# 7 | CHAPITRE 3 : DISCUSSION CONCLUSIVE

## 7.1. Retour sur les résultats principaux

L’objectif principal de cette étude était d’explorer les éléments qui influencent l’estimation de la prévalence dans un contexte spatial. Nous avons utilisé une approche multiéchelle pour nous pencher sur l’effet d’effort d’échantillonnage, les biais associés aux méthodes d’échantillonnage, les patrons de distribution spatiale et les prédicteurs d’infection de la maladie du point noir chez les communautés de poissons littoraux de lac. Plus précisément, nous avons examiné i) la prévalence estimée à l’échelle du paysage selon un gradient d’effort d’échantillonnage et différentes méthodes, ii) les patrons de distribution de la prévalence estimée à l’échelle du lac à travers différentes méthodes et iii) les relations entre la prévalence estimée à l’échelle du site (transect) et de multiples variables environnementales.

D’abord, nous avons montré que l’effort d’échantillonnage nécessaire pour estimer une prévalence représentative du paysage dépend de la méthode d’échantillonnage utilisée, mais un faible effort d’échantillonnage tend à surestimer la prévalence, peu importe la méthode. Cette dernière tendance indique qu’une majorité des sites ont une prévalence supérieure à la prévalence moyenne du paysage et témoigne de la présence de plusieurs sites à infection nulle qui viennent pondérer la prévalence du paysage vers le bas lorsqu’on augmente l’effort d’échantillonnage. Par ailleurs, la méthode de transect d’observation en milieu naturel est la méthode qui requiert le moins d’échantillonnage pour estimer une prévalence représentative.

Ensuite, nous avons observé que les patrons de distribution spatiale de la prévalence à l’échelle du lac variaient selon la méthode d’échantillonnage utilisée, suggérant un biais d’échantillonnage dû aux méthodes. Les transects d’observation et la combinaison de méthodes ont révélé une distribution de fréquence bimodale, ce qui suggère la présence de zones chaudes et zones froides d’infection à l’échelle du lac. Cela dit, la prévalence maximale atteinte par ces méthodes est plus faible que celle mesurée par l’un ou l’autre des méthodes de pêche (senne et nasse). Les méthodes de pêche n’ont révélé aucun patron de distribution évident, mais les deux distributions avaient une tendance asymétrique à droite.

Finalement, les facteurs physico-chimiques et la structure de communauté se sont révélés les meilleures catégories de prédicteurs de la prévalence d’infection dans les communautés de poissons observés dans les sites de transects. L’environnement local (variables mesurées à l’échelle des transects) serait ainsi un meilleur indicateur de la prévalence à petite échelle (50 m) que les prédicteurs à l’échelle du lac ou du bassin versant. Nos résultats appuient la théorie d’effet de dilution par barrière physique d’obstruction des cercaires ou par barrière d’incompatibilité. Plusieurs relations entre la prévalence et les prédicteurs environnementaux ont révélé de la non-linéarité suggérant des interactions complexes que nous n’avons pu clarifier.

En somme, les résultats ont montré que la prévalence d’infection est distribuée de manière non aléatoire dans le paysage. Nous avons montré des variations de la prévalence d’infection à travers plusieurs échelles spatiales, efforts d’échantillonnage, méthode d’échantillonnage et prédicteurs environnementaux. En conséquence, ces éléments devraient être pris en considération dans le contexte d’études comparatives. Nous encourageons à continuer la recherche sur les processus liant l’environnement et les paramètres d’infection pour intégrer dans les recensements et plans de conservation futurs. Dans un contexte de changements globaux, il est important de suivre et comprendre les dynamiques d’infection afin de prédire les risques d’infection sur la biodiversité.

## 7.2. Lacunes et perspectives futures

Cette étude a été construite de manière à explorer les éléments qui influencent la prévalence d’infection à travers le paysage tel que l’échelle d’observation, l’effort d’échantillonnage, la méthode d’échantillonnage et les variables environnementales. Toutefois, les travaux n’ont pu couvrir l’entièreté de la dynamique de la maladie du point noir chez les communautés de poissons. Pour mieux comprendre les dynamiques spatiales, il faut d’abord comprendre les dynamiques de dispersion et de transmission. Cependant, notre échantillonnage n’a pas permis d’avoir de donnée sur deux hôtes du cycle de vie du parasite (escargot et oiseau) sur trois. Dès lors, de nombreuses questions qui nous permettraient de mieux comprendre les dynamiques spatiales demeurent. Par exemple, est-ce que les hôtes définitifs visitent tous les lacs? Est-ce que les escargots infectés sont agrégés dans les lacs? Sur les macrophytes ou dans le substrat? Comme la coexistence spatio-temporelle de chacun des hôtes est nécessaire à la complétion du cycle de vie, une compréhension de la dynamique spatiale de chacun d’entre eux (escargots, poissons et oiseaux) permettrait de dresser un portrait plus complet de la dynamique d’infection. Notre étude a permis de montrer une distribution d’occurrence avec des lacs fortement infectés et d’autres dans lesquels l’infection ne semble pas être présente. Ces constatations mènent à se poser de nouvelles questions. Par exemple, est-ce qu’il existe un seuil d’abondance pour lequel les parasites surpassent les pressions environnementales expliquant de fortes prévalences d’infection? Est-ce que les lacs non infectés (prévalence 0) possèdent un amalgame des conditions environnementales non favorables pour les trématodes ou bien, est-ce que ces lacs ne sont pas visités par les oiseaux-hôte ou bien, est-ce que ces lacs ne sont pas habités par des escargots-hôte? À cet effet, dans son étude des lacs de la Station de biologie des Laurentides, Charrette (communication personnelle, 2022) n’a observé aucun gastéropode dans le lac Triton dans lequel nous avons mesuré une prévalence d’infection nulle chez les poissons. Dans le contexte de cette étude, avons assumé les hôtes définitifs sont en mesure de visiter l’ensemble des lacs échantillonnés, et donc que les variations de prévalences seraient principalement dues aux dynamiques à l’intérieur des systèmes aquatiques. Les résultats de nos GAMMs appuient cette supposition puisqu’ils ont révélé que les meilleurs prédicteurs d’infection étaient ceux qui qualifiaient l’environnement aquatique local.

Parce que nous avons décidé de travailler à moyenne échelle géographique (tous les lacs échantillonnés se trouvaient dans la même municipalité), nous avons assumé que les conditions météorologiques étaient similaires entre les lacs. Toutefois, les conditions météorologiques locales qui touchent un lac peuvent varier selon la qualité de la zone riparienne ou des bandes riveraines (Ruel et al., 2001) et de l’élévation du lac par exemple (Råman Vinnå et al., 2021). Également, l’élévation, le volume et la profondeur moyenne du lac peuvent influencer la période de gel des lacs (Choiński et al., 2015) et potentiellement influencer la dynamique temporelle d’infection. Ainsi, la prévalence mesurée dans les lacs pourrait varier en raison des conditions météorologiques locales par médiation des particularités géographiques et bathymétriques de celui-ci. Dans un scénario de changement climatique, nous encourageons également un suivi temporelle des paramètres d’infection chez les communautés naturelles pour agrémenter nos résultats sur les patrons spatiaux.

Notre étude a soulevé un effet de la méthode d’échantillonnage sur l’interprétation des patrons spatiaux d’infection dans le paysage, mais également qu’aucun attribut géographique ne semble d’importants prédicteurs de la prévalence à petite échelle (échelle du transect). Nos modèles n’ont révélé aucune relation significative entre la prévalence d’infection à l’échelle du transect et la distance au lac le plus près, la superficie du bassin versant, l’aire de drainage du lac, l’élévation du lac et le temps de résidence de l’eau. Certes, comme ces facteurs agissent à l’échelle du lac ou du bassin versant, nos analyses à petite échelle (transect) ont potentiellement passé par-dessus un effet de ces variables en raison d’une prédominance des processus locaux. Un plus grand nombre de lacs échantillonné nous permettrait, à cet effet, de tester l’influence de ces facteurs à l’échelle du lac par exemple. Cela permettrait également de faire des analyses spatiales pour tester statistiquement les différences d’infection entre les bassins versants et examiner les gradients d’infection le long d’une séquence hydrologique. À vrai dire, la connectivité entre les milieux aquatiques influence la proximité génétique entre les populations de poissons (Poissant et al., 2005) et ainsi jouerait sur la tolérance au parasitisme (Blanchet et al., 2010). Parallèlement, nous avons testé l’effet de la distance au lac le plus proche par les voies aériennes comme proxy de la dispersion par l’hôte définitif. Par ailleurs, pour aller plus loin, il serait intéressant d’examiner si la distance au lac le plus près par la voie aquatique (proxy de dispersion par les poissons et les escargots) serait un meilleur prédicteur de la prévalence le long d’une séquence hydrologique.

Plusieurs espèces de trématodes peuvent causer la maladie du point noir. Dans le contexte de notre étude, nous avons misé sur le nombre de captures afin de mesurée les prévalences d’infection les plus juste possible plutôt que de distinguer les différentes espèces de trématodes qui causent la maladie du point noir dans notre système. Cette approche nous a également permis d’éviter complètement le sacrifice d’individus qui aurait été nécessaire dans la détermination des espèces constituant la guilde causant la maladie du point noir. Néanmoins, les poissons-hôte quantifiés lors de ce projet ne sont pas nécessairement infectés par la même espèce de trématode (Table S11) puisque les différentes espèces de parasites ont une affinité variable pour les différentes espèces de poisson. Par exemple, dans notre système, les perchaudes sont infectées dans 5 lacs sur 9 dans lesquelles elles sont présentes (Tableau A1). Si deux espèces de trématodes causent la maladie du point noir dans notre système de lacs, mais qu’une seule d’en elles a une compatibilité pour la perchaude, lorsque cette espèce est présente, les perchaudes seront infectées et si l’autre espèce est présente, la population de perchaude ne sera pas infectée. Cette hypothèse expliquerait le patron observé dans notre système. Toutefois, à l’échelle de la communauté cette différence de prévalence due à un filtre de compatibilité s’atténue en raison de la présence d’une diversité d’espèces-hôtes de compatibilité variable, ce qui valide notre approche. D’un autre côté, connaître l’identité des espèces de trématodes présentes dans notre système aiderait à comprendre la dynamique de transmission des cercaires. En effet, le comportement et la stratégie des cercaires pour trouver un hôte peuvent varier d’une espèce à l’autre (Combes et al., 1994). Par exemple, certaines espèces utilisent les signaux de lumière (phototactisme) et/ou de force gravitationnelle afin de s’orienter vers les espèces-hôte à privilégier (Combes et al., 1994). La durée et la vitesse de nage des cercaires varient également d’une espèce à l’autre afin de favoriser les chances de transmission vers un hôte approprié (Morley, 2020; Selbach & Poulin, 2018).

Plusieurs éléments qui n’ont pas été inclus dans cette étude pourraient également influencer l’estimation de la prévalence chez les communautés de poissons. Comme les trématodes de la maladie du point noir s’accumulent sur les individus avec l’âge (plus longue période d’exposition)(Lemly & Esch, 1984), la structure d’âge des communautés aurait une incidence sur la prévalence d’infection. Ainsi, les communautés avec une grande proportion d’individus âgés seraient plus susceptibles d’avoir une prévalence d’infection plus élevée. L’interaction entre la structure d’âge et la susceptibilité des espèces de poissons pourrait également moduler la prévalence de la communauté. Donc, si les espèces-hôtes les plus susceptibles ont une structure d’âge assez élevée, la prévalence d’infection serait plus élevée qui si la structure d’âge était plus basse. Pour notre part, l’âge des poissons n’a pas été estimé. Par contre, la longueur des individus capturés par les méthodes de pêche a été mesurée et peut être utilisé comme proxy comme les poissons grandissent avec l’âge (Erzini, 1994). En effet, nos résultats préliminaires ont montré une augmentation de l’intensité médiane d’infection chez les populations de crapet-soleil et de perchaude, ainsi que de la prévalence d’infection en fonction de leur longueur (Figure A1). Ainsi, nos résultats vont dans le sens que la structure d’âge de ces populations pourrait avoir une incidence sur la prévalence infection chez les communautés de poissons.

Nous avons montré avec les précédentes analyses des relations entre la structure des communautés et la prévalence d’infection associée, appuyant un effet de dilution. Cependant, nous n’avons qu’effleuré les dynamiques entre l’écologie des communautés de poisson et les paramètres d’infection dans les lacs. Une différente approche permettrait de répondre à de nombreuses questions qui ont été soulevée par notre étude qui touchent le rapport entre l’infection et l’écologie des poissons. Est-ce que la prévalence au niveau de la communauté est imposée par une ou plusieurs espèces avec lesquelles les trématodes ont une forte compatibilité? Est-ce que l’utilisation d’habitat peut expliquer les intensités d’infection chez les poissons? Est-ce qu’il existe une disparité d’infection selon les stratégies alimentaires des espèces de poisson? Est-ce que le type de personnalité influence la vulnérabilité à l’infection? Est-ce que le comportement social influence la vulnérabilité à l’infection? Des approches expérimentales et/ou des analyses multivariées permettraient d’éclaircir ces points.

Les parasites cooccupants un même individu-hôte (i.e., infracommunauté) peuvent interagir les uns avec les autres (Poulin, 2001). Par exemple, certains parasites se compétitionnent pour les ressources à l’intérieur de l’hôte (Agrawal et al., 2017). Cela fait en sorte qu’en nature, certains parasites co-occurrent rarement ensemble. Au contraire, certains favorisent l’établissement d’un autre pathogène (Telfer et al., 2010). Il serait intéressant de considérer cet aspect d’interactions parasitaires dans de futures études en écologie spatiale des parasites. Par contre, dans notre cas, comme la métacercaire est en période de dormance dans le poisson, une compétition interspécifique pour les ressources qui limiterait l’intensité d’infection serait surprenante. Toutefois, une compétition pour l’espace (entre les individus qui causent la maladie du point noir) serait envisageable (Holmes, 1987) puisqu’il serait plus difficile pour les cercaires de pénétrer le poisson si le point d’entrée est déjà occupé par un autre individu. Cependant, une superposition de points noirs est parfois observée chez les individus fortement infectés (observations de terrain).

L’utilisation du territoire est un autre élément qui pourrait influencer la dynamique d’infection. À l’échelle du bassin versant, l’utilisation du territoire est connue pour influencer les intrants de matière organique et de nutriments dans les milieux d’eau douce (Fraterrigo & Downing, 2008; Molinero & Burke, 2009). Par exemple, le pourcentage de milieu agricole, milieu forestier, milieu humide ou milieu anthropique pourrait avoir une incidence sur la dynamique hydrique et la qualité de l’eau des milieux aquatiques. À plus petite échelle, la densité d’habitations et la densité de route autour d’un lac, la présence de barrages, la présence d’embarcations à moteurs et la largeur de la zone riparienne pourraient être des facteurs influents sur les dynamiques d’infection dans les lacs du Québec. Cela dit, notre région d’étude n’était pas idéale pour étudier l’effet de l’utilisation du territoire puisque le type d’utilisation varie très peu entre les bassins versants qui ont été échantillonnés pour la présente étude.

Cette étude a permis de mettre en évidence des biais dans l’estimation de la prévalence d’infection liés aux méthodes d’échantillonnage. En conséquence, nous soulignons l’importance de prendre en considération les biais liés aux méthodes dans les études comparatives en parasitisme. Nous encourageons de futures études à établir le lien entre la prévalence estimée et type de communauté échantillonné par chaque méthode au niveau de l’identité des espèces, du type de personnalité, de l’utilisation du territoire et de la stratégie alimentaire afin de se pencher sur nos hypothèses. Les différences observées dans l’estimation de la prévalence liées aux méthodes impliquent également des retombées sur le design optimal pour mesurer la prévalence d’infection chez les communautés de poissons. Dans le paysage, la prévalence d’infection d’un lac varie entre très forte et nulle, ce qui renforce l’idée qu’il faut effectuer un effort d’échantillonnage assez grand si l’on veut capturer l’ensemble de la variation et estimer une prévalence représentative du paysage. Toutefois, des contraintes de temps, de personnel et d’argent limitent souvent l’effort d’échantillonnage qui peut être envisagé dans une étude. Nos résultats suggèrent donc que le choix de la méthode doit se faire selon l’étendue spatiale auquel une prévalence doit être estimée et l’effort d’échantillonnage réalisable. Par exemple, pour estimer une prévalence du paysage, les transects d’observation demandent beaucoup moins d’effort d’échantillonnage que les autres méthodes. Par contre, si la prévalence doit seulement être estimée à l’échelle du lac, les méthodes de pêche permettent une estimation plus précise pour un temps d’échantillonnage similaire.

Obtenir des mesures d’infection chez les animaux sauvages s’avère souvent compliqué puisque cela demande d’être en mesure de s’approcher de l’animal, de pouvoir le contenir, ou bien le mettre à mort. Toutefois, ce genre de proximité et manipulations occasionnent du stress envers les animaux sauvages. Pour les endoparasites, avoir des mesures d’infection sans avoir à sacrifier les individus s’avère particulièrement complexe. Cependant, certaines infections comme la maladie du point noir causent des signes physiques d’infection et permettent d’évaluer l’infection sans sacrifier les individus. Toutefois, sur le terrain, comme les chercheurs cherchent à limiter le stress causé aux animaux, la prévalence d’infection est souvent la seule mesure d’infection reportée. En réalité, le nombre de points noirs est souvent trop élevé pour compter sur un individu stressé ou en mouvement dans l’eau. Ainsi, les mesures d’abondance et d’intensité d’infection requièrent généralement la mise à mort des individus. Un moyen de pallier à ce problème serait de prendre les individus en photo sur le terrain et de compter le nombre de points noirs par la suite, soit par décompte visuel ou avec un logiciel d’analyse d’images (e.g., le logiciel calcule l’intensité d’infection selon le pourcentage du corps recouvert de point noir). Par contre, les points noirs ont tendance à s’agréger et se superposent parfois. Ainsi, soit le logiciel ou le modèle d’intelligence artificielle sont capables de bien les distinguer en fonction de l’effet profondeur dans l’image ou bien un facteur de correction devrait être développé à la suite de tests de comparaison entre l’estimation du logiciel et le nombre réel de points noirs. Également, il est difficile de prendre une photo de poisson stressé avec les nageoires ouvertes, sur lesquelles se trouve une importante proportion de points noirs.

Les analyses présentées dans ce mémoire ont permis d’établir le lien entre la prévalence d’infection et les caractéristiques de l’environnement, mais pas d’identifier les mécanismes causals derrière ces relations. Conséquemment, d’autres études seront nécessaires afin de confirmer les mécanismes suggérés dans ce mémoire. Par exemple, une approche expérimentale in situ ou en mésocosme pourrait confirmer si les macrophytes agissent comme barrière de transmission vis-à-vis les cercaires. Une analyse de pistes serait également une bonne option pour mettre en évidence les mécanismes de causalité entre les facteurs environnementaux et la prévalence d’infection.

Les modèles empiriques (i.e., basés sur des données) sont de bons outils pour décrire et comprendre les relations entre la biodiversité et l’environnement. Ce genre d’approche est très flexible et ne requiert aucune information préalable. Cependant, l’approche empirique comporte des limites : elle ne considère par les processus théoriques sous-jacents à la relation et les résultats sont limités au système d’étude. Ainsi, un modèle empirique qualifiant une relation X peut fortement varier d’une espèce ou d’un endroit à l’autre et donc, ne peut pas être extrapolé dans un contexte comparatif. Dès lors, un modèle a besoin d’un large éventail d’ensembles de données pour détecter des patrons à grande échelle (Maestrini et al., 2022). À l’opposée, les modèles mécanistiques sont basés sur les processus bien établis dans le domaine de recherche, ce qui les rend théoriquement universels. Toutefois, cette approche nécessite une compréhension préalable des lois et mécanismes qui régissent la dynamique (Maestrini et al., 2022). Dans le domaine du parasitisme, les modèles mécanistiques sont plutôt rares (mais voir Fox et al., 2015 et Robinson et al., 2022) puisque les interactions hôte-parasites sont particulièrement complexes et les lois et processus qui régissent leur dynamique sont difficiles à identifier (Poulin, 2007). La présente étude contribue au développement des dynamiques entre les macro-parasites aquatiques et l’environnement. Ainsi, nous encourageons le développement des connaissances empiriques sur les interactions hôtes-parasites afin de clarifier les processus derrière les patrons observés en nature et conséquemment, développer des modèles mécanistiques pour prédire les dynamiques d’infection à grande échelle.