle, M., Garant, D., Pelletier, F., Cabana, H., and Bellenger, J.P. (2015). Liquid chromatography-tandem mass spectrometry determination for multiclass pesticides from insect samples by microwave-assisted solvent extraction followed by a salt-out effect and micro-dispersion purification. *Anal. Chim. Acta* *891*, 160–170.

Hart, J.D., Milsom, T.P., Fisher, G., Wilkins, V., Moreby, S.J., Murray, A.W.A., and Robertson, P.A. (2006). The relationship between yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *J. Appl. Ecol.* *43*, 81–91.

Hasselquist, D., Östman, Ö., Waldenström, J., and Bensch, S. (2007). Temporal patterns of occurrence and transmission of the blood parasite *Haemoproteus payevskyi* in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *J. Ornithol.* *148*, 401–409.

Hellard, E., Cumming, G.S., Caron, A., Coe, E., and Peters, J.L. (2016). Testing epidemiological functional groups as predictors of avian haemosporidia patterns in southern Africa. *Ecosphere* *7*, e01225.

Hellgren, O. (2005). The occurrence of haemosporidian parasites in the Fennoscandian bluethroat (*Luscinia svecica*) population. *J. Ornithol.* *146*, 55–60.

Hellgren, O., Waldenström, J., Pérez-Tris, J., Szöllösi, E., Hasselquist, D., Krizanauskiene, A., Ottosson, U., and Bensch, S. (2007). Detecting shifts of transmission areas in avian blood parasites - a phylogenetic approach. *Mol. Ecol.* *16*, 1281–1290.

Hellgren, O., Bensch, S., and Malmqvist, B. (2008). Bird hosts, blood parasites and their vectors - associations uncovered by molecular analyses of blackfly blood meals. *Mol. Ecol.* *17*, 1605–1613.

Hellgren, O., Pérez-Tris, J., and Bensch, S. (2009). A jack-of-all-trades and still a master of some : prevalence and host range in avian malaria and related blood parasites. *Ecology* *90*, 2840–2849.

Hellgren, O., Wood, M.J., Waldenström, J., Hasselquist, D., Ottosson, U., Stervander, M., and Bensch, S. (2013). Circannual variation in blood parasitism in a sub-Saharan migrant passerine bird, the garden warbler. *J. Evol. Biol.* *26*, 1047–1059.

Hernández-Lara, C., González-García, F., and Santiago-Alarcon, D. (2017). Spatial and seasonal variation of avian malaria infections in five different land use types within a Neotropical montane forest matrix. *Landsc. Urban Plan.* *157*, 151–160.

Holmstrup, M., Bindesbøl, A.-M., Oostingh, G.J., Duschl, A., Scheil, V., Köhler, H.-R., Loureiro, S., Soares, A.M.V.M., Ferreira, A.L.G., Kienle, C., et al. (2010). Interactions between effects of environmental chemicals and natural stressors: A review. *Sci. Total Environ.* *408*, 3746–3762.

Ibañez-Justicia, A., and Cianci, D. (2015). Modelling the spatial distribution of the nuisance mosquito species *Anopheles plumbeus* (Diptera: Culicidae) in the Netherlands. *Parasit. Vectors* *8*, 258.

Isaksson, C., Sepil, I., Baramidze, V., and Sheldon, B.C. (2013). Explaining variance of avian malaria infection in the wild: the importance of host density, habitat, individual life-history and oxidative stress. *BioMed Cent. Ecol.* *13*, 15.

Jobin, B., DesGranges, J.-L., and Boutin, C. (1996). Population trends in selected species of farmland birds in relation to recent developments in agriculture in the St. Lawrence Valley. *Agric. Ecosyst. Environ.* *57*, 103–116.

Jog, M., and Watve, M. (2005). Role of parasites and commensals in shaping host behaviour. *Curr. Sci.* *89*, 1184–1191.

Jones, J. (2003). Tree swallows (*Tachycineta Bicolor*): A new model organism? *Auk* *120*, 591–599.

Jovani, R., and Tella, J.L. (2006). Parasite prevalence and sample size: misconceptions and solutions. *Trends Parasitol.* *22*, 214–218.

Kebede, A., McCann, J.C., Kiszewski, A.E., and Ye-Ebiyo, Y. (2005). New evidence of the effects of agro-ecologic change on malaria transmission. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 73, 676–680.

Keesing, F., Holt, R.D., and Ostfeld, R.S. (2006). Effects of species diversity on disease risk. *Ecol. Lett.* 9, 485–498.

Kimura, M., Darbro, J.M., and Harrington, L.C. (2010). Avian malaria parasites share congeneric mosquito vectors. *J. Parasitol.* 96, 144–151.

Knowles, S.C.L., Palinauskas, V., and Sheldon, B.C. (2010). Chronic malaria infections increase family inequalities and reduce parental fitness: experimental evidence from a wild bird population. *J. Evol. Biol.* 23, 557–569.

Knowles, S.C.L., Wood, M.J., Alves, R., and Sheldon, B.C. (2014). Dispersal in a patchy landscape reveals contrasting determinants of infection in a wild avian malaria system. *J. Anim. Ecol.* 83, 429–439.

Krama, T., Krams, R., Čirule, D., Moore, F.R., Rantala, M.J., and Krams, I.A. (2015). Intensity of haemosporidian infection of parids positively correlates with proximity to water bodies, but negatively with host survival. *J. Ornithol.* 156, 1075–1084.

Krefis, A.C., Schwarz, N.G., Nkrumah, B., Acquah, S., Loag, W., Oldeland, J., Sarpong, N., Adu-Sarkodie, Y., Ranft, U., and May, J. (2011). Spatial analysis of land cover determinants of malaria incidence in the Ashanti Region, Ghana. *PLoS One* 6, e17905.

Lachish, S., Knowles, S.C.L., Alves, R., Wood, M.J., and Sheldon, B.C. (2011). Infection dynamics of endemic malaria in a wild bird population: parasite species-dependent drivers of spatial and temporal variation in transmission rates. *J. Anim. Ecol.* 80, 1207–1216.

Lafferty, K.D., and Kuris, A.M. (1999). How environmental stress affects the impacts of

parasites. *Limnol. Oceanogr.* 44, 925–931.

LaPointe, D.A., Atkinson, C.T., and Samuel, M.D. (2012). Ecology and conservation biology of avian malaria. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1249, 211–226.

LaPointe, D.A., Goff, M.L., and Atkinson, C.T. (2010). Thermal constraints to the sporogonic development and altitudinal distribution of avian malaria *Plasmodium relictum* in Hawai'i. *J. Parasitol.* 96, 318–324.

Lima, M.R., Simpson, L., Fecchio, A., and Kyaw, C.M. (2010). Low prevalence of haemosporidian parasites in the introduced house sparrow (*Passer domesticus*) in Brazil. *Acta Parasitol.* 55, 297–303.

Lindsay, S.W., and Martens, W.J.M. (1998). Malaria in the African highlands : past, present and future. *Bull. World Health Organ.* 76, 33–45.

Little, T.J., Shuker, D.M., Colegrave, N., Day, T., and Graham, A.L. (2010). The coevolution of virulence: tolerance in perspective. *PLoS Pathog.* 6, e1001006.

Liu, X.-B., Liu, Q.-Y., Guo, Y.-H., Jiang, J.-Y., Ren, D.-S., Zhou, G.-C., Zheng, C.-J., Zhang, Y., Liu, J.-L., Li, Z.-F., et al. (2011). The abundance and host-seeking behavior of culicine species (Diptera: Culicidae) and *Anopheles sinensis* in Yongcheng city, people's Republic of China. *Parasit. Vectors* 4, 221.

Loiseau, C., Iezhova, T., Valkiūnas, G., Chasar, A., Hutchinson, A., Buermann, W., Smith, T.B., and Sehgal, R.N.M. (2010). Spatial variation of Haemosporidian parasite infection in African rainforest bird species. *J. Parasitol.* 96, 21–29.

Lopez-Antia, A., Ortiz-Santaliestra, M.E., Mougeot, F., and Mateo, R. (2015). Imidacloprid-treated seed ingestion has lethal effect on adult partridges and reduces both breeding investment

and offspring immunity. *Environ. Res.* *136*, 97–107.

Malmqvist, B., Strasevicius, D., Hellgren, O., Adler, P.H., and Bensch, S. (2004). Vertebrate host specificity of wild-caught blackflies revealed by mitochondrial DNA in blood. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *271*, S152–S155.

Margolis, A.L., Esch, G.W., Holmes, J.C., Kuris, A.M., and Schad, G.A. (1982). The use of ecological terms in parasitology (report of an Ad Hoc committee of the american society of parasitologist). *J. Parasitol.* *68*, 131–133.

Martínez, J., Martínez-De La Puente, J., Herrero, J., Del Cerro, S., Lobato, E., Rivero-De Aguilar, J., Vásquez, R.A., and Merino, S. (2009). A restriction site to differentiate *Plasmodium* and *Haemoproteus* infections in birds: on the inefficiency of general primers for detection of mixed infections. *Parasitology* *136*, 713–722.

Martínez-de la Puente, J., Merino, S., Tomás, G., Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., García-Fraile, S., and Belda, E.J. (2010). The blood parasite *Haemoproteus* reduces survival in a wild bird: a medication experiment. *Biol. Lett.* *6*, 663–665.

Marzal, A. (2012). The recent advances in studies on avian malaria parasites. In *Malaria parasites*, O.O. Okawa, ed (Rijeka: InTech), pp. 135–158

Marzal, A., de Lope, F., Navarro, C., and Møller, A.P. (2005). Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. *Oecologia* *142*, 541–545.

Marzal, A., Bensch, S., Reviriego, M., Balbontin, J., and de Lope, F. (2008). Effects of malaria double infection in birds: one plus one is not two. *J. Evol. Biol.* *21*, 979–987.

Marzal, A., Ricklefs, R.E., Valkiūnas, G., Albayrak, T., Arriero, E., Bonneaud, C., Czirják, G.A., Ewen, J., Hellgren, O., Hořáková, D., et al. (2011). Diversity, loss, and gain of malaria

parasites in a globally invasive bird. *PLoS One* 6, e21905.

Matthews, A.E., Ellis, V.A., Hanson, A.A., Roberts, J.R., Ricklefs, R.E., and Collins, M.D. (2015). Avian haemosporidian prevalence and its relationship to host life histories in eastern Tennessee. *J. Ornithol.* 157, 533–548.

Medeiros, M.C.I., Ricklefs, R.E., Brawn, J.D., and Hamer, G.L. (2015). Plasmodium prevalence across avian host species is positively associated with exposure to mosquito vectors. *Parasitology* 142, 1612–1620.

Mendenhall, C.D., Archer, H.M., Brenes, F.O., Sekercioglu, C.H., and Sehgal, R.N.M. (2013). Balancing biodiversity with agriculture: Land sharing mitigates avian malaria prevalence. *Conserv. Lett.* 6, 125–131.

Mendes, L., Piersma, T., Lecoq, M., Spaans, B., and Ricklefs, R.E. (2005). Disease-limited distributions? Contrasts in the prevalence of avian malaria in shorebird species using marine and freshwater habitats. *Oikos* 109, 396–404.

Mercer, D.R., Sheeley, S.L., and Brown, E.J. (2005). Mosquito (Diptera: Culicidae) development within microhabitats of an Iowa wetland. *J. Med. Entomol.* 42, 685–693.

Merilä, J., Björklund, M., and Bennett, G.F. (1995). Geographic and individual variation in haematozoan infections in the greenfinch, *Carduelis chloris*. *Can. J. Zool.* 73, 1798–1804.

Merino, S., Moreno, J., Vásquez, R.A., Martínez, J., Sánchez-Monsálvez, I., Estades, C.F., Ippi, S., Sabat, P., Rozzi, R., and McGehee, S. (2008). Haematozoa in forest birds from southern Chile: Latitudinal gradients in prevalence and parasite lineage richness. *Austral Ecol.* 33, 329–340.

Michel, N.L., Smith, A.C., Clark, R.G., Morrissey, C.A., and Hobson, K.A. (2016). Differences



in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. *Ecography*. *39*, 774–786.

Minakawa, N., Sonye, G., Mogi, M., Githeko, A., and Yan, G. (2002). The effects of climatic factors on the distribution and abundance of malaria vectors in Kenya. *J. Med. Entomol.* *39*, 833–841.

Minchella, D.J., and Scott, M.E. (1991). Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *Trends Ecol. Evol.* *6*, 250–254.

Moens, M.A.J., Valkiūnas, G., Paca, A., Bonaccorso, E., Aguirre, N., and Pérez-Tris, J. (2016). Parasite specialization in a unique habitat: hummingbirds as reservoirs of generalist blood parasites of Andean birds. *J. Anim. Ecol.* *85*, 1234–1245.

Møller, A.P. (2010). Host-parasite interactions and vectors in the barn swallow in relation to climate change. *Glob. Chang. Biol.* *16*, 1158–1170.

Moss, R., Watson, A., and Ollason, J. (1982). *Animal population dynamics* (New York: Chapman and Hall).

Munga, S., Yakob, L., Mushinzimana, E., Zhou, G., Ouna, T., Minakawa, N., Githeko, A., and Yan, G. (2009). Land use and land cover changes and spatiotemporal dynamics of anopheline larval habitats during a four-year period in a highland community of Africa. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* *81*, 1079–1084.

Murdoch, W.W. (1994). Population regulation in theory and practice. *Ecol. Soc. Am.* *75*, 271–287.

Murdock, C.C. (2005). *Studies on the ecology of avian malaria in an alpine ecosystem*. Ph.D. thesis, University of Michigan, Ann Arbor.

Murphy, M.T. (2003). Avian population trends within the evolving agricultural landscape of eastern and central united states. *Auk* *120*, 20–34.

Murray, D.L., Keith, L.B., and Cary, J.R. (1998). Do parasitism and nutritional status interact to affect production in snowshoe hares. *Ecology* *79*, 1209–1222.

Nah, K., Kim, Y., and Lee, J.M. (2010). The dilution effect of the domestic animal population on the transmission of *P. vivax* malaria. *J. Theor. Biol.* *266*, 299–306.

Nebel, S., Mills, A., Mccracken, J.D., and Taylor, P.D. (2010). Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. *Avian Conserv. Ecol.* *5*, 1.

O’Brien, V.A., and Reiskind, M.H. (2013). Host-seeking mosquito distribution in habitat mosaics of southern great plains cross-timbers. *J. Med. Entomol.* *50*, 1231–1239.

Oakgrove, K.S., Harrigan, R.J., Loiseau, C., Guers, S., Seppi, B., and Sehgal, R.N.M. (2014). Distribution, diversity and drivers of blood-borne parasite co-infections in Alaskan bird populations. *Int. J. Parasitol.* *44*, 717–727.

Okanga, S., Cumming, G.S., Hockey, P.A.R., and Peters, J.L. (2013). Landscape structure influences avian malaria ecology in the Western Cape, South Africa. *Landsc. Ecol.* *28*, 2019–2028.

Ortego, J., and Cordero, P.J. (2010). Factors associated with the geographic distribution of leucocytozoa parasitizing nestling eagle owls (*Bubo bubo*): A local spatial-scale analysis. *Conserv. Genet.* *11*, 1479–1487.

Paaijmans, K.P., Read, A.F., and Thomas, M.B. (2009). Understanding the link between malaria risk and climate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* *106*, 13844–13849.

Paaijmans, K.P., Blanford, S., Bell, A.S., Blanford, J.I., Read, A.F., Thomas, M.B., and Denlinger, D.L. (2010). Influence of climate on malaria transmission depends on daily temperature variation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* *107*, 15135–15139.

Pagenkopp, K.M., Klicka, J., Durrant, K.L., Garvin, J.C., and Fleischer, R.C. (2008). Geographic variation in malarial parasite lineages in the Common yellowthroat (*Geothlypis trichas*). *Conserv. Genet.* *9*, 1577–1588.

Palinauskas, V., Valkiunas, G., Bolshakov, C. V., and Bensch, S. (2008). *Plasmodium relictum* (lineage P-SGS1): Effects on experimentally infected passerine birds. *Exp. Parasitol.* *120*, 372–380.

Palinauskas, V., Valkiūnas, G., Bolshakov, C. V, and Bensch, S. (2011). *Plasmodium relictum* (lineage SGS1) and *Plasmodium ashfordi* (lineage GRW2): The effects of the co-infection on experimentally infected passerine birds. *Exp. Parasitol.* *127*, 527–533.

Parham, P.E., and Michael, E. (2010). Modeling the effects of weather and climate change on malaria transmission. *Environ. Health Perspect.* *118*, 620–626.

Pascual, M., Dobson, A.P., and Bouma, M.J. (2009). Underestimating malaria risk under variable temperatures. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* *106*, 13645–13646.

Patz, J.A., and Olson, S.H. (2006). Malaria risk and temperature : Influences from global climate change and local land use practices. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* *103*, 5635–5636.

Patz, J.A., Graczyk, T.K., Geller, N., and Vittor, A.Y. (2000). Effects of environmental change on emerging parasitic diseases. *Int. J. Parasitol.* *30*, 1395–1405.

Pellerin, S., Rioux Paquette, S., Pelletier, F., Garant, D., and Bélisle, M. (2016). The trade-off between clutch size and egg mass in tree swallows *Tachycineta bicolor* is modulated by female

body mass. *J. Avian Biol.* *47*, 500–507.

Perez, G., Bastian, S., Agoulon, A., Bouju, A., Durand, A., Faille, F., Lebert, I., Rantier, Y., Plantard, O., and Butet, A. (2016). Effect of landscape features on the relationship between *Ixodes ricinus* ticks and their small mammal hosts. *Parasit. Vectors* *9*, 20.

Pérez-Tris, J., and Bensch, S. (2005). Diagnosing genetically diverse avian malarial infections using mixed-sequence analysis and TA-cloning. *Parasitology* *131*, 15–23.

Podmokła, E., Dubiec, A., Drobniak, S.M., Arct, A., Gustafsson, L., and Cichoń, M. (2014). Avian malaria is associated with increased reproductive investment in the blue tit. *J. Avian Biol.* *45*, 001–006.

Porlier, M., Bélisle, M., and Garant, D. (2009). Non-random distribution of individual genetic diversity along an environmental gradient. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* *364*, 1543–1554.

Poulin, B., Lefebvre, G., and Paz, L. (2010). Red flag for green spray: adverse trophic effects of *Bti* on breeding birds. *J. Appl. Ecol.* *47*, 884–889.

Power, A.G., and Mitchell, C.E. (2004). Pathogen spillover in disease epidemics. *Am. Nat.* *164*, S79–S89.

Price, P.W., Westoby, M., Rice, B., Atsatt, P.R., Fritz, R.S., Thompson, J.N., and Mobley, K. (1986). Parasite mediation in ecological interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *17*, 487–505.

Rätti, O., Dufva, R., and Alatalo, R.V. (1993). Blood parasites and male fitness in the pied flycatcher. *Oecologia* *96*, 410–414.

Reiskind, M.H., Griffin, R.H., Janairo, M.S., and Hopperstad, K.A. (2017). Mosquitoes of field and forest: the scale of habitat segregation in a diverse mosquito assemblage. *Med. Vet.*

Entomol. 31, 44–54.

Reiter, M.E., and LaPointe, D.A. (2007). Landscape factors influencing the spatial distribution and abundance of mosquito vector *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in a mixed residential-agricultural community in Hawai'i. *J. Med. Entomol.* 44, 861–868.

Reullier, J., Pérez-Tris, J., Bensch, S., and Secondi, J. (2006). Diversity, distribution and exchange of blood parasites meeting at an avian moving contact zone. *Mol. Ecol.* 15, 753–763.

Richard, F.A., Sehgal, R.N.M., Jones, H.I., and Smith, T.B. (2002). A comparative analysis of PCR-based detection methods for avian malaria. *J. Parasitol.* 88, 819–822.

Ricklefs, R., Fallon, S., and Bermingham, E. (2004). Evolutionary relationships, cospeciation, and host switching in avian malaria parasites. *Syst. Biol.* 53, 111–119.

Ricklefs, R.E., Swanson, B.L., Fallon, S.M., Martínez-Abraín, A., Scheuerlein, A., Gray, J., and Latta, S.C. (2005). Community relationships of avian malaria parasites in southern Missouri. *Ecol. Monogr.* 75, 543–559.

Rioux Paquette, S., Garant, D., Pelletier, F., and Bélisle, M. (2013). Seasonal patterns in Tree swallow prey (Diptera) abundance are affected by agricultural intensification. *Ecol. Appl.* 23, 122–133.

Roiz, D., Ruiz, S., Soriguer, R., and Figuerola, J. (2015). Landscape effects on the presence, abundance and diversity of mosquitoes in Mediterranean wetlands. *PLoS One* 10, e0128112.

Santiago-Alarcon, D., Palinauskas, V., and Schaefer, H.M. (2012). Diptera vectors of avian Haemosporidian parasites: untangling parasite life cycles and their taxonomy. *Biol. Rev.* 87, 928–964.

Santiago-Alarcon, D., MacGregor-Fors, I., Kühnert, K., Segelbacher, G., and Schaefer, H.M. (2016). Avian haemosporidian parasites in an urban forest and their relationship to bird size and abundance. *Urban Ecosyst.* 19, 331–346.

Sauer, J.R., Link, W.A., Fallon, J.E., Pardieck, K.L., and Ziolkowski, D.J. (2013). The North America breeding bird survey 1966-2011: summary analysis and species accounts. *North Am. Fauna* 79, 1–32.

Sauerbrei, R., Ekschmitt, K., Wolters, V., and Gottschalk, T.K. (2014). Increased energy maize production reduces farmland bird diversity. *GCB Bioenergy* 6, 265–274.

Schmidt, K.A., and Ostfeld, R.S. (2001). Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. *Ecology* 82, 609–619.

Sehgal, R.N.M. (2010). Deforestation and avian infectious diseases. *J. Exp. Biol.* 213, 955–960.

Sehgal, R.N.M. (2015). Manifold habitat effects on the prevalence and diversity of avian blood parasites. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 4, 421–430.

Sehgal, R.N.M., Buermann, W., Harrigan, R.J., Bonneaud, C., Loiseau, C., Chasar, A., Sepil, I., Valkiūnas, G., Iezhova, T., Saatchi, S., et al. (2011). Spatially explicit predictions of blood parasites in a widely distributed African rainforest bird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 1025–1033.

Sérandour, J., Girel, J., Boyer, S., Ravanel, P., Lemperrière, G., and Raveton, M. (2007). How human practices have affected vector-borne diseases in the past: a study of malaria transmission in Alpine valleys. *Malar. J.* 6, 115.

Sheela, A.M., Ghermandi, A., Vineetha, P., Sheeja, R.V., Justus, J., and Ajayakrishna, K. (2017). Assessment of relation of land use characteristics with vector-borne diseases in tropical

areas. *Land Use Policy* 63, 369–380.

Sheldon, B.C., and Verhulst, S. (1996). Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* 11, 317–321.

Sih, A., Bell, A.M., and Kerby, J.L. (2004). Two stressors are far deadlier than one. *Trends Ecol. Evol.* 19, 274–276.

Sinden, R.E. (2002). Molecular interactions between *Plasmodium* and its insect vectors. *Cell. Microbiol.* 4, 713–724.

Smith, M.M., Schmutz, J., Apelgren, C., and Ramey, A.M. (2015). A real-time, quantitative PCR protocol for assessing the relative parasitemia of *Leucocytozoon* in waterfowl. *J. Microbiol. Methods* 111, 72–77.

Smits, J.E.G., Bortolotti, G.R., Sebastian, M., and Ciborowski, J.J.H. (2005). Spatial, temporal, and dietary determinants of organic contaminants in nestling Tree swallows in Point Pelee National Park, Ontario, Canada. *Environ. Toxicol. Chem.* 24, 3159–3165.

Svensson-Coelho, M., Loiselle, B.A., Blake, J.G., and Ricklefs, R.E. (2016). Resource predictability and specialization in avian malaria parasites. *Mol. Ecol.* 25, 4377–4391.

Szöllösi, E., Chichon, M., Eens, M., Hasselquist, D., Kempnaers, B., Merino, S., Nilsson, J.A., Rosivall, B., Rytönen, S., Török, J., et al. (2011). Determinants of distribution and prevalence of avian malaria in blue tit populations across Europe: separating host and parasite effects. *J. Evol. Biol.* 24, 2014–2024.

Szymanski, M.M., and Lovette, I.J. (2005). High lineage diversity and host sharing of malarial parasites in a local avian assemblage. *J. Parasitol.* 91, 768–774.

Tack, W., Madder, M., Baeten, L., De Frenne, P., and Verheyen, K. (2012). The abundance of *Ixodes ricinus* ticks depends on tree species composition and shrub cover. *Parasitology* 139, 1273–1281.

Tella, J.L., Blanco, G., Forero, M., Gajón, A., Donázar, J.A., and Hiraldo, F. (1999). Habitat, world geographic range, and embryonic development of hosts explain the prevalence of avian hematozoa at small spatial and phylogenetic scales. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96, 1785–1789.

Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., and Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677.

Tomé, R., Santos, N., Cardia, P., Ferrand, N., and Korpimäki, E. (2005). Factors affecting the prevalence of blood parasites of Little owls *Athene noctua* in southern Portugal. *Ornis Fenn.* 82, 63–72.

Tracy, C.R., Nussear, K.E., Esque, T.C., Dean-Bradley, K., Tracy, C.R., Defalco, L.A., Castle, K.T., Zimmerman, L.C., Espinoza, R.E., and Barber, A.M. (2006). The importance of physiological ecology in conservation biology. *Integr. Comp. Biol.* 46, 1191–1205.

Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis* (Princeton: Princeton University Press).

Valkiūnas, G. (2005). *Avian malaria parasites and other haemosporidia* (Boca Raton: CRC Press).

Valkiūnas, G., Zičkus, T., Shapoval, A.P., and Iezhova, T.A. (2006a). Effect of *Haemoproteus belopoluskyi* (Haemosporida: Haemoproteidae) on Body Mass of the Blackcap *Sylvia atricapilla*. *J. Parasitol.* 92, 1123–1125.



Valkiūnas, G., Bensch, S., Iezhova, T.A., Križanauskienė, A., Hellgren, O., and Bolshakov, C. V (2006b). Nested cytochrome B polymerase chain reaction diagnostics underestimate mixed infections of avian blood haemosporidian parasites: Microscopy is still essential. *J. Parasitol.* *92*, 418–422.

Ventim, R., Morais, J., Pardal, S., Mendes, L., Ramos, J.A., and Pérez-Tris, J. (2012). Host-parasite associations and host-specificity in haemoparasites of reed bed passerines. *Parasitology* *139*, 310–316.

Waldenström, J., Bensch, S., Kiboi, S., Hasselquist, D., and Ottosson, U. (2002). Cross-species infection of blood parasites between resident and migratory songbirds in Africa. *Mol. Ecol.* *11*, 1545–1554.

Westneat, D.F., and Birkhead, T.R. (1998). Alternative hypotheses linking the immune system and mate choice for good genes. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *265*, 1065–1073.

Wilkinson, L.C., Handel, C.M., Van Hemert, C., Loiseau, C., and Sehgal, R.N.M. (2016). Avian malaria in a boreal resident species: long-term temporal variability, and increased prevalence in birds with avian keratin disorder. *Int. J. Parasitol.* *46*, 281–290.

Winkler, D., Hallinger, K., Ardia, D., Robertson, R., Stutchbury, B. & Cohen, R. (2010). Tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Birds North Am.* Online [http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_p\\_spp=522956](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=522956). Accessed 23 March 2017.

Wood, M.J., Cosgrove, C.L., Wilkin, T.A., Knowles, S.C.L., Day, K.P., and Sheldon, B.C. (2007). Within-population variation in prevalence and lineage distribution of avian malaria in blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Mol. Ecol.* *16*, 3263–3273.

Yé, Y., Louis, V.R., Simboro, S., and Sauerborn, R. (2007). Effect of meteorological factors on clinical malaria risk among children: an assessment using village-based meteorological stations and community-based parasitological survey. *BMC Public Health* 7, 101.

Zehtindjiev, P., Križanauskienė, A., Scebba, S., Dimitrov, D., Valkiūnas, G., Hegemann, A., Tieleman, B.I., and Bensch, S. (2012). Haemosporidian infections in skylarks (*Alauda arvensis*): a comparative PCR-based and microscopy study on the parasite diversity and prevalence in southern Italy and the Netherlands. *Eur. J. Wildl. Res.* 58, 335–344.

Zhang, Y., Wu, Y., Zhang, Q., Su, D., and Zou, F. (2014). Prevalence patterns of avian *Plasmodium* and *Haemoproteus* parasites and the influence of host relative abundance in Southern China. *PLoS One* 9, e99501.

Zhao, X., Chen, F., Feng, Z., Li, X., and Zhou, X.-H. (2014). Characterizing the effect of temperature fluctuation on the incidence of malaria: an epidemiological study in south-west China using the varying coefficient distributed lag non-linear model. *Malar. J.* 13, 192.

