

Université de Montréal

**Effets de la densité parasitaire et de la condition corporelle sur les traits de personnalité et les performances cognitives d'un poisson d'eau douce (*Lepomis gibbosus*).**

*Par*

Victoria Thelamon

Département des Sciences Biologiques

Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de Maîtrise ès sciences (M.Sc)

en Sciences Biologiques

Mars 2023

© Victoria Thelamon, 2023

Université de Montréal

Faculté des études supérieures et postdoctorales

*Ce mémoire intitulé*

**Effets de la densité parasitaire et de la condition corporelle sur les traits de personnalité et les performances cognitives d'un poisson d'eau douce (*Lepomis gibbosus*).**

*Présenté par*

**Victoria Thelamon**

*A été évalué par un jury composé des personnes suivantes*

**Jacques Brodeur**

Président-rapporteur

**Sandra Ann Binning**

Directrice de recherche

**Frédérique Dubois**

Codirectrice

**Nadia Aubin-Horth**

Examinatrice externe

## Résumé

Le parasitisme est omniprésent dans l'environnement et une attention croissante est récemment apportée sur son impact sur les communautés écologiques. En effet, les parasites peuvent affecter la valeur adaptative des animaux sauvages, en altérant leur physiologie et/ou leur comportement. Ainsi, le rôle des parasites dans le maintien ou l'érosion des différences persistantes comportementales et cognitives entre individus est le sujet de nombreux débats et recherches. La relation entre l'infection parasitaire et le comportement de l'hôte est souvent complexe. Le comportement des individus agit sur leur susceptibilité au parasitisme, mais l'infection parasitaire peut aussi modifier le comportement de l'hôte, favorisant parfois la transmission du parasite. En outre, l'inclusion d'un proxy de santé, tel que la condition corporelle est importante à considérer dans des populations naturellement infectées où la santé des individus peut varier. Dans cette étude, nous avons examiné la relation entre un gradient de densité parasitaire, la personnalité (exploration et témérité), la cognition (apprentissage par stimuli aversifs) et la condition corporelle (Indice K de Fulton) chez les crapets-soleil (*Lepomis gibbosus*) sauvages, naturellement infectés par des endoparasites, comme le trématode responsable de la maladie du point noir (Trematoda : *Apophallus sp.* et *Uvulifer sp.*) et le ver solitaire de l'achigan (Cestoda : *Proteocephallus ambloplites*). Nous avons trouvé que l'exploration, mais pas la témérité, était répétable ce qui suggère que ce trait reflète la personnalité. De plus, l'exploration a diminué avec l'augmentation de la densité de parasites et la diminution de la condition corporelle de l'hôte. Ainsi, étant donné que la relation entre le comportement explorateur et la densité de parasites variait avec la condition corporelle, il est possible que les parasites aient un effet indirect sur le comportement de l'hôte en impactant sa physiologie. L'exploration variait également selon la densité de points noirs et la densité de cestodes, suggérant un potentiel conflit entre ces deux parasites, leurs hôtes finaux étant différents. Les individus avec plus de cestodes ont moins bien exécuté la tâche d'apprentissage, ce qui laisse à penser que ces parasites imposeraient un coût énergétique qui réduit les performances cognitives de l'hôte. Nos résultats contribuent à démontrer que les parasites et la condition corporelle de l'hôte doivent être pris en considération dans les études écologiques, comportementales ou physiologiques afin de mieux comprendre le maintien des variations inter-individuelles au sein des populations sauvages.

Mots-clé : *Apophallus sp.*, Interactions hôte/parasite, poisson d'eau douce, *Proteocephalus ambloplites*, test en espace ouvert, test du refuge, trait comportemental.

## Abstract

Parasites are ubiquitous in nature and increasing attention is given to their impact on ecological communities. Indeed, parasites can affect host fitness through changes in physiology and/or behaviour. Thus, their role in maintaining or eroding persistent inter-individual differences in behaviour (i.e. personality) and cognitive abilities in hosts is the subject of increasing study and debate. The relationship between parasite infection and host behaviour can sometimes be complex. For instance, personality traits may affect an individuals' susceptibility to parasites. Conversely, parasite infection can itself modify host behaviour, sometimes favouring the parasite's own transmission. In addition, including a general fitness proxy, such as body condition, is important when studying naturally infected populations, where individual health can vary greatly among individuals. Here, we examine the relationships among host body condition (Fulton's K index), personality (i.e. exploration, boldness), cognition (aversive learning) and parasite density in wild pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*), naturally infected with endoparasites, including trematodes causing blackspot disease (Trematoda: *Apophallus sp.* and *Uvulifer sp.*) and bass tapeworms (Cestoda: *Proteocephalus ambloplites*). We found that exploration but not boldness was repeatable, which suggests that this trait reflects personality. Host exploration decreased with both increasing parasite density and decreasing host body condition. Because the relationship between exploration and parasite density varied with body condition, this suggests a possible indirect effect of parasites on host behaviour through effects on host physiology. Exploration varied depending on blackspot and bass tapeworm density suggesting a possible conflict between these two parasites, as their final hosts are different. Inhibitory avoidance learning decreased with increasing cestode density, suggesting that these parasites could impose an energetic cost which decreases host cognitive performances. Our results provide more evidence that including host body condition and parasite density in ecological, behavioural or physiological studies can help better understand the persistence of inter-individual differences in wild populations.

**Keywords:** *Apophallus sp.*, behavioural trait, freshwater fish, host/parasite interactions, open field test, *Proteocephalus ambloplites*, shelter test.

# Table des Matières

Page de garde.....	1
Membres du Jury.....	2
Résumé.....	3
Abstract.....	5
Table des Matières.....	6
Liste des Tableaux.....	8
Liste des Figures.....	9
Remerciements.....	11
Chapitre 1- Introduction générale.....	12
Parasitisme.....	13
Personnalité Animale.....	15
Cognition Animale.....	20
Condition Corporelle.....	22
Système Modèle.....	25
La maladie des points noirs.....	25
Le Crapet-soleil.....	28
Objectifs et Hypothèses.....	29
Chapitre 2- Le lien entre la charge parasitaire, l'exploration et l'apprentissage dépend de la condition corporelle chez le crapet-soleil sauvage ( <i>Lepomis gibbosus</i> ).....	31
Abstract.....	33
Introduction.....	34
Methods.....	39
Animal collection and husbandry.....	39
Ethical note.....	40
Behavioural Experiments.....	40
Learning task: Inhibitory avoidance learning.....	42
Statistical analysis.....	43

Results.....	46
Blackspots and internal parasites .....	46
Personality tests.....	47
Inhibitory avoidance learning .....	50
Discussion .....	51
Personality and Parasitism.....	51
Personality and Body Condition.....	53
Inhibitory Avoidance learning.....	54
Other considerations .....	55
Conclusion.....	57
Acknowledgments .....	57
Chapitre 3- Conclusion Générale .....	59
Perspectives d'Études .....	61
Maintient en Captivité et Infection Expérimentale .....	62
Références Bibliographiques.....	64
Annexe.....	72
Chapitre 2- Supplementary Material.....	72

## Liste des Tableaux

Table A.I. Pearson's correlation between behavioural tasks, all measures were z-standardized, n=65..... 73

Table A.II. Generalized linear mixed model between latency to emerge from a shelter (i.e. boldness) and body condition, blackspot density, internal parasite density and trial number. Fish identity was included as a random effect. First model does not include internal parasite density as an explanatory variable..... 74

Table A.III. Linear mixed model between percentage of tank surface explored (i.e. exploration) and body condition, blackspot density, internal parasite density and trial number. Fish identity was included as a random effect. For the first model, parasite densities were log transformed, for the second model, all explanatory variables were z-standardized. N=44 ..... 75

Table A.IV. Generalized linear mixed model between latency to enter the black compartment on the second trial and body condition, blackspot density, internal parasite density and anxiety (i.e. percentage of time spent in the black side). Parasite densities were log transformed to improve model diagnostics, body condition and anxiety were z-standardized. Second model includes an interaction between internal parasite density and anxiety. N=44. .... 75



## Liste des Figures

Figure 1.1. Cycle de vie simplifié avec les premier et second hôtes intermédiaires et l'hôte final des parasites causant la maladie des points noirs chez les poissons (trématodes du genre *Uvulifer* sp., *Crassiphalaria* sp. ou *Apophallus* sp.). (A) Après la reproduction sexuée dans l'intestin de l'hôte finale, les œufs sont rejetés dans l'eau par les excréments. (B) Les œufs éclosent et relâchent les miracidies qui vont infecter un escargot d'eau douce. (C) Les miracidies s'attaquent et pénètrent les tissus mous d'un escargot et se multiplient. (D) Les cercaires relâchées nagent librement et s'attaquent à un poisson hôte (Cypriniformes, Esociformes, Perciformes et Salmoniformes). (E) L'enkystement de la cercaire (devenu métacercaire) créer un point noir sur la peau du poisson hôte. (F) L'infection de l'hôte final se produit par ingestion du second hôte intermédiaire. Image réalisée par V. Thelamon. .... 27

Figure 2.1. Interaction between fish body condition, exploration and internal parasite density (A) or blackspot density (B). Internal parasite density and blackspot density were z-standardized. Fish were separated in 3 groups according to their body condition for visualization purposes. However, the linear model included internal parasite, blackspot density and body condition as continuous variables..... 48

Figure 2.2 Interaction between exploration, blackspot density and internal parasite density. Blackspot density is z-standardized. Subjects have been separated into 5 groups depending on the internal parasite density for visualization purposes. However, the linear model was run with blackspot density and internal parasite density as continuous variables. .... 49

Figure 2.3. Effect of internal parasite density on the latency to enter the black side on the second trial of the inhibitory avoidance learning task. A generalized mixed model with a

quasipoisson distribution was used. Latency to enter the black side and internal parasite density are log-transformed. .... 50

Figure A.I. Schematic representation of the inhibitory avoidance set up, with a white and black side. Compartments were distinguished with adhesive in black or white colors, covering the walls and the bottom of the tank. The black side was covered with a black tained see-through Plexiglas, with two holes that allowed two electromagnets to drop in the tank. Electromagnet release was controlled manually by the experimenter. .... 72

Figure A.II. Correlation between internal parasite density and blackspot density in pumpkinseed sunfish from Lake Cromwell..... 72

Figure A.III. Correlation between latency to emerge from a shelter (boldness) and the proportion of tank surface explored (exploration). Both measures were z-standardized..... 73

Figure A.IV. Correlation between blackspot density and emergence from a shelter in fish that (1) emerged from shelter, or (0) did not emerge from shelter. Blackspot density is z-standardized. Linear model included internal parasite density and body condition as continuous variables. .... 74

## Remerciements

Je tiens avant tout à remercier ma directrice de recherche Sandra A. Binning, pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser ce projet dans son laboratoire. Je la remercie pour sa patience, sa compréhension, sa gentillesse et de m'avoir transmis son enthousiasme pour les poissons. Je souhaite aussi remercier ma co-directrice Frédérique Dubois, pour ses excellents conseils et son expertise. Ce fut un vrai plaisir de travailler sous votre supervision conjointe. Je remercie Jacques Brodeur et Nadia Aubin-Horth pour leurs commentaires et leurs conseils judicieux lors de la révision de mon mémoire. J'aimerais remercier mes collègues de laboratoire de m'avoir apporté tant de connaissances, de support et de joie pendant ces deux longues années. Merci à Joëlle Guitard pour les superbes duos au karaoké ; Jérémy de Bonville pour les soirées à regarder des animés ensemble à la station ; Marie Barou Dagues et Étienne Ricard-Dionne pour les longues conversations sur les statistiques et autres sujets fascinants ; Marie Levet et Rudy Lussiez pour le support moral et les fous rires ; Isabel Lanthier pour son aide précieuse sur le terrain. Je suis très reconnaissante envers tous les employés de la Station de biologie des Laurentides, Zach Bélisle, Vlad Saghin et Sylvain Savaria pour leur aide technique, et surtout Gabriel Lanthier pour avoir chaleureusement mis à notre disposition les installations nécessaires à la réalisation de ce projet.

J'aimerais remercier ma famille et mes amis, sans qui je ne serais pas là où je suis aujourd'hui ; merci à mes parents de toujours m'encourager à poursuivre ce qui me plaît, même si je ne m'en sens parfois pas capable.

# Chapitre 1- Introduction générale

Malgré une prise de conscience croissante de l'importance de la personnalité animale (définie comme des différences comportementales individuelles qui se maintiennent dans le temps et entre les contextes) sur la valeur adaptative d'un organisme (Wilson et al. 2010, Patrick et Weimerskirch 2014), l'impact de facteurs écologiques sur la variation et le maintien de la personnalité en nature reste encore très peu étudié. Les études se concentrent surtout sur les conséquences de l'accessibilité aux ressources ou de la prédation sur la variation inter-individuelle pour un comportement, et relativement moins sur d'autres facteurs tels que le parasitisme (Dingemanse et Réale 2005, Kortet et al. 2010). Les parasites sont omniprésents dans l'environnement, que ce soit dans les milieux terrestres ou aquatiques. Cependant, leur rôle comme facteur de stress écologique régulant les populations animales a longtemps été ignoré, probablement dû à leur petite taille, rendant leur présence difficile à détecter puisqu'ils se dissimulent dans des organismes plus complexes (Marcogliese 2004, Dobson et al. 2008).

L'impact des parasites étant invariablement négatif sur la valeur adaptative de l'hôte, le parasitisme est de plus en plus considéré comme un facteur écologique pouvant influencer la sélection sur la personnalité et les capacités cognitives des animaux sauvages (Shettleworth et Hampton 1998, Barber et Dingemanse 2010, Kortet et al. 2010, Killen et al. 2013, Poulin 2013). Néanmoins, des études comportementales utilisant des individus provenant de populations sauvages ne prennent souvent pas en compte la présence des parasites et l'effet potentiel qu'ils ont sur la personnalité animale (Chrétien et al 2023). Ce manque de considération de la part de la communauté scientifique peut en partie s'expliquer par la difficulté à établir si un individu est parasité ou non sans avoir à le sacrifier, et la difficulté à

déterminer un lien de causalité entre l'infection et le trait étudié dans le cas d'une infection naturelle. En outre, l'établissement d'une infection contrôlée en laboratoire peut parfois s'avérer difficile, surtout dans le cas de parasites nécessitant plusieurs hôtes distincts pour compléter leur cycle de vie.

Ainsi, une attention croissante est portée sur le rôle joué par le parasitisme sur le maintien des différences inter-individuelles au niveau du comportement et des capacités cognitives des hôtes (Barber et al. 2000, Barber et Scharsack 2010, Barber et al. 2017, Sih et al. 2018).

## PARASITISME

Un parasite est un organisme qui acquière ses ressources d'un hôte unique pendant une ou plusieurs étapes de son cycle de vie (Dobson et al. 2008). Il a été estimé qu'environ 40% des espèces connues et plus de la moitié des espèces animales ont un mode de vie parasitaire, pendant au moins un de leurs stades de vie (Dobson et al. 2008). Le parasitisme est omniprésent dans certains taxons et complètement absent ou très rare dans d'autres (Poulin et Morand 2004). Les endoparasites vivent dans le corps de l'hôte, tel que dans les poumons, le foie et autres tissus, organes, cavités ou cellules (Olsen 1986). Parmi les endoparasites, les helminthes, dont le nombre d'espèces estimé varie entre 75 000 et 300 000 espèces, regroupent les vers parasites tels que les plathelminthes, némathelminthes et acanthocéphales (Dobson et al. 2008). Les ectoparasites vivent sur la surface externe de l'hôte. Les ectoparasites incluent certains trématodes, les poux et les tiques (Olsen 1986). Les mésoparasites se fixent dans les cavités directement en lien avec l'extérieur telles que la cavité buccale ou le tube digestif. Les parasites de couvée, les cleptoparasites et les parasitoïdes ne sont pas pris en considération dans ce document, leur écologie respective étant différente des

endo- et ectoparasites. Les parasites peuvent impacter de manière importante la morphologie, physiologie ou le comportement de l'hôte (Marcogliese 2004).

En effet, les parasites influent sur la valeur adaptative de l'hôte et peuvent impacter le succès reproducteur, le métabolisme, le taux d'approvisionnement, la socialité ou la migration (Poulin et Thomas 1999, Dobson et al. 2008, McElroy et De Buron 2014). Par exemple, certains caractères sexuels secondaires peuvent être affectés par l'infection parasitaire, comme les tâches oranges chez les mâles guppys (*Poecilia reticulata*) qui deviennent plus pâles lorsque ces derniers sont infectés par un helminthe (*Gyrodactylus turnbulli*) (Houde et Torio 1992). L'individu étant perçu comme de moins bonne qualité, il sera moins préféré par les femelles et aura un moins bon succès reproducteur. Par ailleurs, des morues de l'atlantique (*Gadus morhua*) parasitées par un nématode (*Contracaecum osculatum*) présentent une condition physiologique affaiblie (maladie chronique du foie) qui peut entraîner une réduction des performances de nages, compromettant potentiellement le taux d'approvisionnement (Ryberg et al. 2020). En affectant directement la physiologie et le comportement des hôtes, ainsi que les interactions entre les espèces, les parasites jouent un rôle écologique important dans la régulation des populations naturelles (Dobson et al. 2008, Lafferty et al. 2008).

De plus, les individus au sein d'une même population expriment un niveau différent de susceptibilité aux parasites, avec des individus très résistants et d'autres plus sensibles. Étudier les facteurs influençant cette hétérogénéité quant à l'acquisition des parasites, permettrait de mieux comprendre comment les parasites se multiplient et sont transmis dans l'environnement et entre les hôtes. D'autre part, le parasitisme est un facteur de stress écologique majeur qui pourrait contribuer au maintien de différences inter-individuelles comportementales constantes et n'est souvent pas pris en compte lors de l'étude du comportement d'animaux sauvages (Poulin 2013, Barber et al. 2017, Timi et Poulin 2020).

Ainsi, de plus en plus d'études écologiques prônent l'inclusion des parasites dans les réseaux trophiques n'incluant souvent que les organismes autonomes, ainsi que dans les études mesurant la performance d'animaux provenant de populations naturelles, ce qui permet une compréhension plus exhaustive des dynamiques des maladies infectieuses (Lafferty et al. 2008, Chrétien et al. 2023).

## PERSONNALITE ANIMALE

La personnalité animale englobe les différences de traits comportementaux (ou traits de personnalité) entre individus de la même espèce qui sont constantes dans le temps et entre les situations (Bell et Sih 2007, Bergmüller 2010). Dans la littérature, le terme « tempérament animal » peut s'utiliser comme substitut de personnalité animale (Bergmüller 2010, Toms et al. 2010). Une situation désigne un ensemble de conditions à un moment donné (p. ex. niveau de prédation, saison etc.), alors qu'un contexte est une catégorie de comportements fonctionnels tels que les comportements d'approvisionnement, de reproduction, de dispersion etc. (Sih 2004). Un trait de personnalité est un schéma comportemental selon lequel les différences individuelles pour un comportement spécifique demeurent constantes dans le temps et entre situations et peuvent être mesurées quantitativement. La témérité, la curiosité, la socialité ou l'agressivité sont des exemples de trait de personnalité (Toms et al. 2010, Mittelbach et al. 2014). Un syndrome comportemental décrit une suite de comportements corrélés, exprimés dans différents contextes pour une même population (Sih 2004). Le comportement d'un individu dans un contexte est associé à son comportement dans un autre contexte. Au sein de ce syndrome, chaque individu a un type comportemental. Par exemple, les différences individuelles peuvent être étudiées selon l'axe de témérité/timidité (« shy-bold continuum ») dans une situation impliquant une prise de risque (p. ex.

approvisionnement en présence de prédateurs), les individus téméraires prenant plus de risques que les individus plus timides (Mittelbach et al. 2014).

La personnalité animale a été documentée dans de nombreux taxons, que ce soit chez les vertébrés ou les invertébrés (Bell et Sih 2007, Boon et al. 2008, David et al. 2011, Carter et al. 2012, Pinter-Wollman et al. 2012). Plusieurs études soulignent les liens entre les traits de personnalité et la valeur adaptative dans un contexte donné (Patrick et Weimerskirch 2014). Par exemple, les poissons-moustiques (*Gambusia holbrooki*) plus téméraires (c.-à-d. émergeant plus rapidement d'un refuge dans un nouvel environnement) sont plus petits et relativement moins féconds que les individus plus timides (Wilson et al. 2010). Étant donné que la sélection naturelle devrait réduire les différences inter-individuelles au cours du temps, en éliminant les comportements moins adaptatifs, l'intérêt pour comprendre comment ces différences comportementales émergent et persistent dans les populations grandit (Bergmüller 2010, Wolf et Weissing 2012). Depuis quelques années, une attention particulière est aussi portée sur les facteurs écologiques (c.-à-d. disponibilité des ressources, prédation, compétition et parasitisme) modulant les variations au niveau de la personnalité (Frost et al. 2007, Kortet et al. 2010, Kekäläinen et al. 2014, DiRienzo et al. 2015, Seaman et Briffa 2015, Dubois et Binning 2022). Plusieurs études se concentrent aussi sur les relations avec d'autres aspects de la performance et de la physiologie animale comme le métabolisme (Careau et al. 2008, Biro et Stamps 2010, Martins et al. 2011, Killen et al. 2012, Careau et al. 2015, Rupia et al. 2016), les réponses endocriniennes (Schjolden et al. 2005, Silva et al. 2010, Raoult et al. 2012), la neurobiologie (Brown et Bibost 2014) et la cognition (Øverli et al. 2007).

Tout comme la prédation et la compétition, le parasitisme joue un rôle important dans le maintien des différences interindividuelles au niveau de la personnalité en nature (Barber et Dingemanse 2010, Kortet et al. 2010, Poulin 2013, Barber et al. 2017, Sih et al. 2018, Dubois



et Binning 2022). Cette idée a d'abord été formulée par Wilson et al. (1993), qui ont trouvé que les charges parasitaires chez deux espèces de trématodes covariaient avec le comportement explorateur des crapets-soleil sauvages (*Lepomis gibbosus*). Plus spécifiquement, cette étude montre que des poissons capturés dans des nasses (c.-à-d. exprimant un comportement plus explorateur) présentaient significativement plus de trématodes causant la maladie des points noirs (*Neascus sp.*), et moins de *Posthodiplostomum minimum* (« white grub » en anglais) que les individus capturés à l'aide de seine (c.-à-d. capturés de manière non-sélective et qui représentent le phénotype moyen de la population). Les auteurs suggèrent que les différences inter-individuelles comportementales affecteraient la susceptibilité aux parasites. Depuis, de nombreuses études ont examiné les relations entre la personnalité animale et le parasitisme chez d'autres systèmes hôte/parasite (Weiss et Dubey 2009, Barber et Scharsack 2010, Hughes et al. 2011, Garamszegi et al. 2015). Ces expériences ont soulevé plusieurs interrogations par rapport à la causalité de cette relation : est-ce que les individus plus explorateurs sont naturellement enclins à rencontrer et accumuler plus de parasites dans leur environnement ou est-ce que les individus deviennent plus explorateurs après l'infection à cause d'une manipulation directe par le parasite pour favoriser sa propre transmission ? Est-ce qu'un changement de comportement est dû à un effet indirect de l'infection parasitaire sur la physiologie de l'hôte ? Ces questions n'ont toujours pas été entièrement résolues.

L'altération du phénotype de l'hôte après une infection parasitaire peut être due à un ou plusieurs mécanismes : la manipulation de l'hôte par le parasite pour favoriser sa transmission ou sa dispersion, une défense adaptative de la part de l'hôte ou une faiblesse induite par le parasite ("host debilitation" en anglais) (Kortet et al. 2010, Poulin 2010, Nadler et al. 2023). De nombreux exemples de parasites manipulant le comportement de l'hôte afin

de favoriser leur transmission ont été étudiés dans plusieurs taxons différents (Barber et al. 2000, Maure et al. 2011, Hughes 2013). Cette manipulation adaptative implique la présence de gènes manipulateurs dans le génome du parasite. Un parasite peut directement manipuler le comportement de l'hôte en sécrétant des substances neuroactives qui entraînent un changement de comportement. Le parasite peut rendre l'hôte plus téméraire afin qu'il soit plus exposé à la prédation (transmission trophique) ou le rendre plus agressif envers ses congénères (transmission latérale) (Herbison et al. 2018, Kortet et al. 2010, Poulin 2010). Les poissons *Fundulus parvipinnis* infectés par un trématode (*Euhaplorchis californiensis*), effectuent d'avantage de comportements attirant l'attention et deviennent plus susceptibles à la prédation par un hôte final aviaire (Lafferty et Morris 1996). Les chrysomèles de l'asclépiade (*Labidomera clivicollis*) infectées par un acarien deviennent quant à elles plus agressives envers leurs congénères, ce qui avantage la transmission latérale du parasite (Abbot et Dill 2001). Certains parasites manipulent l'hôte pour le faire se déplacer dans un autre habitat, souvent inapproprié pour l'hôte, afin de continuer leur cycle de vie (Poulin 2010). Une espèce de nématomorphe (*Paragordius varius*) manipule son hôte définitif (souvent un grillon) en le faisant sauter à l'eau, lui permettant alors de compléter son cycle de vie (Hanelt et al. 2005). La présence de parasites peut aussi indirectement influencer le comportement de l'hôte en modifiant la répartition des ressources énergétiques ou les taux métaboliques de l'hôte. Ces changements indirects peuvent aussi avantager la transmission du parasite (Poulin 2010, McElroy et De Buron 2014).

Suivant une infection par un parasite, l'hôte peut changer de comportement afin de réduire ou éliminer son effet (Poulin 2010, Nadler et al. 2023). Cette idée s'applique si l'on considère la coévolution entre hôtes et parasites comme une course à l'armement entre les génotypes de l'hôte et du parasite pour le contrôle du phénotype de l'hôte. La première ligne

de défense contre le parasitisme après l'infection est l'activation du système immunitaire, cette stratégie n'étant toutefois pas viable dans le cas où l'exposition aux parasites est rare, car elle est très coûteuse à maintenir (Poulin et al. 1994, Klemme et Karvonen 2016). Suite à l'infection, l'hôte peut aussi adopter un comportement destiné à améliorer ses chances de survie face à l'infection. Augmenter la recherche de nourriture peut être une stratégie pour compenser le coût de l'infection et de l'activation du système immunitaire (Hutchings et al. 2003, Budischak et al. 2018). En outre, les comportements de maladies (« sickness behaviour » en anglais) regroupant l'état léthargique, l'anorexie, la réduction des contacts sociaux, la fièvre comportementale (chez les ectothermes) peuvent dans certains cas éliminer le parasite, ou réduire le risque d'infection pour les apparentés dans le cas du suicide (Hart 1990, Poulin et al. 1994, Ashley et Wingfield 2011).

Enfin, les changements de comportement après infection dus à un effet indirect du parasite sur la physiologie de l'hôte ne sont pas nécessairement adaptatifs, ni pour l'hôte ou le parasite, mais simplement les conséquences de l'affaiblissement de l'hôte (« host debilitation » en anglais) (Nadler et al. 2023).

L'hypothèse alternative suggère que les individus plus explorateurs acquièrent plus de parasites car ils font face à une plus grande diversité d'habitats qui les exposent plus aux infections parasitaires (Barber et Dingemanse 2010). Cependant, cette hypothèse a rarement été testée expérimentalement et les quelques études à avoir testé ces prédictions ont fourni des résultats différents (Boyer et al. 2010). Par exemple, une étude montre que des têtards de grenouille des bois (*Lithobates sylvaticus*) moins actifs accumulent plus de trématodes (*Echinoparyphium spp.*) (Koprivnikar et al. 2012), tandis qu'une autre étude sur les tamias (*Tamias minimus*) trouve que les individus plus explorateurs (lors d'un test de planche à trous ou « hole-board test » en anglais) acquièrent plus d'ectoparasites (puces et mites) au cours

du temps (Bohn et al. 2017). Ainsi, il est évident que plus d'études seraient nécessaires afin de comprendre les relations complexes entre la personnalité animale et l'infection parasitaire.

## COGNITION ANIMALE

La cognition regroupe les processus mentaux permettant aux individus d'obtenir, traiter, enregistrer et utiliser de l'information (Shettleworth et Hampton 1998, Griffin et al. 2015). La cognition a longtemps été réduite aux capacités de niveaux supérieurs telles que la conscience, la réflexion et le savoir. Elle a longtemps été étudiée exclusivement chez les oiseaux et les mammifères, la capacité cognitive des poissons étant peu considérée (Brown et al. 2011). Cependant, de plus en plus d'études démontrent que certaines espèces de poissons dont le labre nettoyeur (*Labroides dimidiatus*), possèdent des capacités de mémorisation et d'apprentissage similaires à celles des oiseaux et même de certains primates (Salwiczek et al. 2012). Les capacités d'apprentissage et de mémorisation des poissons jouent un rôle important dans le développement et le maintien de nombreux comportements et s'étudient de multiples façons (Brown et al. 2011). L'apprentissage s'avère essentiel aux comportements d'approvisionnement, pour la création d'images de recherche, la capture ou la manipulation des proies (Salwiczek et Bshary, 2012). La mémoire spatiale est cruciale pour l'orientation, la navigation, la migration ou le retour au lieu d'origine (« homing ») (Brown et al. 2011). Ces capacités jouent aussi un rôle dans la reconnaissance des congénères, l'identification de potentiels partenaires sexuels, la coopération ou encore les comportements de défense contre les prédateurs (identification, évaluation de la menace et réponse adaptée) (Brown et al. 2011).

Depuis plusieurs années, les liens entre la personnalité animale et la cognition animent de nombreux débats ; les études empiriques produisant des résultats variés (Øverli et al. 2007, Guillette et al. 2009, Carazo et al. 2014, Guenther et al. 2014, Bousquet et al. 2015, Griffin et

al. 2015, Gibelli et al. 2019). D'après le compromis vitesse/précision, une décision prise lentement est plus précise qu'une décision prise rapidement, où le risque d'erreurs est accru (Sih et Del Giudice 2012). Pour cette raison, il est attendu que les individus plus proactifs (c.-à-d. plus téméraires, agressifs et impulsifs) apprennent une nouvelle activité plus rapidement mais sont plus lents à effectuer une tâche d'inhibition ou de renversement de l'apprentissage que les individus plus réactifs. Cependant, les études empiriques qui ont tenté de tester ces prédictions présentent des résultats mitigés. Certaines études soutiennent cette hypothèse et montrent que les individus plus téméraires prennent des décisions plus rapidement ou apprennent plus vite que des individus plus timides lors d'une tâche d'apprentissage associatif (Mamuneas et al. 2014, Trompf et Brown 2014). Au contraire, une étude sur des oiseaux (Caracas chimango, *Milvago chimango*) montre que des femelles plus néophobes effectuent moins bien une tâche d'apprentissage renversé que des femelles moins néophobes (Guido et al. 2017). Ces divergences entre les résultats peuvent résulter de différences au niveau des systèmes biologiques et des protocoles expérimentaux, mais aussi de la présence de facteurs confondants, tel que le parasitisme.

Effectivement, les parasites infligeant un coût important à leur hôte, une infection peut potentiellement compromettre les organes, tels que le cerveau, dont le fonctionnement est coûteux sur le plan énergétique (Sheldon et Verhulst 1996, Hanssen et al. 2004). Plusieurs études sur les souris (Kavaliers et al. 1995, Hodkova et al. 2007), les abeilles (Iqbal et Mueller 2007) et les poissons (Binning et al. 2018) ont montré que les capacités cognitives peuvent être affectées négativement par une infection expérimentale et/ou naturelle. Cela suggère un compromis entre des capacités d'apprentissage et de mémorisation très développées et le coût énergétique de l'infection. Malgré une forte augmentation du nombre de publications sur l'apprentissage et la cognition chez les poissons, très peu d'études s'intéressent à l'effet

des parasites sur ces capacités (Barber et al. 2017). Une d'entre elles a montré que les poissons-demoiselles (*Pomacentrus amboinensis*) infectés expérimentalement et naturellement par des gnathiidae ectoparasites (Crustacea : Isopoda) performaient moins bien lors d'un test de discrimination visuelle de forme (Binning et al. 2018). La performance dans cette tâche diminuait aussi avec l'augmentation du nombre d'endoparasites.

Cependant, la variation inter-individuelle des capacités cognitives peut potentiellement impacter la charge parasitaire des individus puisque les hôtes apprennent à éviter ou à faire face au parasitisme. En effet, des animaux peuvent détecter la présence de parasites par l'entremise des signaux olfactifs et/ou visuels ou grâce à l'information sociale, et ainsi esquiver ou réduire l'infection parasitaire. Par exemple, des truites communes (*Salmo trutta trutta*) peuvent éviter des signaux visuels associés à la présence du trématode *Diplostomum pseudospathaceum* (Klemme et Karvonen 2016). D'autre part, contrairement à la personnalité animale, aucune étude n'a montré qu'un parasite a la capacité de manipuler directement les capacités cognitives de l'hôte. Il est toutefois possible que les parasites puissent altérer la prise de décision de l'hôte en réduisant par exemple sa capacité à apprendre à éviter certains habitats ou à restreindre certains comportements (consommation de certains aliments, comportements sociaux) pouvant favoriser sa transmission (Ducatez et al. 2020). Malgré un intérêt grandissant sur la relation entre le parasitisme et les capacités cognitives, la plupart des études se concentrent sur des populations de laboratoire de rongeurs ou d'insectes, avec très peu d'études sur des populations sauvages ou d'autres groupes taxonomiques (Salena et al. 2021).

## CONDITION CORPORELLE

La condition corporelle représente l'état physique d'un individu et est utilisée en biologie comme indicateur de sa santé et de son bien-être. Cet indice est représenté par

l'entremise d'une ou plusieurs variables proxys, souvent la taille et la masse des individus (Bolger et Connolly 1989, Sanchez et al. 2018). Cette mesure peut permettre d'évaluer le coût d'une infection parasitaire.

Etant donné qu'un parasite impose un coût métabolique à l'hôte, la condition corporelle et la charge parasitaire sont souvent négativement corrélées dans des populations naturelles (Sanchez et al. 2018). Cependant, la relation entre la condition corporelle et la charge parasitaire peut varier selon les études, et peut se manifester de manière positive (Hall et al. 2007), négative (Patrick et Weimerskirch 2014, Verant et al. 2014) ou non-directionnelle (Wynne et Wang 2013), dépendamment du système étudié (Sanchez et al. 2018).

En nature, les individus sont en condition différente, ce qui est moins le cas d'une population élevée en laboratoire, dans un environnement beaucoup plus contrôlé, où tous les individus sont en relativement bonne condition. La condition corporelle d'un individu le rend plus ou moins vulnérable à la pathologie induite par le parasitisme. Ainsi deux individus avec une même charge parasitaire peuvent présenter des symptômes (comportementaux ou physiologiques) divers parce qu'ils ont un niveau de santé différent (Klemme et al. 2020). Par exemple, la dispersion des chevreuil juvéniles (*Capreolus capreolus*) diminue avec l'augmentation de la charge parasitaire (3 espèces de nématodes : *Strongylida*, *Trichocephalida* et *Ascaridida*) et la diminution de la masse corporelle, suggérant que le parasitisme a un effet négatif sur les capacités de dispersion des chevreuils, mais plus important chez les individus en mauvaise condition (Debeffe et al. 2014). Cette idée est importante à considérer lors de l'étude de populations naturelles, étant donné que la présence de facteurs de stress environnementaux influence l'effet des parasites sur la personnalité et la cognition et vice versa (Killen et al. 2013). De plus, selon l'hypothèse du syndrome de rythme de vie ("pace-of-life syndrome hypothesis (POLS)" en anglais), des

populations naturelles (ou espèces apparentées) présentent différents traits physiologiques (métabolisme, hormones et/ou système immunitaire) qui ont coévolué avec les stratégies d'histoire de vie (« life-history strategy » en anglais) dépendamment des conditions environnementales spécifiques de leur milieu. (Ricklefs et Wikelski 2002, Réale et al. 2010). Il a été suggéré que les différences interindividuelles comportementales (c.-à-d. la personnalité) coévoluent aussi avec ces traits (Réale et al. 2010). À titre d'exemple, dans un environnement où le risque d'infection est élevé, l'exposition aux pathogènes a un effet sur le système immunitaire pouvant entraîner des compromis physiologiques internes avec d'autres systèmes (métabolisme, système endocrinien) comme un épuisement des réserves énergétiques. Ces changements peuvent se refléter sur la condition corporelle et le comportement de l'hôte (Ricklefs et Wikelski 2002, Poulin 2020, Réale et al. 2010, McElroy and De Buron 2014). Par exemple, dans une étude sur des lièvres ibériques (*Lepus granatensis*) infectés par des larves de plathelminthes *Taenia pisiformis*, il est suggéré que l'effet négatif du parasite sur le comportement anti-prédateur de l'hôte pourrait être dû à une réduction direct des réserves énergétiques de l'hôte et/ou à une augmentation des défenses antiparasitaires, exprimé ici par une réduction de la condition corporelle (Alzaga et al. 2007).

Ainsi, l'inclusion d'un proxy de santé, tel que la condition corporelle, peut potentiellement permettre de déceler des relations de causalité entre l'infection parasitaire, le comportement et les capacités cognitives des individus provenant d'une population sauvage. Si la relation entre l'infection parasitaire et un comportement observé est indépendante de la condition corporelle, cette relation serait principalement due aux différences interindividuelles comportementales, rendant les individus plus ou moins exposés au parasitisme. Au contraire, si la relation observée varie avec la condition corporelle de



l'hôte, le comportement observé serait dû à un effet des parasites sur les traits physiologiques de l'hôte ((Ricklefs et Wikelski, Réale et al. 2010).

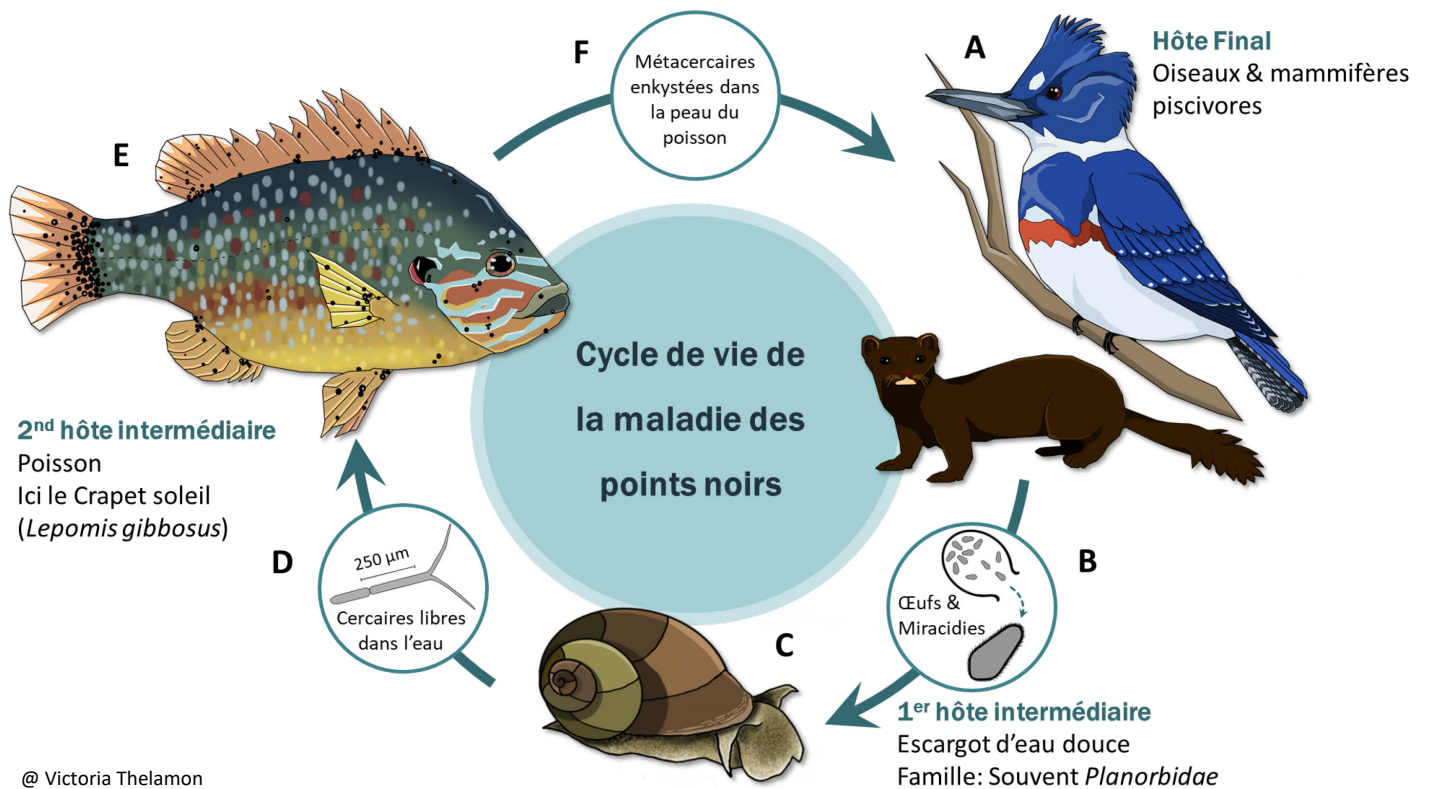
## SYSTEME MODELE

### **La maladie des points noirs**

Plusieurs espèces de trématodes digènes du genre *Uvulifer* spp., *Crassiphiala* spp. ou *Apophallus* spp. peuvent causer la maladie des points noirs en Amérique du Nord (Hoffman 1999). Ces trématodes endoparasites possèdent un cycle de vie complexe, impliquant plusieurs espèces hôtes pour le compléter. Le cycle de vie typique de ces trématodes inclut un escargot aquatique comme premier hôte intermédiaire, un poisson comme second hôte intermédiaire et un oiseau ou un mammifère piscivore comme hôte final (Hoffman 1999, Gibson et al. 2002). L'espèce de l'hôte final varie selon l'espèce de trématode, certains parasites étant plus spécifiques que d'autres, mais le martin pêcheur d'Amérique (*Megaceryle alcyon*) est souvent mentionné. (Hoffman et Putz 1965, Lane et Morris 2000, Cairns et al. 2005).

Le cycle de vie de trématodes responsables de la maladie des points noirs se déroule comme suit : le parasite se reproduit de manière sexuée dans le tube digestif de l'hôte final et les œufs sont libérés dans l'environnement par les excréments (Voir Fig 1.1). En milieu aquatique, les œufs éclosent et relâchent les miracidies qui pénètrent dans les tissus mous du premier hôte intermédiaire, un gastéropode aquatique, souvent des escargots du genre *Planorbella* ou *Lymnaea* (Lane et Morris 2000). Les miracidies se reproduisent asexuellement et se multiplient en cercaires (une forme libre du parasite capable de nager) qui sont relâchées dans l'eau. En Amérique du Nord, la période d'émergence des cercaires hors des escargots s'étend de mai à août, avec une émergence maximale au mois de juillet (Lemly et Esch 1984c, b). Cette forme libre s'enkyste ensuite sous la peau, les nageoires, les tissus musculaires ou la

queue d'un poisson, le deuxième hôte intermédiaire. L'espèce de poisson infectée varie selon l'espèce de trématodes, les ordres les plus souvent mentionnés dans la littérature étant les Cypriniformes, Esociformes, Perciformes et Salmoniformes (Cairns et al. 2005, McAllister et al. 2013, Sandor et al. 2017, Happel 2019). Les mécanismes de détection ou de sélection de l'hôte utilisés par les cercaires restent très peu connus. Cependant, une étude sur *Posthodiplostomum cuticola* (causant la maladie des points noirs chez les Cypriniformes) a montré que les cercaires réagissaient fortement face à un changement de luminosité, ce qui pourrait être produit par l'ombre d'un poisson (Dönges 1964, Smyth et Halton 1983). En s'enkystant, les cercaires deviennent des métacercaires, une forme dormante. La présence de métacercaires s'observe facilement, car l'enkystement de la cercaire sous les écailles stimule les mélanophores de la peau, créant un point noir de 1 à 3 millimètres. Le parasite peut persister sous forme de métacercaire enkystée pendant plusieurs années (d'un à presque cinq ans !) (Hoffman et Putz 1965). Le cycle recommence quand le poisson est ingéré par l'hôte final.



@ Victoria Thelamon

**Figure 1.1. Cycle de vie simplifié avec les premier et second hôtes intermédiaires et l'hôte final des parasites causant la maladie des points noirs chez les poissons en Amérique du Nord (trématodes du genre *Uvulifer* sp., *Crassiphalia* sp. ou *Apophallus* sp.).** (A) Après la reproduction sexuée dans l'intestin de l'hôte final, les œufs sont rejetés dans l'eau dans les excréments. (B) Les œufs éclosent et relâchent les miracidies qui infectent un escargot d'eau douce. (C) Les miracidies s'attaquent et pénètrent les tissus mous d'un escargot et se multiplient. (D) Les cercaires relâchées nagent librement et s'attaquent à un poisson hôte (Cypriniformes, Esociformes, Perciformes et Salmoniformes). (E) L'enkystement de la cercaire (devenu métacercaire) créer un point noir sur la peau du poisson hôte. (F) L'infection de l'hôte final se produit par ingestion du second hôte intermédiaire. Image réalisée par V. Thelamon.

La maladie des points noirs causée par *Uvulifer ambloplitis* a été décrite pour la première fois en 1927 et le cycle de vie complet est connu depuis 1931 (Lane et Morris 2000). Cependant, peu d'études ont été menées sur l'effet de ce parasite sur la physiologie ou le comportement de ses hôtes intermédiaires. Une infection expérimentale de *U. ambloplitis* a nettement augmenté la demande énergétique de crapets arlequins (*Lepomis macrochirus*) en affectant leur condition corporelle et leur teneur en lipides (1 à 8% plus faible chez les individus avec plus de 50 cystes) (Lemly et Esch 1984a). Dans cette même étude, des crapets arlequins juvéniles fortement infectés (plus de 50 cystes) présentaient une très faible probabilité de

survie durant l'hiver. Une infection similaire chez des Achigans à petite bouche (*Micropterus dolomieu*) de cinq mois a engendré une perte de masse significative (de 0.76 gramme en moyenne) (Hunter et Hunter 1938). Comme mentionné plus tôt, Wilson *et al.* (1993) ont constaté que des crapets-soleil capturés dans des nasses (c-à-d. plus téméraires ou explorateur) présentaient plus de points noirs que des individus capturés avec une seine (c-à-d. moins explorateur). Plusieurs études ont montré que chez diverses associations trématodes-poissons, les individus infectés ont moins tendance à se déplacer en bancs et sont évités par leurs conspécifiques (fondule barré: (Krause et Godin 1994, 1996), molly: (Tobler *et al.* 2006), gambusie : (Tobler et Schlupp 2008)). En contrepartie, aucun effet de la maladie des points noirs n'a été trouvé sur la relation masse-longueur, la température de tolérance critique ainsi que la susceptibilité de prédation chez la perchaude (*Perca flavescens*) (Vaughans et Coble 1975). L'effet de ces parasites sur le métabolisme et le comportement du second hôte intermédiaire reste à être investigué d'avantage.

### **Le crapet-soleil**

Le crapet-soleil se retrouve dans les mares et les lacs de l'Est et du centre de l'Amérique du Nord (Miller 1963). Les adultes se nourrissent majoritairement de larves d'insectes, de crustacés et d'escargots. Il n'y a pas de dimorphisme sexuel sauf en période de reproduction où les mâles sont un peu plus colorés (Miller 1963). C'est une espèce abondante dans l'Est du Canada et qui s'adapte facilement en aquarium. Elle a surtout été étudiée pour son écologie et son utilisation de l'habitat (Gross 1982, Robinson et Wilson 1996, Rios-Cardenas et Webster 2008), mais beaucoup moins au niveau de la personnalité ou des capacités cognitives (Coleman et Wilson 1998). Elle est aussi souvent mentionnée dans les études de recensement de parasites les plus fréquents infectant les poissons d'eau douce nord-américains (McDaniel et Bailey 1974, Amin 1990, Hoffman 1999, Lane et Morris 2000).

Les crapets-soleil sont abondants dans les lacs de la Station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal (SBL, Québec ; 45.98898°N, -74.00013°W) où cette étude s'est déroulée. Les prédateurs aviaires principaux sont le grand héron (*Ardea Herodias*), le plongeon huard (*Gavia immer*) et le martin-pêcheur d'Amérique (*Megaceryle alcyon*). Les crapets-soleil de ces populations sont surtout infectés par trois espèces de parasites : le vers jaune ou « yellow grub » (*Clinostomum marginatum*), le vers solitaire de l'achigan ou « bass tapeworm » (*Proteocephalus ambloplitis*) et le trématode responsable de la maladie des points noirs (surtout *Apophallus sp.*) (Binning, Lanthier, données non publiées).

## OBJECTIFS ET HYPOTHESES

Les études comportementales incluant les parasites manquent d'une compréhension exhaustive des relations entre l'infection et le comportement observé. La personnalité de l'hôte peut influencer sa susceptibilité aux parasites et inversement l'infection parasitaire peut avoir un effet sur la personnalité de l'hôte. (Poulin 2013, Barber et al. 2017). Cette étude prône l'inclusion des parasites lors de l'étude du comportement de populations naturelles et vise à apporter plus de connaissances sur les liens entre le parasitisme, la condition corporelle, la personnalité et les capacités d'apprentissage des poissons.

Spécifiquement, l'objectif de cette étude est d'examiner les relations entre un gradient de densité de parasites, la personnalité (exploration et témérité), les capacités cognitives (apprentissage par stimuli aversifs) et la condition corporelle chez les crapets-soleil (*Lepomis gibbosus*) sauvages naturellement infectés par des endoparasites. Plus précisément nous souhaitons répondre aux questions suivantes : comment la densité de parasites, la personnalité et la condition corporelle de l'hôte sont-elles liées ? Comment la densité de parasites, les capacités cognitives et la condition corporelle de l'hôte sont-elles liées ? Nous prédisons que (1) suivant Wilson *et al.* (1993), les individus avec une densité de parasites plus

importante (c.-à-d. plus de parasites par cm de taille standard) devraient exprimer un comportement plus téméraire (plus d'exploration et plus de prise de risque) dû à un besoin d'acquérir plus de ressources à cause du coût énergétique de l'infection ou une manipulation parasitaire ; (2) les individus fortement parasités devraient être moins performants dans une tâche d'apprentissage par stimuli aversifs que des individus moins parasités dû à un compromis entre des capacités d'apprentissage développées et le coût énergétique de l'infection (Barber et al. 2017, Binning et al. 2018) ; (3) étant donné que les relations entre le comportement, la cognition et la densité parasitaire dépendent des ressources énergétiques de l'hôte, nous prédisons que ces relations varient selon la condition corporelle de l'hôte. Une réduction de la condition corporelle pour les individus plus parasités régule l'effet du parasite sur le comportement observé.

# **Chapitre 2- Les relations entre la densité parasitaire, l'exploration et l'apprentissage dépendent de la condition corporelle chez le crapet-soleil sauvage (*Lepomis gibbosus*).**

## **Contribution des co-auteurs :**

- Victoria Thelamon : Conception du projet d'étude, travaux de terrain, analyses et traitement des données, rédaction.
- Frédérique Dubois : Conception du projet d'étude, révision du manuscrit, supervision.
- Sandra Ann Binning : Conception du projet d'étude, financement du projet d'étude, révision du manuscrit, supervision.

Note : Manuscrit en préparation pour soumission à la revue 'Behavioural Ecology'.

**The relationships among parasite density, exploration and aversive learning depend on body condition in wild sunfish (*Lepomis gibbosus*).**

Victoria Thelamon, Frédérique Dubois, Sandra A. Binning

Département de sciences biologiques, Université de Montréal,  
Campus MIL, 1375 Av. Thérèse-Lavoie-Roux, Montréal, Québec, H2V 0B3, Canada

Keywords

Behavioural trait, black spot disease, cognition, freshwater fish, Fulton condition index, host/parasite interactions, open field test, parasitism, shelter test.

Highlights

- We tested boldness, exploration and aversive learning in parasitized sunfish
- Exploration decreased with increasing parasite density and decreasing body condition
- High parasite density was correlated with decreased avoidance learning
- Interaction with body condition suggest a possible effect of parasites on host physiology



## ABSTRACT

The role of parasites in maintaining consistent inter-individual differences in behaviour (i.e. personality) is the subject of increasing study and debate. While behavioural differences may expose individuals differently to parasites, parasite infection can itself change host behaviour, sometimes favouring the parasite's own transmission. Furthermore, parasites can alter the functioning of energetically costly organs like the brain, thus affecting host cognitive performance. Thus, the inclusion of a general fitness proxy, such as body condition, may help reveal relationships between parasites and host traits that are otherwise masked, especially in naturally infected populations where individual health status is unknown. Here, we examine the relationships among host body condition, personality (i.e. exploration, boldness), cognition (aversive learning) and parasite density (parasites per cm body length) in wild pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*), naturally infected with endoparasites (i.e. Trematoda: *Apophallus* sp., *Uvulifer* sp. and Cestoda: *Proteocephalus ambloplites*). Exploration in an open field test was repeatable suggesting that this trait reflects personality. Boldness, assessed using a shelter test, was not repeatable, but was correlated with exploration. Host exploration decreased with both increasing parasite density and decreasing body condition. The relationship between exploration and parasite density varied with body condition suggesting a possible indirect effect of parasites on host behaviour through effects on physiology. Inhibitory avoidance learning decreased with increasing cestode density, suggesting a potential trade-off between maintaining high cognitive functions and an energetically costly infection. Our results show that host body condition is a potentially important trait to include when studying wild populations as some of the relationships observed between parasite density and host behaviour were only revealed when body condition was taken into consideration.

## RESUME

Le rôle des parasites dans le maintien des différences inter-individuelles comportementales constantes (c.-à-d. la personnalité) donne lieu à de nombreux débats et recherches. Bien que les différences comportementales jouent sur l'exposition des individus au parasitisme, l'infection parasitaire peut modifier le comportement de l'hôte, favorisant la transmission du parasite. Une infection parasitaire peut compromettre les organes dont le fonctionnement est énergétiquement coûteux, comme le cerveau, et potentiellement impacter les performances cognitives de l'hôte. L'inclusion d'un proxy de santé tel que la condition corporelle a le potentiel de démêler les relations entre les parasites et les traits de l'hôte, surtout dans des populations naturellement infectées où la santé des individus varie. Dans cette étude, nous examinons les relations entre la condition corporelle, la personnalité (c.-à-d. l'exploration et la témérité), les capacités cognitives (apprentissage par stimuli aversifs) et la densité de parasites (parasites par cm) chez les crapets-soleil (*Lepomis gibbosus*) sauvages, naturellement infectés (Trematoda: *Apophallus sp.*, *Uvulifer sp.* et Cestoda: *Proteocephalus ambloplites*). L'exploration dans un test en espace ouvert (« open-field test » en anglais) était répétable, suggérant que ce trait reflète la personnalité. La témérité, mesurée avec un test du refuge, n'était pas répétable mais était corrélée à l'exploration. L'exploration a diminué avec l'augmentation de la densité de parasites et la diminution de la condition corporelle. La relation entre l'exploration et la densité de parasites a varié avec la condition corporelle suggérant que les parasites étudiés ont un effet indirect sur le comportement de l'hôte, en impactant sa physiologie. L'apprentissage a diminué avec l'augmentation de la densité de cestodes, ce qui pourrait résulter d'un compromis entre maintenir des capacités cognitives développées et le coût énergétique de l'infection. Nos résultats montrent que la condition

corporelle est un trait essentiel à prendre en compte lors de l'étude de populations naturelles afin de démêler les relations entre la densité de parasites et les comportements de l'hôte.

## INTRODUCTION

Since natural selection should erode inter-individual differences within populations over time, interest in understanding why behavioural differences emerge and persist in populations from a wide range of taxa continues to grow (Bergmüller 2010, Wolf and Weissing 2012). Increasing attention has been given to the role of ecological factors, such as parasitism and predation, in shaping variation in the behaviour of wild animals (Dubois et Binning 2021). Parasites consistently affect host fitness and can reduce reproductive success, metabolism, feeding rate, sociality, or migration (Poulin et Thomas 1999, Dobson et al. 2008, McElroy et De Buron 2014). As such, parasites are increasingly recognized for their important role in maintaining consistent inter-individual differences in host behaviour (i.e. personality) and cognition (i.e. all mechanisms enabling individuals to acquire, process, store and use information) in nature (Shettleworth and Hampton 1998, Kortet et al. 2010, Poulin 2013, Barber et al. 2017). Links between parasites and host personality were first suggested by Wilson et al. (1993), who found that the parasite loads of two trematode species covaried with exploration behaviour in wild pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). Specifically, sunfish caught in traps (i.e. expressing more exploratory behaviour) had more blackspot-causing trematodes (*Neascus* sp.), but fewer white grub parasites (*Posthodiplostomum minimum*) than those collected by seine net (i.e. a non-selective capture technique representing the average phenotype of the population) (Wilson et al. 1993). This pioneering work suggests that pumpkinseed sunfish vary in their individual behaviour, which may lead them to interact differently with their environment in ways that influence the acquisition of different parasites. Since then, many studies have examined the relationship between animal personality and

parasitism in various host/parasite systems (Weiss and Dubey 2009, Barber and Scharsack 2010). These early experiments raise questions as to the causal nature of this relationship: are exploratory fish more likely to encounter, and, thus, acquire parasites in their environment and/or; do fish become more exploratory upon infection due to direct manipulation by parasites or the indirect effects of parasites on host energetics? In many species of trematodes, including those studied by Wilson et al. (1993), fishes are the second intermediate host in the parasite lifecycle. Fish hosts have to be eaten by a piscivorous bird or mammal in order to complete the lifecycle (Hoffman and Putz 1965). Thus, changes in host behaviour that increase the probability of being predated will benefit the parasite. This could be the result of a side effect on physiology that induces bolder behaviors to compensate for the energetic cost of infection (Hutchings et al. 2003, Budischak et al. 2018) or direct parasite manipulation of host behaviour (Poulin 2010, Herbison et al. 2018). There are numerous studies, in a wide range of host taxa, interested in parasite manipulation of host behaviour to favour their own transmission (Lafferty and Morris 1996, Barber et al. 2000, Poulin 2010, Maure et al. 2011, Hughes 2013). Changes in host phenotype after infection can also be the result of adaptive host defenses such as sickness behaviors, to reduce parasite exposure or pathology; or parasite-induced host debilitation (Hart 1990, Poulin et al. 1994, Ashley et Wingfield 2011, Nadler et al. 2023). On the other hand, the alternate hypothesis (i.e. more exploratory individuals harbor more parasites as they encounter a greater diversity of habitats where they may be exposed to infection) has rarely been tested experimentally (Barber & Dingemanse, 2010, Bohn et al. 2017). Counterintuitively, one of the few experimental tests of this relationship found that less active tadpoles tended to have higher parasite loads (Koprivnikar et al. 2012). Clearly, more work is needed to disentangle and understand these complex relationships.

Furthermore, as parasites impose costs on their hosts, infection may compromise organs that require a lot of energy to function such as the brain. Indeed, studies on mice (Kavaliers et al. 1995, Hodkova et al. 2007), honeybees (Iqbal and Mueller 2007) and fish (Binning et al. 2018) have found that cognitive performances are negatively affected by experimental and/or natural parasite infection. Unlike animal personality, no study has yet examined the manipulation of the host's cognitive abilities to favour parasite transmission, such as altering host's ability to learn to avoid certain habitats or to suppress certain behaviours (Ducatez et al. 2020). That said, inter-individual variation in cognitive abilities can also potentially impact parasite load, as hosts can learn to avoid or counter parasites differently. Despite growing interest in this field, the majority of studies on cognition and parasite infection are biased towards laboratory populations of rodents and insects with few studies in wild populations across other taxonomic groups (Salena et al. 2021).

When studying wild populations of infected hosts, the inclusion of a fitness proxy such as body condition could help disentangle the relationship between personality and parasitism. Body condition represents the physical and physiological state of an individual and is often used as an indicator of its well-being or fitness (Bolger and Connolly 1989, Sanchez et al. 2018). Thus, pathologies associated with parasitism can be revealed when individuals are affected differently as a result of differences in their body condition (Alzaga et al. 2007, Klemme et al. 2020). For instance, dispersal in juvenile roe deer (*Capreolus capreolus*) generally decreases with both increasing parasite abundance and decreasing body mass (Debeffe et al. 2014). Similarly, the pace-of-life syndrome (POLS) hypothesis, suggest that populations experiencing different ecological conditions should differ in a suite of metabolic, hormonal, and immune traits that coevolve with different life-history strategies (Ricklefs et Wikelski 2002, Réale et al. 2010). It is suggested that consistent behavioral differences between individuals (i.e.

personality) also covaries with these traits (Réale et al. 2010). For instance, the presence of pathogen may lead to different host strategies for dealing with infection (i.e. resistance vs. tolerance) in physiological trade-offs (i.e. investment in growth and reproduction vs immune activation). These differences may be reflected through changes in host body condition and/or behaviour (Ricklefs et Wikelski 2002, Alzaga et al. 2007, Poulin 2010, Réale et al. 2010, McElroy and De Buron 2014). Furthermore, studies in birds and primates have linked measures of cognition with body condition as a fitness proxy (Huebner et al. 2018, Shaw 2017). Therefore, including a measure of body condition as an index of host health in wild populations may help reveal complex relationships among behaviour, cognition, and parasite density. If the relationship between parasite density and behaviour is independent of host body condition, the relationship might be the result of behavioral differences between individuals. On the other hand, if the relationship between parasite density and behaviour varies with host body condition, it could be suggested that the observed behaviour is an indirect effect of parasite infection on physiology (Ricklefs et Wikelski 2002, Réale et al. 2010).

Here, we explore relationships among parasite infection, host personality (i.e. exploration, boldness), cognitive abilities (i.e. aversive learning) and body condition in wild-caught pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) naturally infected with endoparasites (i.e. Trematoda: *Apophallus sp.* and Cestoda: *Proteocephalus ambloplites*). As per Wilson *et al.* (1993), we predict that fish with a higher parasite density (i.e. more parasites per cm of standard length) will be bolder (i.e. more exploratory and decreased latency to exit a shelter) as a result of increased energetic needs, and thus foraging behaviours during infection (Lemly and Esch 1984a). Furthermore, we predict that fish with more parasites should perform worse than less parasitized fish in an aversive learning task because of a trade-off between cognitive performance and an energetically costly infection (Barber et al. 2017, Binning et al. 2018).

Finally, because the relationships between behaviour, cognition and parasite density are likely dependent on host energetic reserves, we predict that these relationships will vary with host body condition. A decrease in body condition for highly parasitized individuals regulates the effect of parasites on host behaviour.

## METHODS

### **Animal collection and husbandry**

This study was conducted at the Station de Biologie des Laurentides (SBL, Québec; 45.98898°N, -74.00013°W) from the Université de Montréal between June and September 2019. A total of 64 pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) were collected with a seine net in Lake Cromwell (45.59231°N, -73.59565°W) in July and August. Only sunfish between 6 and 8 cm were kept (Mean mass:  $10.71 \pm 3.34$ g, mean standard length:  $69.62 \pm 7.03$ mm). Within an hour of capture, individuals were transported in aerated plastic buckets to the SBL laboratory facilities (apx. 350 m distance from collection site) and were treated in a hydrogen peroxide bath (2.5 ml of 3% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> per liter of freshwater) for 30 minutes to remove surface fungal and bacterial infections and ectoparasites. Fish were then transferred to a 600-L flow-through holding tank (215x60cm and 60 cm high) partitioned in three equal sections, with PVC tubes provided as shelters. Each section contained a group of 15 to 20 individuals. Water pumped directly from nearby Lake Croche (45.99003°N, -74.00567°W) was particle-filtered, oxygenated and UV-sterilized prior to entering the holding tank. Water temperature was maintained at 21°C; actual range: 19-21°C. Light followed a 16:8 light:dark photoregime. Temperature and oxygen concentration in the tank were monitored twice daily (OxyGuard, Handy Polaris, Farum, Denmark) and adjusted as needed. The tank was siphoned once a day to remove uneaten food and waste.

Twenty-four hours after capture, fish were measured (standard length in millimeters) and weighed (in grams). They were also uniquely marked with visible elastomer implant tags (VIE; Northwest Marine Technology) on the side of the dorsal fin with a three-colour code (combination of blue, red, green, pink and/or orange). Fish were left to acclimate in their holding tank for at least three days. Fish were fed to satiation twice a day with bloodworms and commercial cichlid pellets (Nutrafin Bug Bites). Fish were fasted for at least 12 hours prior to any behavioural experiments to reduce food rejection due to stress. Fish were euthanized following behavioural and cognitive tests with an overdose of eugenol and kept in a freezer at -18°C until dissection. During dissection, fish were re-measured, sexed if possible and inspected, externally and internally, for parasites encysted in muscle tissues and/ or present in the body cavity, internal organs, and digestive tract. Yellow grubs (*Clinostomum marginatum*) and bass tapeworms (*Proteocephalus ambloplites*) were extracted and counted. The number of blackspots on the body, fins, and gills, were counted only on the left side of each fish to avoid double-counting parasites. Previous work suggests that there is no significant difference in the number of blackspots found on the left versus the right side of the fish (Binning, Unpublished data).

### **Ethical note**

Fish were collected and cared for with approval from the Université de Montréal's animal care committee (Comité de déontologie de l'expérimentation sur les animaux; permit number 19-034) and the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (collection permit number 2019-05-17-1580-15-S-P).

### **Behavioural Experiments**

All behavioural trials were conducted between 9:30 and 12:00 am. Through all handling procedures, fish were manipulated in an individual plastic bag filled with water, to



minimize air exposure and stress. Plastic bags were covered with black adhesive to reduce external disturbances during the transport from the holding tank to the experimental apparatus. Experimental tanks were filled with the same water as the holding tanks, which were also maintained at 21°C. Water in experimental arenas was changed between each tested fish.

### *Personality Tests*

In order to assess personality traits, all individuals (n=64) performed two tests: an open field test and a shelter test, in tanks containing 25 liters of water (tank: 60 x 41 cm and 34 cm high, 10 cm of water). Tank sides were covered on the exterior with white adhesive to minimize external disturbances. All fish performed both tests in the same order, open field followed by the shelter test. Both tests were repeated twice, with at least a delay of 4 to 6 days between each test. All tests were filmed from above with a digital camera (GoPro Hero 4 Black).

During the shelter test, we measured the latency of an individual to emerge from a shelter after being chased (i.e. boldness). The shelter used was a 20cm long white PVC tube placed on the left side of the experimental tank before the fish was added. All fish were placed on the right side of the tank at the start of the trial and left undisturbed for 15 minutes of habituation. After 15 minutes, the fish was chased by a hand net until it entered the shelter (fish who entered the shelter; trial 1= 26/64; trial 2= 29/64) or for a maximum time of 10 seconds (fish who did not enter the shelter; trial 1= 38/64; trial 2= 35/64). Trials lasted a maximum of 300 seconds, even for fish who did not exit the shelter. The latency to emerge from the shelter was calculated by video playback using VLC media player. Videos were analyzed at random to reduce observer bias. Boldness was assessed by the latency to emerge completely from the shelter (i.e. time for the whole body including the tail to leave the

shelter). More than half of the fish tested (56%) did not use the PVC tube as a shelter, and instead stayed still in a corner of the tank after being chased. For the individuals that did not use the shelter, we instead used the latency to swim out of the 10x20 cm zone it occupied in the corner (similar size to the shelter) after being chased with the net as our measure of boldness.

The open field test was used to measure the percentage of surface explored in a novel environment by an individual in 10 minutes (i.e. exploration) (Réale et al. 2007, Gibelli et al. 2019). For this test, we used the first 10 minutes of the 15-minute habituation period used in the shelter test (see above). The percentage of tank surface explored by the fish in 10 minutes during the open field test was determined using a custom-made MATLAB tracking program.

#### **Learning task: Inhibitory avoidance learning**

With this task, we measured the individual's ability to associate a preferred environment with a threat and to subsequently avoid it (Blank et al. 2009). Trials were conducted in a tank similar to the tank used for the personality trials. However, the tank was divided widthwise into two zones: a white side (left) and a black side (right) (see Fig. A.1). Most fishes including sunfish, naturally swim towards the darkest part of the environment, because it is considered less threatening (Blank et al. 2009). The black side was thus considered the preferred side of the tank. The black side was covered with a black tinted Plexiglas cover, with two holes. The holes allowed two electromagnets controlled by the observer to drop in the tank. Two magnets were dropped simultaneously, to ensure that fish were startled upon release of the weight regardless of where they entered the zone. All tests were filmed from above with a digital camera (GoPro Hero 4 Black). Fish movement was visualized remotely through live feedback on a smartphone connected to the digital camera via the GoPro app (Version 6.1) to determine the moment of electromagnet release.

Trials proceeded as follows: subjects were acclimated for 3 minutes in a 500ml glass container placed on the white side of the tank. The fish was then gently released into the aquarium and time recording started. The magnets were dropped as soon as the subject had completely crossed (whole body including tail) to the black side. The trial was repeated three times per fish, with a 24-hour delay. The first trial was used as the learning phase. The two subsequent trials were the test phases. After the first trial, fish should learn that the black side represents a danger. A maximum of 180 seconds was given to allow the fish to enter the black side before the trial was stopped. Data was extracted by video playback using VLC media player. Latency (in seconds) to enter the black side on all trials was measured. Latency on the second trial was used in the analysis. Only one fish did not participate in the first trial (stayed in the white side for 180 seconds). For this fish, we used the latency on the third trial for the analysis as the second trial was used as the learning phase.

In the learning task, more anxious fish may cross to the black side quicker than less anxious fish, we therefore added a measure of anxiety to control for this behavioural difference among individuals (Maximino et al. 2010). Anxiety was measured as the time spent in a preferred environment (i.e. the black side) compared to a less preferred environment (i.e. the white side). The test was conducted before the inhibitory avoidance learning experiment and in a similar tank. Fish were placed on the white side of the tank and left undisturbed for 15 minutes. Data was extracted by video playback on VLC. Time spent in the black side was measured for the first 10 minutes, timer was paused when half the body of the subject was in the white side. Percentage of total time spent in the black side was used in the analysis.

### **Statistical analyses**

Statistical analyses were performed with R 4.0.2 (R Foundation for Statistical Computing 2019). Adjusted fish mass was calculated as the total fish mass minus parasite mass

(Lagrue and Poulin 2015). Parasite mass was determined by calculating the mean mass of 20 parasites of each species detected and then divided by 20 (repeated 5 times) to obtain an estimated mass for 1 parasite (yellow grub (*Clinostomum marginatum*):  $0.007\text{g} \pm 0.003$ ; bass tapeworm (*Proteocephalus ambloplites*), adult:  $0.003\text{g} \pm 0.001$ , larval form:  $0.0008\text{g} \pm 0.0003$ ). The mass of trematodes causing blackspots (i.e. *Apophallus sp.* or *Uvulifer sp.*) was too small to be subtracted from the fish total mass ( $10^{-7}\text{g}$ ). Because of a freezer malfunction, 20 fish were accidentally defrosted and decomposed before internal parasites could be counted, reducing the final sample to 44 fish.

Fish body condition was calculated as the Fulton index (K) using the adjusted fish mass (mass/standard length<sup>3</sup> in cm) (Jakob 1996). Mean ( $\pm$  SEM) body condition was  $3.09 \pm 0.36$ . The number of blackspot-causing trematodes was not correlated with the number of other parasites found in the fish's body cavity, muscle tissues or digestive tract ( $n=44$ ,  $df=42$ ,  $r=0.11$ ,  $p=0.49$ ). Thus, parasite density (n/cm) was calculated by the number of parasites divided by standard fish length, for blackspot trematodes and internal parasites (including bass tapeworm and yellow grub) separately.

Pearson's correlations were calculated for pairwise combinations of body condition, internal parasite density and blackspot density. As body condition was positively correlated with blackspot density ( $n=44$ ,  $df=42$ ,  $r=0.32$ ,  $p=0.002^{**}$ ), we calculated the variance inflation factor (VIF, vif function from the *car* R package) of these two variables to determine if it was appropriate to keep both as predictors in our linear models (Fox and Weisberg 2019). As the VIF was minimal (vif=1.01), we included both body condition and blackspot density in all models. No significant correlation was found between body condition and internal parasite density ( $n=44$ ,  $df=42$ ,  $r=0.13$ ,  $p=0.21$ ).

We tested for repeatability between trials in the measures of exploration and boldness with the *rptR* R package (Stoffel et al. 2017). Pearson's correlations were calculated between all behavioural and cognition traits (exploration, boldness, avoidance learning and anxiety). All variables were z-standardized prior to analysis. To quantify the effect of parasite density on exploration (response variable), we used linear mixed models with the *lme4* R package (Bates et al. 2015). Fish body condition, blackspot density, internal parasite density and trial number were included as fixed effects with fish identity included as a random effect. Percentage of surface explored was Arcsin transformed in order to meet model assumptions. Body condition and both parasite densities were z-standardized (i.e. z-scored). We used a model selection procedure based on the Akaike's Information Criterion (AICc) from the *AICcmodavg* R package (Mazerolle 2013). We tested for potential three-way interactions among body condition, blackspot, and internal parasite density and also for two-way interactions between those same variables (body condition: blackspot density; body condition: internal parasite; blackspot density: internal parasite density).

Data from the shelter test was highly right skewed as 40 subjects out of 65 did not emerge from their shelter during the 5-minute trial (including 11 subjects that did not emerge in both trials). To quantify the effect of parasite density on latency to emerge from a shelter, we used a generalized linear mixed model (GLMM) with a binomial error distribution (1: emerged from shelter; 0: did not emerge from shelter). Fish body condition, blackspot density, internal parasites density and trial number were included as fixed effects with fish identity included as a random effect. We used a model selection procedure based on the Akaike's Information Criterion (AICc) from the *AICcmodavg* R package. We tested for potential two-way interactions among body condition, blackspot and internal parasite density.

To quantify the effect of parasite density on fish learning ability, we used a generalized linear model (GLM) with a quasipoisson error distribution from the *lme4* R package. Body condition, blackspot density, internal parasite density and anxiety were included as fixed effects. Latency to enter the black compartment on the second trial was log-transformed to meet model assumptions and to avoid overdispersion (dispersion parameter  $\phi$  should be included between 1 and 15). Body condition and anxiety were z-standardized and both parasite densities were log transformed, to improve model diagnostics but it did not change the results. For simplicity, we did not test for two-way interactions between variables.

## RESULTS

### Blackspots and internal parasites

Besides blackspot-causing trematodes, the two most abundant species of parasite observed in our fish samples were the yellow grub (Trematoda: *Clinostomum marginatum* (Rudolphi, 1819); prevalence=14%, max-min: 0 – 4; median=0), encysted in muscle tissues, and the bass tapeworm (Cestoda: *Proteocephalus ambloplites* (Leidy, 1887), adult and larval forms; prevalence=100%, max-min: 1 – 227; median=22) found in the liver, stomach, and digestive tract. One fish had an unidentified nematode species (roundworm) in its digestive tract. The genus of trematode causing blackspots was *Apophallus* sp. (Binning, Lanthier, Unpublished data), with *Uvulifer* sp, also present. The number of blackspots on the fish's left side ranged from 0 to 270 (prevalence=98%, median=75). There was no significant correlation between blackspot density and internal parasite density in our fish (n=44, df=42, r=0.11, p=0.49). Body condition was positively correlated with blackspot density (n=44, df=42, r=0.32, p=0.002) but not with internal parasite density (n=44, df=42, r=0.13, p=0.21)

## Personality tests

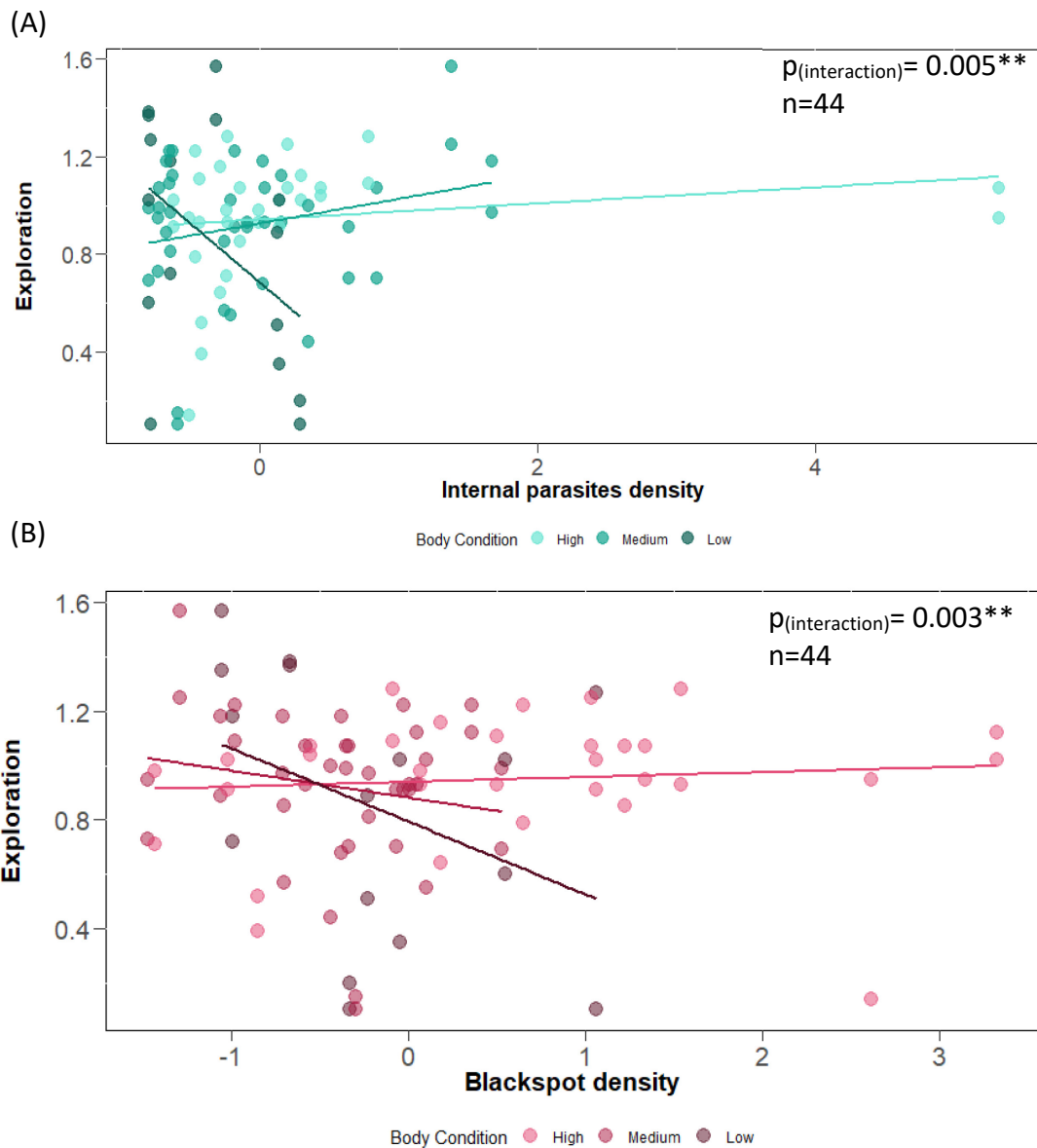
The percentage of the tank area explored by a fish (i.e. exploration) was repeatable between trials ( $n=64$ ,  $r=0.4$ ,  $p=0.004^{**}$ ). However, emergence from the shelter (i.e. boldness) was not repeatable between trials ( $n=64$ ,  $r=0.07$ ,  $p=0.29$  for binomial data). There was a significant negative correlation between exploration and boldness scores ( $n=64$ ,  $r=-0.31$ ,  $p=0.01^*$ ): fish that explored more also emerged faster from the shelter following a net chase. There were no other significant correlations between tasks (see Table A.I for more details).

### *Shelter Test*

A significant negative relationship was found between blackspot density and emergence from a shelter (GLMM:  $n=44$ ,  $df=40$ ,  $F=3.5$ ,  $adj-R^2=0.13$ ,  $p=0.05^*$ , Fig.2.1) (See Fig A.IV and Table A.II): fish with more black spots were less likely to emerge following a chase.

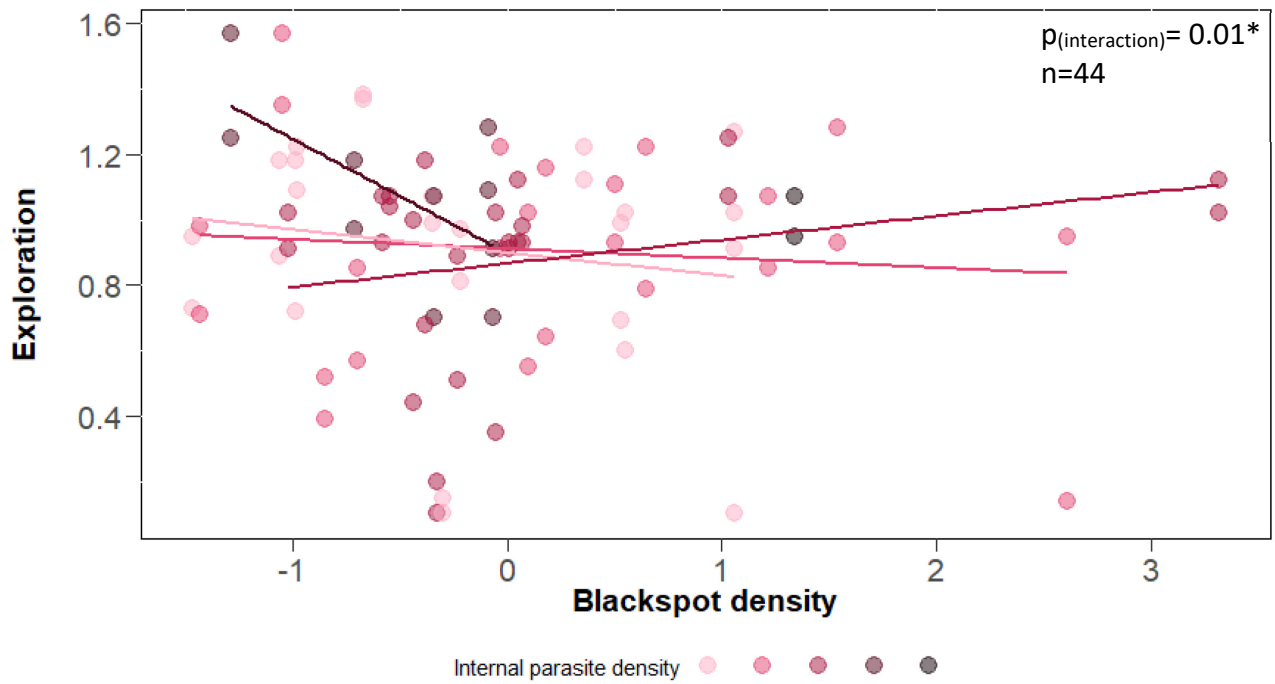
### *Open field Test*

There was a significant interaction between fish body condition and internal parasite density for exploration (LMM:  $n=44$ ,  $df=37$ ,  $F=8.9$ ,  $p=0.005^{**}$ , Fig 2.1.A): fish in relatively better condition explored more when internal parasite density increased whereas fish in lower body condition explored less as parasite density increased. A significant interaction between body condition and blackspot density (LMM:  $n=44$ ,  $df=37$ ,  $F=9.8$ ,  $p=0.003^{**}$ , Fig. 2.1.B) was also found: exploration decreased when blackspot density increased for fish with relatively lower body conditions. Finally, a significant interaction between blackspot density and internal parasite density (LMM,  $n=44$ ,  $df=37$ ,  $F=7.2$ ,  $p=0.01^*$ , Fig. 2.2) was found. For fish with relatively low internal parasite density (0.27 to 3.64 parasites per cm) exploration did not change with blackspot density. For fish with 3.86 to 6.54 parasites per cm, exploration increased with increasing blackspot density. Finally, for fish with over 7.57 parasites per cm, exploration was very high but decreased rapidly with the increase of blackspot density.



**Figure 2.1. Interaction between fish body condition, exploration and internal parasite density (A) or blackspot density (B).** Internal parasite density and blackspot density were z-standardized. Fish were separated in 3 groups according to their body condition for visualization purposes. However, the linear model included internal parasite, blackspot density and body condition as continuous variables.

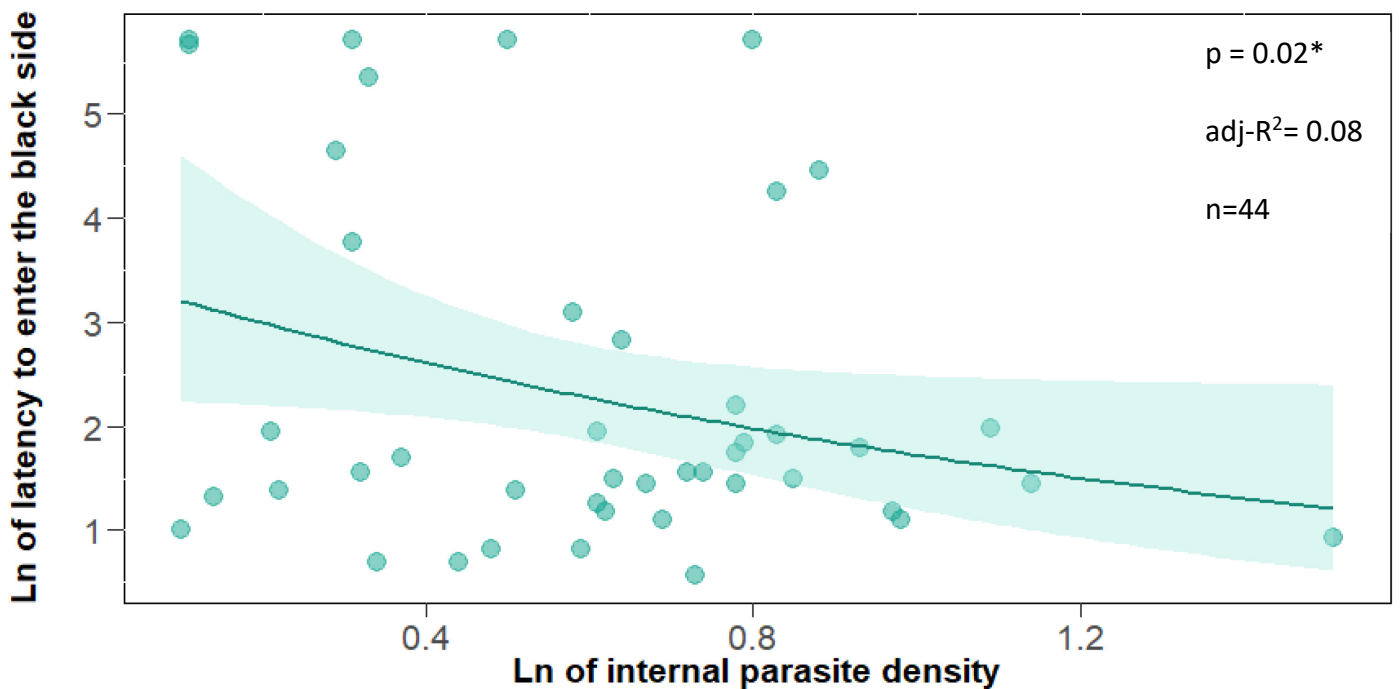




**Figure 2.2 Interaction between exploration, blackspot density and internal parasite density.** Blackspot density is z-standardized. Subjects have been separated into 5 groups depending on the internal parasite density for visualization purposes. However, the linear model was run with blackspot density and internal parasite density as continuous variables.

### Inhibitory avoidance learning

We found a significant negative relationship between latency to enter the black side of the tank and internal parasite density (GLM:  $n=44$ ,  $df=39$ ,  $adj-R^2 = 0.08$ ,  $p=0.02^*$ , Fig 2.3): fish with more parasites performed worse in the avoidance learning task. There was also a significant negative relationship between latency to enter the black side and anxiety (GLM:  $n=44$ ,  $df=39$ ,  $p=0.04^*$ ,  $adj-R^2 = 0.08$ ). The interaction between internal parasite density and anxiety was non-significant (GLM:  $n=44$ ,  $df=38$ ,  $p= 0.43$ , see Table A.IV).



**Figure 2.3.** Effect of internal parasite density on the latency to enter the black side on the second trial of the inhibitory avoidance learning task. A generalized mixed model with a quasipoisson distribution was used. Latency to enter the black side and internal parasite density are log-transformed.

## DISCUSSION

Fish collected and used in this study were highly parasitized by two main species: *Apophallus sp.*, a trematode causing blackspot disease, and the bass tapeworm *Proteocephalus ambloplites*, a cestode found in the abdominal cavity and digestive tract of fish (referred to here as internal parasite) (Lemly and Esch, 1984a, Wilson et al. 1993). No correlation was found between blackspot density and internal parasite density, suggesting that these infections are likely acquired independently from one another.

### **Personality and Parasitism**

As per the findings of Wilson *et al.* (1993), we predicted that more parasitized fish should express bolder behaviours. Contrary to our prediction, fish with more blackspots were less likely to exit the shelter than less parasitized fish. However, we cannot draw many conclusions from these results, as latency to emerge from the shelter was not repeatable across trials and as such, does not accurately represent a personality trait like boldness, even though it was significantly correlated with exploration. Therefore, a more accurate measure of boldness that is repeatable across time and contexts is needed to further explore this behavioural trait in the context of parasitism in this system. A test that does not involve inducing acute stress prior to the test could be more adapted for to measure boldness in the pumpkinseed sunfish.

By contrast, exploration was repeatable among individuals, and we found that sunfish explored less when parasite density increased, for both blackspot-causing trematodes and internal parasites, and body condition decreased. As per Wilson *et al.* (1993), we expected a positive relationship between parasite density and exploration behaviour as both cestodes and trematodes have complex life cycles and would benefit from host behaviours that increase the likelihood of predation from definitive hosts, such as an increase in foraging

behaviours to counter the energetical cost of infection (Hutchings et al. 2003, Budischak et al. 2018). Endoparasites can increase host energetic costs through increasing standard metabolic rate and aerobic scope (McElroy and De Buron 2014, Binning et al. 2017, Guitard et al. 2022). As such, host fish may reduce their exploration, especially when they are in low body condition, because this behaviour is costly to sustain.

Few studies have tested the effects of blackspot trematodes on host fish physiology making it difficult to infer the energetic costs of these parasites to hosts. Once formed, blackspot cysts are metabolically inactive (Lemly and Esch 1984a). Thus, fish hosts likely only experience the cost of mounting an immune response during the encystment of the cercariae (Hoffman and Putz 1965). A recent study that also used infected sunfish from Lake Cromwell found no relationship between blackspot density and host metabolic rate or responsiveness to an aerial attack (Guitard et al. 2022). Yet, previous studies on blackspot disease found reduced overwinter survival in juvenile sunfish with more than 50 cysts, suggesting that these parasites do exact an energetic cost on their hosts (Lemly and Esch 1984a). The relationship between blackspot density and exploration found in this study could thus result from a sickness behaviour or host debilitation. Furthermore, blackspots are encysted in muscle fibers and in dense clusters at the base of fins, almost making them rigid, travel cost could be higher for more infected individuals (Hoffman 1999, Lane et Morris 2000). This hypothesis remains to be tested.

Bass tapeworms are acquired by sunfish hosts when they ingest infected copepods (first intermediate host) (Meyer 1954, Hoffman 1999). Once in the fish's body cavity, they directly feed on the liver, gonads and digestive system. In highly parasitized fish, like the ones found in this study, organ function can be deteriorated to the point of hepatic necrosis and sterility (Meyer 1954, McDaniel and Bailey 1974, Gilliland and Muzzall 2004, Guitard et al.

2022); hosts may respond to this pathological effect of infection by exploring less. However, little is known about the exact impact of this parasite on fish host physiology or behaviour. Guitard *et al.* (2022) showed that higher cestode density was related to lower standard and maximum metabolic rates and decreased responsiveness to a stimulated aerial attack in pumpkinseed sunfish. To our knowledge, this study is the first to characterize the relationship between bass tapeworm infection and host behaviour or cognition: this is surprising given that the bass tapeworm is widespread across North America and is a well-known parasite in both recreational and commercial fisheries (Hoffman 1999). That such a common and widespread parasite with seemingly important effects on host physiology and behaviour has been so under studied underscores just how little we understand about the role of parasites in natural host populations.

Thus, the parasite infections observed in this study seemed to be linked to a decrease in host exploration, likely the result of host debilitation or sickness behaviour (i.e. an adaptative behavior by the host to reduce the cost of infection). Even though, telling which is more likely can be difficult but the damage seen in the liver due to cestode infection suggests that this decreased exploration is not adaptative to the host. (Hart 1990, Poulin *et al.* 1994, Ashley *et al.* Wingfield 2011, Nadler *et al.* 2023).

### **Personality and Body Condition**

The significant interaction among body condition, parasite density and pumpkinseed sunfish behaviour shows the importance of including a measure of overall animal health when studying performance in wild populations. Individuals from a given population likely vary in the extent to which they are impacted by parasitic infection because of body condition differences, as suggested by the lack of an overall correlation between body condition and parasite density, even though cestode infection leads to a clear pathology in hosts (i.e. hepatic

necrosis) (Guitard et al. 2022). Rather than parasite infection being generally related to decreased host body condition, some of the interesting patterns between infection and the behaviour studied were only revealed when this variable was considered in the models (Sanchez et al. 2018). The relationship between exploration and parasite density varied with host body condition, making it less likely that personality traits themselves cause individuals to acquire more infections (Poulin 2013). Exploration decreased with increasing parasite density and decreasing body condition, which would be predicted if parasite infection causes changes in host physiology. These results also align with the pace-of-life syndrome (POLS) hypothesis. A slower pace-of-life is characterized by a low metabolism, high immune response, low growth rate and low body condition, and is linked to slower behaviours like less exploration (Ricklefs et Wikelski 2002, Réale et al. 2010). Experimental infections are needed for a more in-depth look at the interactions among body condition, parasite density and behaviour. Quantifying pathological effects following parasitism such as the stages of development of hepatic necrosis of infected fish could also provide more information on the nature of the causal relationship between infection with bass tapeworm and changes to host behaviour.

### **Inhibitory Avoidance learning**

As predicted, fish with more internal parasites performed worse in the avoidance-learning task than less infected fish. From an ecological point of view, inhibitory avoidance learning is a relevant task in regard to parasitism, as these parasites would benefit from the impairment of the host's ability to avoid predator attacks. Indeed, fish with more parasites did not learn to avoid an area (i.e. the white side of the tank) susceptible to aerial predatory attacks. This supports results from one of the only other studies experimentally exploring the relationship between cognitive performance and parasite infection in fishes (Barber et al.

2017). Performance in a visual discrimination task was lower in Ambon damselfish (*Pomacentrus amboinensis*) infected both experimentally and naturally with ectoparasitic gnathiids (Crustacea: Isopoda) and decreased with increasing endoparasite load (Binning et al 2018). Since we did not perform an experimental infection, we cannot establish causality in our system. However, our results are consistent with a trade-off between cognitive functions and the energetical cost of long-term infection (Schleich et al. 2015, Barber et al. 2017). This trade-off has been experimentally tested with guppies (*Poecilia reticulata*), where selection for large brain size reduces innate immune responses (Kotrschal et al. 2016). In our study, it is possible that fish with more parasites must invest more energy into maintaining their immune system to fight infection and less in their cognitive functions (Barber et al. 2017). Further research should explore the host ability to learn or detect and/or avoid the presence of parasite such as refraining from consuming a certain food source (infected copepods) or avoiding a certain habitat to reduce exposure to parasites (Klemme and Karvonen 2016).

### **Other considerations**

The use of seine nets as a sampling method allowed random selection of behavioural phenotypes from the wild (Wilson et al. 1993), including some weaker individuals: we experienced a relatively high mortality rate (26 fish) during the habituation period in the lab prior to testing. Thus, only relatively healthy fish were used in our experiments. This is a common phenomenon which presents a challenge to estimating the true costs of parasite infection in wild-caught individuals. Accordingly, only a few fish tested had extremely high parasite densities (one subject with 227 bass tapeworms). Clearly infections can reach these levels in the wild. Thus, our results likely underestimate the true costs and behavioural changes induced by these parasite infections since severely affected individuals likely die prematurely in nature (Lemly and Esch 1984a).

In nature, most hosts are infected with multiple parasite species at a time (Poulin 2007, Rigaud et al. 2010). For example, sunfish used in this study were all naturally parasitized with three or more species (*Proteocephalus ambloplites*, *Apophallus sp.*, and in much lower numbers, *Uvulifer sp.*, *Clinostomum marginatum* and/or an unidentified nematode). This can lead to conflict between parasites with different life history strategies and/or developmental stages. Conflict between trophically transmitted parasites usually occurs when at least one of the two species is manipulative (Cezilly et al. 2014). For example, a study on copepods infected experimentally with a nematode (*Camallanus lacustris*) and a cestode (*Schistocephalus solidus*) showed that one parasite can reduce or sabotage host manipulation by another parasite from a different species (Hafer and Milinski 2016). Similarly, amphipods naturally infected with a manipulative trematode (*Microphallus papillorobustus*) do not show a strong behavioural alteration when they were also infected with a non-manipulative nematode (*Gammarinema gammari*), suggesting that the nematode potentially decreases manipulation by the trematode (Thomas et al. 2002). *Apophallus sp.* and *P. ambloplites* are both trophically transmitted parasites with different final hosts species. *Apophallus sp.* reproduces in terrestrial animals that feed on infected fish. Conversely, *P. ambloplites* reproduces in the gut of piscivorous fish like the small-mouth bass (*Micropterus dolomieu*) (McDaniel and Bailey 1974). Consequently, these two parasites benefit from increased host susceptibility to different predators, which may lead them to indirectly alter different aspects of host behaviour. For instance, interactions between *P. ambloplites* and *Apophallus sp.* could alter the preferred position of the fish hosts in the water column. Even though blackpots caused by *Apophallus sp.* are more numerous on hosts, *P. ambloplites* are greater in terms of their biomass and have a clear physiological impact on sunfish (Poulin 2013, Guitard et al. 2022).



Further research is crucial to disentangle the relationship between this co-infection and host behaviour.

## **Conclusion**

Controlled infection experiments in the laboratory are critical for establishing the direction of causality in relationships among parasites, personality, and cognitive traits. However, recreating natural conditions in a laboratory setting is often impossible, hampering ecological inferences. Thus, studies on wild populations may provide more realistic insights into the magnitude and consequences of individual variation in cognitive and personality traits across an infection gradient. We found that the relationship between parasite density and host personality varies with body condition in wild pumpkinseed sunfish. Body condition is an important measure of overall health that should be considered while studying wild populations as it has the potential to reveal otherwise hidden patterns. We suggest that the relationship among host personality, cognition and bass tapeworm density in sunfish is explained by an effect of parasite on the physiology and metabolism of the host. Experimental parasite removal or infection are now needed to further assess the links between behaviour and parasitism in this system. Our study adds to a growing body of literature showing the important role of parasites as a driver of interindividual differences in behaviour within host populations.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

We thank the staff of the Station de biologie des Laurentides (SBL) from the l'Université de Montréal, Gabriel Lanthier; Isabel Lanthier, Joëlle Guitard and Jérémy de Bonville for field assistance and logistic support; Alexandra Kack, Xue Han Qu, Kaitlin Gallagher, Isabel Lanthier and Sean Locke for parasite identification; Jacques Brodeur and Nadia Aubin-Horth for their

insightful comments and advice; Julie Gibelli and Bruno André for developing the MATLAB tracking program, and Renata Mazzei for helpful comments on statistical analyses. Funding for this project was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Canada Research Chair Program. VT and SAB are part of the FRQNT Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL) strategic research network.

## Chapitre 3- Conclusion Générale

L'objectif principal de cette étude était d'examiner les relations entre la densité de parasites, la personnalité, les capacités cognitives et la condition corporelle de crapets-soleil infectés naturellement par des endoparasites. Puisque les crapets-soleil utilisés dans cette étude étaient parasités par plusieurs endoparasites à cycle de vie complexe, nous avons émis l'hypothèse que les individus plus infectés exprimeraient des comportements plus téméraires et explorateurs, favorisant la transmission du parasite vers l'hôte final, mais exécuteraient moins bien une tâche d'apprentissage (Wilson et al. 1993).

Contrairement à nos prédictions, nous avons trouvé que l'exploration diminuait avec une augmentation de la densité parasitaire et une diminution de la condition corporelle. Cette relation a été trouvée autant pour les parasites internes que pour la maladie des points noirs. La relation entre le comportement explorateur et la densité de parasite variait selon de la condition corporelle de l'hôte, ce qui suggère que les parasites affecteraient indirectement le comportement en impactant la physiologie de l'hôte. Étant donné qu'il n'y a pas de relation directe entre l'exploration et la densité de parasites, il est peu probable que ce trait de personnalité affecte la susceptibilité des individus face à l'infection par ces parasites (Poulin 2013). Ainsi, ces résultats montrent l'importance de prendre en compte la présence de parasites ainsi qu'un proxy de santé des individus lors de l'étude de la performance de populations naturelles. Bien sûr, une infection expérimentale reste essentielle pour mieux comprendre les interactions entre l'exploration, la condition corporelle et la densité de parasites chez le crapet-soleil.

D'autre part, la mesure de témérité utilisée dans cette étude n'étant pas répétable, nous ne pouvons pas tirer plus de conclusions à ce sujet. Le test utilisé n'était pas adapté à l'espèce. En effet, très peu d'individus ont utilisé le tube de PVC fournit comme refuge et

beaucoup d'individus sont restés figés pendant les 5 minutes allouées au test. Il est possible que le tube de PVC utilisé comme refuge n'était pas assez grand et/ou qu'un tube de couleur plus sombre aurait mieux fonctionné. Préalablement, nous avons aussi essayé d'évaluer la témérité des crapets-soleil avec un test du nouvel objet, mais les individus ne montraient aucun intérêt envers l'objet fourni dans l'arène. De plus, les mesures de témérité sur des crapets-soleil trouvées dans la littérature ont surtout été menées sur le terrain (Wilson et al. 1993, Coleman and Wilson 1998). Une expérience avec des crapets arlequin (*Lepomis macrochirus*) a utilisé une méthode très similaire à la nôtre pour mesurer la témérité (Binder et al. 2016), sans chasser l'individu préalablement mais en plaçant plutôt l'individu directement dans le refuge et en mesurant le temps d'émergence. Nous avons observé que le crapet-soleil semble être une espèce très curieuse dans son habitat naturel, il est aussi très social et donc très stressé lorsqu'isolé de ces conspécifiques (Wilson et al 1993). Ainsi, tester cette espèce en isolation dans un laboratoire n'est peut-être pas une bonne méthode pour évaluer les traits de personnalité comme la témérité. Il est essentiel de trouver une mesure répétable de témérité pour cette espèce de poisson avant de pouvoir étudier le lien avec la densité de parasites.

Comme prédit, les individus avec plus de parasites internes exécutaient moins bien la tâche d'apprentissage par stimuli aversifs. Cette relation va dans le même sens qu'une des seules études examinant les capacités cognitives de poissons infectés (Barber et al. 2017, Binning et al. 2018). Cette relation peut être expliquée par un compromis entre le maintien de bonnes capacités cognitives et le coût énergétique de l'infection de cestodes sur le long terme (Barber et al. 2017, Guitard et al. 2022). Ainsi, il serait intéressant d'examiner la réponse immunitaire face à l'infection pour déterminer le lien de causalité entre l'infection parasitaire et les capacités cognitives observées.

Ensuite, la limite de temps disponible n'a pas permis de faire une expérience d'apprentissage associatif, qui peut se dérouler sur plusieurs mois. L'utilisation de l'apprentissage par stimuli aversifs (« inhibitory avoidance learning ») a permis d'évaluer plus rapidement les capacités cognitives des individus (Faganello et Mattioli 2007, Blank et al. 2009, Manuel et al. 2014). Cependant, l'apprentissage associatif permettrait d'obtenir une idée plus précise des capacités d'apprentissage du crapet-soleil. Plus d'expériences devraient être effectuées pour obtenir une connaissance plus complète de la relation entre les capacités cognitives, la personnalité des crapets-soleil et l'infection par *P. ambloplites*.

### **Perspectives d'Études**

Étant donné que les cercaires causant la maladie des points noirs s'enkystent dans les fibres musculaires et en amas très denses à la base des nageoires (Hoffman 1999, Lane et Morris 2000), le coût pour se déplacer pourrait être plus élevé pour les individus plus parasités. Examiner la performance locomotrice à travers un gradient d'infection similaire permettrait de déterminer si la diminution du comportement explorateur observée chez les poissons très infectés est due à l'augmentation du coût de déplacement et/ou des performances de nages.

Puisqu'il affecte directement le foie de l'hôte, *Proteocephallus ambloplites* semble poser un coût physiologique clair (Joy et Madan 1989). Quantifier cette pathologie en évaluant par exemple l'avancée de la nécrose du foie des poissons infectés, pourrait fournir plus d'informations quant à la relation trouvée entre l'exploration, la condition corporelle et la densité de ce parasite. L'effet sur l'appareil reproducteur de l'hôte pourrait aussi être examiné, ce qui n'a pas été fait dans cette étude. En effet, de nombreuses études mentionnent que *P. ambloplites* peut endommager les gonades de l'hôte (McDaniel et Bailey 1974, Gilliland et Muzzall 2004). Une infection par *P. ambloplites* peut rendre l'hôte stérile en

endommageant les gonades dans le cas d'un adulte ou affecter le développement des gonades chez les individus juvéniles ou subadultes.

### **Maintient en Captivité et Infection Expérimentale**

Nous avons fait face à un très haut taux de mortalité suite à la capture de poissons dans le lac Cromwell. De nombreux crapets-soleil n'ont pas survécu au transport vers le laboratoire ainsi qu'au traitement au peroxyde ou l'implantation des élastomères. Les individus utilisés dans cette étude ont donc été non-intentionnellement présélectionnés et étaient probablement en assez bonne condition pour survivre à l'acclimatation aux conditions de laboratoire. Des captures plus récentes de crapets-soleils dans le Lac Cromwell ont été plus fructueuses grâce à un traitement antibactérien plus adapté (bleu de méthylène) et un meilleur protocole d'acclimatation afin de conserver le maximum d'individus, incluant les poissons les plus sensibles.

Au départ, ce projet était consacré en majeure partie à effectuer une infection en laboratoire. Nous avons récolté 52 crapets-soleil provenant du lac Triton à la station biologique des Laurentides où la maladie des points noirs est absente, en vue de les infecter expérimentalement. Après avoir effectué exactement les mêmes tests comportementaux décrits dans la méthode, les individus ont été laissés en présence d'escargots infectés pendant une période de 21 jours, en attente du développement des kystes. Les individus ont été testés de nouveaux. Après dissection, nous n'avons observé aucun point noir sur les individus. Cet échec d'infection peut être expliqué par plusieurs facteurs. Premièrement, le niveau de l'eau dans les lacs de la station était très élevé pendant l'été 2019, diluant la population d'escargots aquatiques, généralement plus abondantes. Sur une période de trois mois de recherche, seule une cinquantaine d'individus furent capturés dont un quart libéraient des cercaires. Si peu d'escargots infectés n'est probablement pas suffisant pour parasiter 50 poissons à la fois. Dans

leur infection expérimentale, Lemly et Esch (1984a) ont obtenu une bonne infection en hébergeant des crapets arlequins (*Lepomis macrochirus*) individuellement avec cinq escargots parasités. Deuxièmement, la température de l'eau dans les bassins d'infection était peut-être trop faible. L'émergence des cercaires hors des escargots est fortement influencée par la température, une température trop faible ou trop élevée pouvant avoir un effet inhibiteur sur l'émergence. L'émergence des cercaires peut aussi être provoquée par une forte intensité lumineuse soudaine, et de meilleurs résultats peuvent être obtenus en gardant les escargots dans la pénombre au préalable (Smyth et Halton 1983). De futures tentatives d'infection vont être menées, étant donné qu'une infection en laboratoire concluante permettrait d'étudier le coût direct induit par l'enkystement des cercaires et l'effet immédiat sur la personnalité et le métabolisme. Cependant, une infection en laboratoire ne permet pas d'étudier l'effet sur le long terme et d'obtenir de très haut taux d'infection comme trouvés en nature, les points noirs étant accumulés tout au long de la vie des individus, il reste pertinent d'étudier l'effet de l'infection le long d'un gradient naturel de densité de parasites.

Le parasitisme est un sujet complexe à étudier car il agit sur plusieurs dimensions d'un individu (métabolisme, système immunitaire et comportement) (Poulin 2007). Plus de recherche est essentielle pour mieux comprendre ces relations de causalité et mieux cerner le rôle écologique des parasites.

## Références Bibliographiques

- Abbot, P., et L. M. Dill. 2001. Sexually transmitted parasites and sexual selection in the milkweed leaf beetle, *Labidomera clivicollis*. *Oikos*. **92**:91-100.
- Alzaga, V., J. Vicente, D. Villanua, P. Acevedo, F. Casas, et C. Gortazar. 2007. Body condition and parasite intensity correlates with escape capacity in Iberian hares (*Lepus granatensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **62**:769-775.
- Amin, O. M. 1990. Cestoda from lake fishes in wisconsin - the ecology and pathology of *Proteocephalus-ambloplitis* plerocercoids in their fish intermediate hosts. *Journal of the Helminthological Society of Washington*. **57**:113-119.
- Ashley, N. T., J. C. Wingfield, G. E. Demas et R. J. Nelson. 2011. Sickness behavior in vertebrates. *Ecoimmunology, Oxford University Press*. **296**:45-91.
- Barber, I., et N. J. Dingemanse. 2010. Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **365**:4077-4088.
- Barber, I., D. Hoare, and J. Krause. 2000. Effects of parasites on fish behaviour: A review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. **10**:131-165.
- Barber, I., A. B. Mora, E. M. Payne, K. L. Weinersmith, et A. Sih. 2017. Parasitism, personality and cognition in fish. *Behavioural Processes*. **141**:205-219.
- Barber, I., et J. P. Scharsack. 2010. The three-spined stickleback - *Schistocephalus solidus* system: An experimental model for investigating host-parasite interactions in fish. *Parasitology*. **137**:411-424.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, et S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*. **67**:1-48.
- Bell, A. M., et A. Sih. 2007. Exposure to predation generates personality in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*. **10**:828-834.
- Bergmüller, R. 2010. Animal personality and behavioural syndromes. *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. 587-621.
- Binder, T. R., A. D. M. Wilson, S. M. Wilson, C. D. Suski, J. G. J. Godin, et S. J. Cooke. 2016. Is there a pace-of-life syndrome linking boldness and metabolic capacity for locomotion in bluegill sunfish? *Animal Behaviour*. **121**:175-183.
- Binning, S. A., D. G. Roche, A. S. Grutter, S. Colosio, D. Sun, J. Miest, and R. Bshary. 2018. Cleaner wrasse indirectly affect the cognitive performance of a damselfish through ectoparasite removal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **285**.
- Binning, S. A., A. K. Shaw, et D. G. Roche. 2017. Parasites and Host Performance: Incorporating Infection into our understanding of animal movement. *Integrative and Comparative Biology*. **57**:267-280.
- Biro, P. A., et J. A. Stamps. 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology & Evolution*. **25**:653-659.
- Blank, M., L. D. Guerim, R. F. Cordeiro, et M. R. M. Vianna. 2009. A one-trial inhibitory avoidance task to zebrafish : Rapid acquisition of an NMDA-dependent long-term memory. *Neurobiology of Learning and Memory*. **92**:529-534.
- Bolger, T., et P. L. Connolly. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology*. **34**:171-182.
- Boon, A. K., D. Reale, et S. Boutin. 2008. Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. *Oikos*. **117**:1321-1328.
- Bohn, S. J., Q. M. Webber, K. R. Florko, K. R. Paslawski, A. M. Peterson, J. E. Piche, et C. K. Willis. 2017. Personality predicts ectoparasite abundance in an asocial sciurid. *Ethology*. **123**:761-771.
- Bousquet, C. A. H., O. Petit, M. Arrivé, J.-P. Robin, et C. Sueur. 2015. Personality tests predict responses to a spatial-learning task in mallards, *Anas platyrhynchos*. *Animal Behaviour*. **110**:145-154.



- Boyer, N., D. Réale, J. Marmet, B. Pisanu, et J. L. Chapuis. 2010. Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *Journal of Animal Ecology*. **79**:538-547.
- Brown, C., et A.-L. Bibost. 2014. Laterality is linked to personality in the black-lined rainbowfish, *Melanotaenia nigrans*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **68**:999-1005.
- Brown, C., K. N. Laland, et J. Krause. 2011. *Fish Cognition and Behaviour*. John Wiley & Sons. **21**:1-8.
- Budischak, S. A., C. B. Hansen, Q. Caudron, R. Garnier, T. R. Kartzinel, I. Pelczer, ... et A. L. Graham. 2018. Feeding immunity: physiological and behavioral responses to infection and resource limitation. *Frontiers in Immunology*. **8**:1914.
- Cairns, M. A., J. L. Ebersole, J. P. Baker, P. J. Wigington, H. R. Lavigne, et S. M. Davis. 2005. Influence of summer stream temperatures on black spot infestation of juvenile coho salmon in the oregon coast range. *Transactions of the American Fisheries Society*. **134**:1471-1479.
- Carazo, P., D. W. A. Noble, D. Chandrasoma, et M. J. Whiting. 2014. Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **281**:20133275.
- Careau, V., P.-O. Montiglio, D. Garant, F. Pelletier, J. R. Speakman, M. M. Humphries, et D. Réale. 2015. Energy expenditure and personality in wild chipmunks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **69**:653-661.
- Careau, V., D. Thomas, M. M. Humphries, et D. Réale. 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos*. **117**:641-653.
- Carter, A. J., R. Heinsohn, A. W. Goldizen, et P. A. Biro. 2012. Boldness, trappability and sampling bias in wild lizards. *Animal Behaviour*. **83**:1051-1058.
- Cezilly, F., M. J. Perrot-Minnot, et T. Rigaud. 2014. Cooperation and conflict in host manipulation: interactions among macro-parasites and micro-organisms. *Frontiers in Microbiology*. **5**:10.
- Chrétien, E., J. De Bonville, J. Guitard, S. A. Binning, É. Melis, A. Kack, ... et M. Barou-Dagues. 2023. Few studies of wild animal performance account for parasite infections: a systematic review. *Journal of Animal Ecology*. **92**:794-944.
- Coleman, K., et D. S. Wilson. 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: Individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*. **56**:927-936.
- David, M., Y. Auclair, et F. Cezilly. 2011. Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Animal Behaviour*. **81**:219-224.
- Debeffe, L., N. Morellet, H. Verheyden-Tixier, H. Hoste, J.-M. Gaillard, B. Cargnelutti, D. Picot, J. Sevilla, et A. J. M. Hewison. 2014. Parasite abundance contributes to condition-dependent dispersal in a wild population of large herbivore. *Oikos*. **123**:1121-1125.
- Dingemanse, N. J., et D. Réale. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour*. **142**:1159-1184.
- DiRienzo, N., P. T. Niemelä, A. Skog, A. Vainikka, et R. Kortet. 2015. Juvenile pathogen exposure affects the presence of personality in adult field crickets. *Frontiers in Ecology and Evolution*. **3**:36.
- Dobson, A., K. D. Lafferty, A. M. Kuris, R. F. Hechinger, et W. Jetz. 2008. Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *Proceeding of the National Academy of Sciences*. **105**(supplement\_1):11482-11489.
- Dönges, J. 1964. Der Lebenszyklus von *Posthodiplostomum cuticola* (v. Nordmann 1832) Dubois 1936 (Trematoda, Diplostomatidae). *Zeitschrift für Parasitenkunde*. **24**:169-248.
- Dubois, F., et S. A. Binning. 2022. Predation and parasitism as determinants of animal personalities. *Journal of Animal Ecology*. **91**:1918-1928.
- Ducatez, S., L. Lefebvre, F. Sayol, J.-N. Audet, et D. Sol. 2020. Host Cognition and Parasitism in Birds: A Review of the Main Mechanisms. *Frontiers in Ecology and Evolution*. **8**:102.
- Faganello, F. R., et R. Mattioli. 2007. Anxiolytic-like effect of Chlorpheniramine in inhibitory avoidance in goldfish submitted to telencephalic ablation. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*. **31**:269-274.
- Fox, J., et S. Weisberg. 2019. *An R companion to applied regression*. 3rd edition. *Sage publications*.

- Frost, A. J., A. Winrow-giffen, P. J. Ashley, et L. U. Sneddon. 2007. Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **274**:333-339.
- Garamszegi, L. Z., M. Zagalska-Neubauer, D. Canal, G. Markó, E. Szász, S. Zsebok, E. Szöllosi, G. Herczeg, et J. Török. 2015. Malaria parasites, immune challenge, MHC variability, and predator avoidance in a passerine bird. *Behavioral Ecology*. **26**:1292-1302.
- Gibelli, J., N. Aubin-Horth, et F. Dubois. 2019. Individual differences in anxiety are related to differences in learning performance and cognitive style. *Animal behaviour*. **157**:121-128.
- Gibson, D. I., A. Jones, et R. A. Bray. 2002. Keys to the Trematoda. CABI.
- Gilliland, M. G., et P. M. Muzzall. 2004. Microhabitat analysis of bass tapeworm, *Proteocephalus ambloplitis* (Eucestoda : Proteocephalidae), in smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*, from Gull Lake, Michigan, USA. *Comparative Parasitology*. **71**:221-225.
- Griffin, A. S., L. M. Guillette, et S. D. Healy. 2015. Cognition and personality: An analysis of an emerging field. *Trends in Ecology and Evolution*. **30**:207-214.
- Gross, B. M. R. 1982. Sneakers, satellites and parentals: Polymorphic Mating Strategies in North American Sunfishes. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. **60**(1):1-26.
- Guenther, A., V. Brust, M. Dersen, et F. Trillmich. 2014. Learning and personality types are related in caviés (*Cavia aperea*). *Journal of Comparative Psychology*. **74-81**:74-81.
- Guido, J. M., L. M. Biondi, A. I. Vasallo, et R. N. Muzio. 2017. Neophobia is negatively related to reversal learning ability in females of a generalist bird of prey, the Chimango Caracara, *Milvago chimango*. *Animal Cognition*. **20**:591-602.
- Guillette, L. M., A. R. Reddon, P. L. Hurd, et C. B. Sturdy. 2009. Exploration of a novel space is associated with individual differences in learning speed in black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. *Behavioural Processes*. **82**:265-270.
- Guitard, J. J., E. Chrétien, J. De Bonville, D. G. Roche, D. Boisclair, et S. A. Binning. 2022. Increased parasite load is associated with reduced metabolic rates and escape responsiveness in pumpkinseed sunfish. *Journal of Experimental Biology*. **225**(15):1-12.
- Hafer, N., et M. Milinski. 2016. Inter- and intraspecific conflicts between parasites over host manipulation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **283**:9.
- Hall, S. R., L. Sivars-Becker, C. Becker, M. A. Duffy, A. J. Tessier, et C. E. Caceres. 2007. Eating yourself sick: transmission of disease as a function of foraging ecology. *Ecology Letters*. **10**:207-218.
- Hanelt, B., F. Thomas, et A. Schmidt-Rhaesa. 2005. Biology of the phylum Nematomorpha. *Advances in Parasitology*. **59**:243-305.
- Hanssen, S. A., D. Hasselquist, I. Folstad, et K. E. Erikstad. 2004. Costs of immunity: immune responsiveness reduces survival in a vertebrate. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. **271**:925-930.
- Happel, A. 2019. A volunteer-populated online database provides evidence for a geographic pattern in symptoms of black spot infections. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. **10**:156-163.
- Hart, B. L. 1990. Behavioral adaptations to pathogens and parasites: five strategies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. **14**:273-294.
- Herbison, R., C. Lagrue, et R. Poulin. 2018. The missing link in parasite manipulation of host behaviour. *Parasites & Vectors*. **11**:1-6.
- Hodkova, H., P. Kodym, et J. Flegr. 2007. Poorer results of mice with latent toxoplasmosis in learning tests: impaired learning processes or the novelty discrimination mechanism? *Parasitology*. **134**:1329-1337.
- Hoffman, G. L. 1999. Parasites of North American Freshwater Fishes. *Cornell University Press*.
- Hoffman, G. L., et R. E. Putz. 1965. The Black-Spot (*Uvulifer ambloplitis* : Trematoda : Strigeoidea) of Centrarchid Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*. **17**:2310-2320.
- Houde, A. E., et A. J. Torio. 1992. Effect of parasitic infection on male color pattern and female choice in guppies. *Behavioral Ecology*. **3**:346-351.

- Huebner, F., C. Fichtel, et P. M. Kappeler. 2018. Linking cognition with fitness in a wild primate: fitness correlates of problem-solving performance and spatial learning ability. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **373**.
- Hughes, D. 2013. Pathways to understanding the extended phenotype of parasites in their hosts. *Journal of Experimental Biology*. **216**:142-147.
- Hughes, D. P., S. B. Andersen, N. L. Hywel-Jones, W. Himaman, J. Billen, et J. J. Boomsma. 2011. Behavioral mechanisms and morphological symptoms of zombie ants dying from fungal infection. *BMC Ecology*. **11**:1-10.
- Hunter, G. W., et W. S. Hunter. 1938. Studies on host reactions to larval parasites. I. The effect on weight. *The Journal of Parasitology*. **24**:477-481.
- Hutchings, M. R., S. Athanasiadou, I. Kyriazakis, et I. J. Gordon. 2003. Can animals use foraging behaviour to combat parasites?. *Proceedings of the Nutrition Society*. **62**:61-370.
- Iqbal, J., et U. Mueller. 2007. Virus infection causes specific learning deficits in honeybee foragers. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **274**:1517-1521.
- Jakob, E. M., S. D. Marshall et G. W. Uetz. 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos*. 61-67.
- Joy, J. E., et E. Madan. 1989. Pathology of black bass hepatic tissue infected with larvae of the tapeworm *Proteocephalum ambloplitis*. *Journal of Fish Biology*. **35**:111-118.
- Kavaliers, M., D. D. Colwell, et L. A. M. Galea. 1995. Parasitic infection impairs spatial-learning in mice. *Animal Behaviour*. **50**:223-229.
- Kekäläinen, J., Y. T. Lai, A. Vainikka, I. Sirkka, et R. Kortet. 2014. Do brain parasites alter host personality? — Experimental study in minnows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **68**:197-204.
- Killen, S. S., S. Marras, N. B. Metcalfe, D. J. McKenzie, et P. Domenici. 2013. Environmental stressors alter relationships between physiology and behaviour. *Trends in Ecology & Evolution* **28**:651-658.
- Killen, S. S., S. Marras, M. R. Ryan, P. Domenici, et D. J. McKenzie. 2012. A relationship between metabolic rate and risk-taking behaviour is revealed during hypoxia in juvenile European sea bass. *Functional Ecology*. **26**:134-143.
- Klemme, I., P. Hyvarinen, et A. Karvonen. 2020. Negative associations between parasite avoidance, resistance and tolerance predict host health in salmonid fish populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **287**:8.
- Klemme, I., et A. Karvonen. 2016. Learned parasite avoidance is driven by host personality and resistance to infection in a fish-trematode interaction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **283**:20161148.
- Koprivnikar, J., C. H. Gibson, et J. C. Redfern. 2012. Infectious personalities: Behavioural syndromes and disease risk in larval amphibians. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **279**:1544-1550.
- Kortet, R., A. V. Hedrick, et A. Vainikka. 2010. Parasitism, predation and the evolution of animal personalities. *Ecology Letters*. **13**:1449-1458.
- Kotrschal, A., N. Kolm, et D. J. Penn. 2016. Selection for brain size impairs innate, but not adaptive immune responses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **283**:20152857.
- Krause, J., et J. G. J. Godin. 1994. Influence of parasitism on the shoaling behaviour of banded killifish, *Fundulus diaphanus*. *Canadian Journal of Zoology*. **72**:1775-1779.
- Krause, J., et J. G. J. Godin. 1996. Influence of parasitism on shoal choice in the banded killifish (*Fundulus diaphanus*, Teleostei, Cyprinodontidae). *Ethology*. **102**:40-49.
- Lafferty, K. D., S. Allesina, M. Arim, C. J. Briggs, G. De Leo, A. P. Dobson, J. A. Dunne, P. T. J. Johnson, A. M. Kuris, D. J. Marcogliese, N. D. Martinez, J. Memmott, P. A. Marquet, J. P. McLaughlin, E. A. Mordecai, M. Pascual, R. Poulin, et D. W. Thieltges. 2008. Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters*. **11**:533-546.
- Lafferty, K. D., et A. K. Morris. 1996. Altered behaviour of parasitized killifish increases susceptibility to predation by birds final hosts. *Ecology*. **77**:1390-1397.

- Lagrange, C., et R. Poulin. 2015. Measuring fish body condition with or without parasites: does it matter? *Journal of Fish Biology*. **87**:836-847.
- Lane, R. L., et J. E. Morris. 2000. Biology, prevention, and effects of common grubs (digenetic trematodes) in freshwater fish. *Technical Bulletin Series*. **115**:1-6.
- Lemly, A. D., et G. W. Esch. 1984a. Effects of the trematode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* : Ecological Implications. *Journal of Parasitology*. **70**:475-492.
- Lemly, A. D., et G. W. Esch. 1984b. Population biology of the trematode *Uvulifer ambloplitis* (Hughes, 1927) in the snail intermediate host, *Helisoma trivolvis*. *Journal of Parasitology*. **70**:461-465.
- Lemly, A. D., et G. W. Esch. 1984c. Population biology of the trematode *Uvulifer ambloplitis* (Hughes, 1927 ) in juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *American Society of Parasitologists*. **70**:466-474.
- Mamuneas, D., A. J. Spence, A. Manica, et A. J. King. 2014. Bolder stickleback fish make faster decisions, but they are not less accurate. *Behavioral Ecology*. **26**:91-96.
- Manuel, R., M. Gorissen, J. Zethof, H. V. D. Vis, et M. E. T. Al. 2014. Inhibitory avoidance learning in zebrafish (*Danio Rerio*): Effects of shock intensity and unraveling. *Zebrafish*. **11**:341-352.
- Marcogliese, D. J. 2004. Parasites: Small players with crucial roles in the ecological theater. *EcoHealth*. **1**:151-164.
- Martins, C. I. M., M. F. Castanheira, S. Engrola, B. Costas, et L. E. C. Conceição. 2011. Individual differences in metabolism predict coping styles in fish. *Applied Animal Behaviour Science*. **130**:135-143.
- Maure, F., J. Brodeur, N. Ponlet, J. Doyon, A. Firlej, É. Elguero, et F. Thomas. 2011. The cost of a bodyguard. *Biology Letters*. **7**:843-846.
- Maximino, C., T. M. De Brito, C. A. G. Mattos Dias, A. Gouveia Jr, et S. Morato. 2010. Scototaxis as anxiety-like behavior in fish. *Nature Protocols*. **5**:209.
- Mazerolle, M. J. 2013. Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC (c). R package. version 1.35.
- McAllister, C. T., R. Tumilson, H. W. Robison, et S. E. Trauth. 2013. Initial survey on black-spot disease (Digenea: Strigeoidea: Diplostomidae) in select arkansas fishes. *Journal of the Arkansas Academy of Science*. **67**:200-203.
- McDaniel, J. S., et H. H. Bailey. 1974. Seasonal population dynamics of some helminth parasites of centrarchid fishes. *The Southwestern Naturalist*. **18**:403-415.
- McElroy, E. J., et I. De Buron. 2014. Host performance as a target of manipulation by parasites: a meta-analysis. *Journal of Parasitology*. **100**:399-410.
- Meyer, M. C. 1954. The larger animal parasites of the fresh-water fishes of Maine. *Augusta, ME, USA: Maine Department of Inland Fisheries and Game*. **1**:92.
- Miller, H. C. 1963. The behavior of the pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus* (Linnaeus), with notes on the behavior of other species of *Lepomis* and the pigmy sunfish, *Elassoma evergladei*. *Behavior*. **22**:88-150.
- Mittelbach, G. G., N. G. Ballew, M. K. Kjelvik, et D. Fraser. 2014. Fish behavioral types and their ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **71**:927-944.
- Nadler, L. E., S. A. Adamo, D. M. Hawley, and S. A. Binning. 2023. Mechanisms and consequences of infection-induced phenotypes. *Functional Ecology*. **37**:796-800.
- Olsen, O. W. 1986. Animal parasites: their life cycles and ecology. *Courier Corporation*.
- Øverli, Ø., C. Sørensen, K. G. T. Pulman, T. G. Pottinger, W. Korzan, C. H. Summers, et G. E. Nilsson. 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: Relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. **31**:396-412.
- Patrick, S. C., et H. Weimerskirch. 2014. Personality, foraging and fitness consequences in a long lived seabird. *PloS One*. **9**:11.
- Pinter-Wollman, N., D. M. Gordon, et S. Holmes. 2012. Nest site and weather affect the personality of harvester ant colonies. *Behavioral Ecology*. **23**:1022-1029.

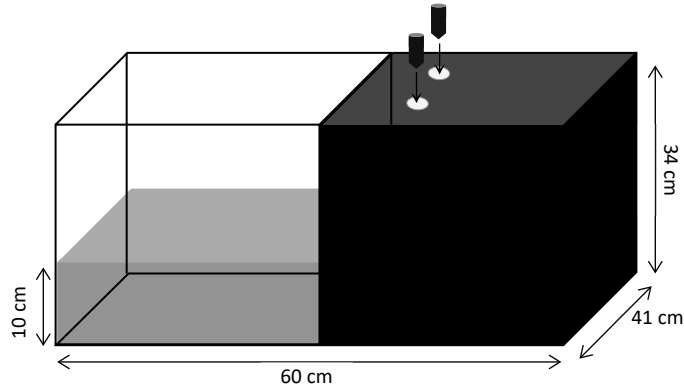
- Poulin, R. 2007. Evolutionary Ecology of Parasites. 2nd Edition edition. *Princeton: Princeton University Press*.
- Poulin, R. 2010. Parasite manipulation of host behavior: an update and frequently asked questions. *Advances in the Study of Behavior*. **41**:151-186.
- Poulin, R. 2013. Parasite manipulation of host personality and behavioural syndromes. *Journal of Experimental Biology*. **216**:18-26.
- Poulin, R., J. Brodeur, et J. Moore. 1994. Parasite manipulation of host behavior - should hosts always lose. *Oikos*. **70**:479-484.
- Poulin, R., et S. Morand. 2004. The Diversity of Parasites. *The Quarterly Review of Biology*. **75**:277-293.
- Poulin, R., et F. Thomas. 1999. Phenotypic variability induced by parasites: Extent and evolutionary implications. *Parasitology Today*. **15**:28-32.
- Raoult, V., C. Brown, A. Zuberi, et J. Williamson. 2012. Blood cortisol concentrations predict boldness in juvenile mulloway (*Argyrosomus japonicus*). *Journal of Ethology*. **30**:225-232.
- Réale, D., D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau, et P. O. Montiglio. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **365**: 4051-4063.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall, et N. J. Dingemanse. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*. **82**:291-318.
- Ricklefs, R. E. et M. Wikelski. 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution*. **17**: 462-468.
- Rigaud, T., M. J. Perrot-Minnot, et M. J. Brown. 2010. Parasite and host assemblages: Embracing the reality will improve our knowledge of parasite transmission and virulence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **277**:3693-3702.
- Rios-Cardenas, O., et M. S. Webster. 2008. A molecular genetic examination of the mating system of pumpkinseed sunfish reveals high pay-offs for specialized sneakers. *Molecular Ecology*. **17**:2310-2320.
- Robinson, B. W., et D. S. Wilson. 1996. Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology*. **10**:631-652.
- Rupia, E. J., S. A. Binning, D. G. Roche, et W. Lu. 2016. Fight-flight or freeze-hide? Personality and metabolic phenotype mediate physiological defence responses in flatfish. *Journal of Animal Ecology*. **85**:927-937.
- Ryberg, M. P., P. V. Skov, N. Vendramin, K. Buchmann, A. Nielsen, et J. W. Behrens. 2020. Physiological condition of Eastern Baltic cod, *Gadus morhua*, infected with the parasitic nematode *Contracaecum osculatatum*. *Conservation Physiology*. **8**:14.
- Salena, M. G., A. J. Turko, A. Singh, A. Pathak, E. Hughes, C. Brown, et S. Balshine. 2021. Understanding fish cognition: a review and appraisal of current practices. *Animal Cognition*. **24**:395-406.
- Salwiczek, L. H., L. Pretot, L. Demarta, D. Proctor, J. Essler, A. I. Pinto, S. Wismer, T. Stoinski, S. F. Brosnan, et R. Bshary. 2012. Adult cleaner wrasse outperform capuchin monkeys, chimpanzees and orang-utans in a complex foraging task derived from cleaner - client reef fish cooperation. *PloS One*. **7**:e49068.
- Sanchez, C. A., D. J. Becker, C. S. Teitelbaum, P. Barriga, L. M. Brown, A. A. Majewska, R. J. Hall, et S. Altizer. 2018. On the relationship between body condition and parasite infection in wildlife: a review and meta-analysis. *Ecology Letters*. **21**:1869-1884.
- Sandor, D., K. Molnar, D. I. Gibson, C. Szekely, G. Majoros, et G. Cech. 2017. An investigation of the host-specificity of metacercariae of species of *Apophallus* (Digenea: Heterophyidae) in freshwater fishes using morphological, experimental and molecular methods. *Parasitology Research*. **116**:3065-3076.
- Schjolden, J., T. Backström, K. G. T. Pulman, T. G. Pottinger, et S. Winberg. 2005. Divergence in behavioural responses to stress in two strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with contrasting stress responsiveness. *Hormones and Behavior*. **48**:537-544.

- Schleich, C. E., R. R. Zenuto, et A. P. Cutrera. 2015. Immune challenge but not dietary restriction affects spatial learning in the wild subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Physiology & Behavior*. **139**:150-156.
- Seaman, B., et M. Briffa. 2015. Parasites and personality in periwinkles (*Littorina littorea*): Infection status is associated with mean-level boldness but not repeatability. *Behavioural Processes*. **115**:132-134.
- Shaw, R. C. 2017. Testing cognition in the wild: factors affecting performance and individual consistency in two measures of avian cognition. *Behavioural Processes*. **134**:31-36.
- Sheldon, B. C., et S. Verhulst. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*. **11**:317-321.
- Shettleworth, S. J., et R. R. Hampton. 1998. Adaptive specializations of spatial cognition in food-storing birds? Approaches to testing a comparative hypothesis. *Animal Cognition in Nature*. Academic Press. 65-98.
- Sih, A., Bell, A., et Johnson, J. C. 2004. Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*. **19**:372-378.
- Sih, A., et M. Del Giudice. 2012. Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **367**:2762-2772.
- Sih, A., O. Spiegel, S. Godfrey, S. Leu, et C. M. Bull. 2018. Integrating social networks, animal personalities, movement ecology and parasites: A framework with examples from a lizard. *Animal Behaviour*. **136**:195-205.
- Silva, P. I. M., C. I. M. Martins, S. Engrola, G. Marino, Ø. Øverli, et L. E. C. Conceição. 2010. Individual differences in cortisol levels and behaviour of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles: Evidence for coping styles. *Applied Animal Behaviour Science*. **124**:75-81.
- Smyth, J. D., et D. W. Halton. 1983. The physiology of trematodes. *CUP Archive*.
- Stoffel, M. A., S. Nakagawa, et H. Schielzeth. 2017. rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecology and Evolution*. **8**:1639-1644.
- Thomas, F., J. Fauchier, et K. D. Lafferty. 2002. Conflict of interest between a nematode and a trematode in an amphipod host: test of the "sabotage" hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **51**:296-301.
- Timi, J. T., et R. Poulin. 2020. Why ignoring parasites in fish ecology is a mistake. *International Journal for Parasitology*. **50**:755-761.
- Tobler, M., M. Plath, H. Burmeister, et I. Schlupp. 2006. Black spots and female association preferences in a sexual/asexual mating complex (*Poecilia*, Poeciliidae, Teleostei). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **60**:159-165.
- Tobler, M., et I. Schlupp. 2008. Influence of black spot disease on shoaling behaviour in female western mosquitofish, *Gambusia affinis* (Poeciliidae, Teleostei). *Environmental Biology of Fishes*. **81**:29-34.
- Toms, C. N., D. J. Echevarria, et D. J. Jouandot. 2010. A methodological review of personality-related studies in fish: Focus on the shy-bold axis of behavior. *International Journal of Comparative Psychology*. **23**:0-25.
- Trompf, L., et C. Brown. 2014. Personality affects learning and trade-offs between private and social information in guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*. **88**:99-106.
- Vaughans, G. E., et D. W. Coble. 1975. Sublethal effects of three ectoparasites on fish. *Journal of Fish Biology*. **7**:283-294.
- Verant, M. L., C. U. Meteyer, J. R. Speakman, P. M. Cryan, J. M. Lorch, et D. S. Blehert. 2014. White-nose syndrome initiates a cascade of physiologic disturbances in the hibernating bat host. *BMC Physiology*. **14**:10.
- Weiss, L. M., et J. P. Dubey. 2009. Toxoplasmosis: A history of clinical observations. *International Journal for Parasitology*. **39**:895-901.

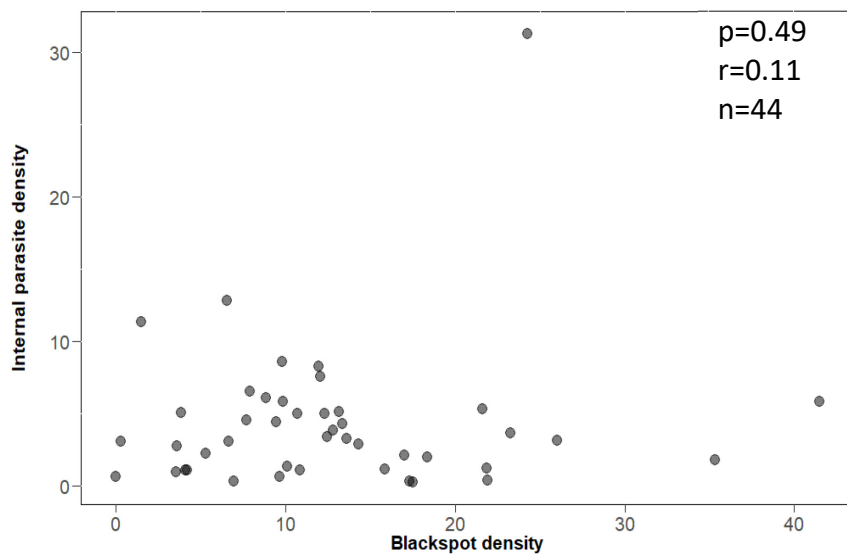
- Wilson, A. D. M., J. G. J. Godin, et A. J. W. Ward. 2010. Boldness and reproductive fitness correlates in the eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*. *Ethology*. **116**:96-104.
- Wilson, D. S., K. Coleman, A. B. Clark, et L. Biederman. 1993. Shy bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis-gibbosus*) - an ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*. **107**:250-260.
- Wolf, M., et F. J. Weissing. 2012. Animal personalities: Consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. **27**:452-461.
- Wynne, J. W., et L. F. Wang. 2013. Bats and viruses: friend or foe? *PLoS Pathogens*. **9**:e1003651.

# Annexe

## CHAPITRE 2- SUPPLEMENTARY MATERIAL



**Figure A.I. Schematic representation of the inhibitory avoidance set up, with a white and black side.** Compartments were distinguished with adhesive in black or white colors, covering the walls and the bottom of the tank. The black side was covered with a black tained see-through Plexiglas, with two holes that allowed two electromagnets to drop in the tank. Electromagnet release was controlled manually by the experimenter.



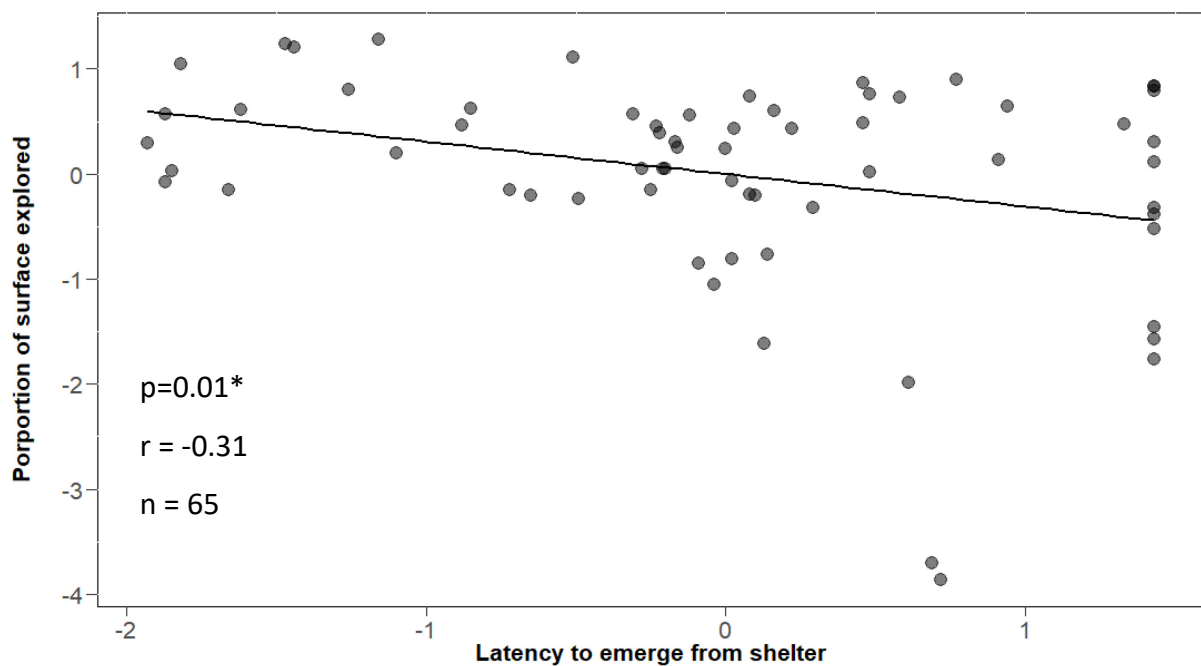
**Figure A.II. Correlation between internal parasite density and blackspot density in pumpkinseed sunfish from Lake Cromwell.**



Emergence from the shelter was tested for repeatability with the raw data, transformed data using a boxcox transformation and the binomial data. As only the binomial data was used, only these test results were given. However, emergence from the shelter was not found repeatable between trials for raw data ( $p = 0.31$ ) or for transformed data ( $p = 0.24$ ).

**Table A.I. Pearson's correlation between behavioural tasks, all measures were z-standardized, n=65.**

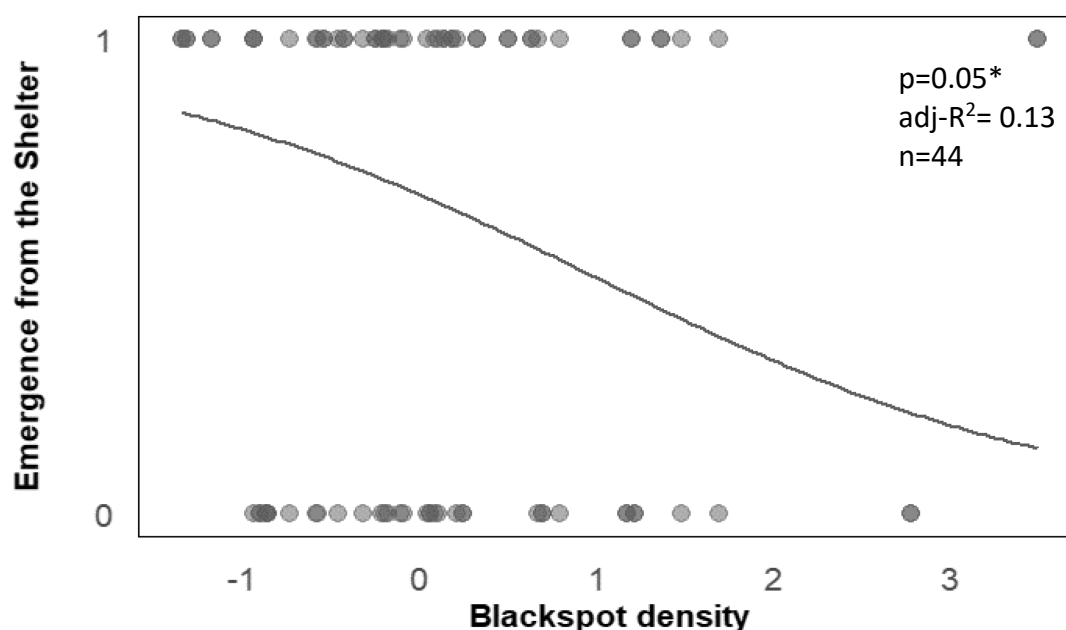
	Boldness	Exploration	Avoidance learning
Exploration	$r = -0.31$ $p = 0.01^*$		
Avoidance learning	$r = 0.1$ $p = 0.34$	$r = 0.19$ $p = 0.12$	
Anxiety	$r = 0.01$ $p = 0.93$	$r = -0.07$ $p = 0.57$	$r = -0.15$ $p = 0.22$



**Figure A.III. Correlation between latency to emerge from a shelter (boldness) and the proportion of tank surface explored (exploration). Both measures were z-standardized.**

**Table A.II. Generalized linear mixed model between latency to emerge from a shelter (i.e. boldness) and body condition, blackspot density, internal parasite density and trial number.** Fish identity was included as a random effect. First model does not include internal parasite density as an explanatory variable.

	Estimates	T value	P value	Adjusted R <sup>2</sup>
<b>Emergence from shelter (binomial) N=65</b>				<b>0.05</b>
Body condition	0.33	1.46	0.15	
Blackspot density	-0.47	-1.94	0.05	
Trial	-0.49	-1.29	0.2	
Body condition : Blackspot density	0.46	2.03	<b>0.04*</b>	
<b>Emergence from shelter (binomial) N=44</b>				<b>0.13</b>
Body condition	0.70	1.07	0.08	
Blackspot density	-1.1	1.74	<b>0.05*</b>	
Internal parasite density	0.16	-1.99	0.54	
Trial	-1.01	-1.99	<b>0.05*</b>	
Body condition : Blackspot density	0.90	1.79	0.07	



**Figure A.IV. Correlation between blackspot density and emergence from a shelter in fish that (1) emerged from shelter, or (0) did not emerge from shelter. Blackspot density is z-standardized.** Linear model included internal parasite density and body condition as continuous variables.

**Table A.III. Linear mixed model between percentage of tank surface explored (i.e. exploration) and body condition, blackspot density, internal parasite density and trial number.** Fish identity was included as a random effect. For the first model, parasite densities were log transformed, for the second model, all explanatory variables were z-standardized. N=44

	Estimates	T value	P value	Adjusted R <sup>2</sup>
<b>Exploration (arcsin)</b>				<b>0.45</b>
Body condition	0.67	-3.33	<b>0.002**</b>	
Log(blackspot density)	0.29	1.22	0.23	
Log(internal parasite density)	1.16	2.48	<b>0.02*</b>	
Trial	-0.08	-1.47	0.15	
Body condition : log(blackspot density)	0.46	3.23	<b>0.003**</b>	
Body condition : log(internal parasite density)	0.42	2.78	<b>0.009**</b>	
Log(blackspot density) : log(internal parasite density)	-0.95	-2.31	<b>0.03*</b>	
<b>Exploration (arcsin)</b>				<b>0.45</b>
Body condition	0.12	2.66	<b>0.01*</b>	
Blackspot density	-0.15	-2.93	<b>0.006**</b>	
Internal parasite density	0.06	1.33	0.19	
Trial	-0.08	-1.47	0.15	
Body condition : blackspot density	0.15	3.13	<b>0.003**</b>	
Body condition : internal parasite density	0.3	2.98	<b>0.005**</b>	
Blackspot density : internal parasite density	-0.18	-2.69	<b>0.01*</b>	

**Table A.IV. Generalized linear mixed model between latency to enter the black compartment on the second trial and body condition, blackspot density, internal parasite density and anxiety (i.e. percentage of time spent in the black side).** Parasite densities were log transformed to improve model diagnostics, body condition and anxiety were z-standardized. Second model includes an interaction between internal parasite density and anxiety. N=44.

	Estimates	T value	P value	Adjusted R <sup>2</sup>
<b>Inhibitory avoidance learning (log)</b>				<b>0.08</b>
Body condition	0.03	0.25	0.80	
Log (blackspot density)	-0.2	-0.68	0.50	
Log (internal parasite density)	-0.95	-2.51	<b>0.02*</b>	
Anxiety	-0.21	-2.12	<b>0.04*</b>	
<b>Inhibitory avoidance learning (log)</b>				<b>0.09</b>
Body condition	0.06	0.42	0.67	
Log (blackspot density)	-0.20	-0.71	0.48	
Log (internal parasite density)	-0.91	-2.38	<b>0.02*</b>	
Anxiety	0.03	0.11	0.92	
Log (internal parasite density) : Anxiety	-0.38	-0.81	0.43	