

Université de Montréal

Effets d'une infection parasitaire sur la condition corporelle et les traits de comportement du crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*)

Par

Maryane Gradito

Département de 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

Août, 2023

© Maryane Gradito, 2023

Université de Montréal
Faculté des études supérieures et postdoctorales

Ce mémoire intitulé

Effets d'une infection parasitaire sur la condition corporelle et les traits de comportement du crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*)

Présenté par

Maryane Gradito

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Timothée Poisot

Président-rapporteur

Sandra A. Binning

Directrice de recherche

Frédérique Dubois

Codirectrice

Denis Réale

Membre du jury

Résumé

Le parasitisme est de plus en plus considéré comme un facteur écologique pouvant créer des variations dans le comportement des individus. Toutefois, la direction de causalité entre le comportement et le parasitisme reste incertaine. Les infections expérimentales sont le plus souvent réalisées en laboratoire, limitant les inférences écologiques. À l'aide d'une infection expérimentale semi-naturelle, nous avons infecté avec succès des crapets-soleils (*Lepomis gibbosus*) dans un lac où ils ont été exposés à une variété de vers parasites (trématodes, cestodes), permettant d'examiner les effets de la co-infection naturelle chez les hôtes. Nous avons mesuré la témérité, l'exploration et l'activité avant et après l'infection expérimentale. En utilisant une approche bayésienne, nous avons trouvé que les traits de comportement initiaux exercent une forte influence sur la susceptibilité à l'infection : les poissons les plus téméraires et/ou les moins actifs au départ ont acquis une plus grande densité de points noirs (c.-à-d. points noirs visibles sous la peau, les nageoires et dans les muscles du poisson) et de cestodes lors de l'infection. Par ailleurs, nous avons montré que la condition corporelle est réduite par la densité de cestodes, suggérant la débilitation de l'hôte. La condition corporelle était corrélée positivement avec la distance parcourue, quel que soit le statut d'infection individuel. Nous avons également trouvé une relation négative entre la distance parcourue après l'infection et la densité de trématodes, suggérant que l'infection causant la maladie des points noirs diminue le niveau d'activité des hôtes. La témérité et l'exploration n'étaient pas affectées par la densité parasitaire ou la condition corporelle. Nous suggérons que la diminution de l'activité est causée par une réponse adaptative de l'hôte, visant à rediriger son énergie pour combattre l'infection. Sachant que les points noirs ont un cycle de vie complexe et que le crapet-soleil est un hôte intermédiaire, ce changement dans le comportement de l'hôte pourrait aider le parasite à compléter sa transmission aux oiseaux-hôtes piscivores en augmentant la prédation sur les poissons infectés. Bien que nous ne puissions confirmer la direction de causalité, nos résultats montrent qu'il existe un lien étroit entre le comportement et le parasitisme. Nous suggérons que deux mécanismes peuvent simultanément agir : le comportement initial des individus influence le risque d'infection, et l'infection peut créer de la variation au niveau de la plasticité comportementale des individus.

Mots clés: Comportement animal, Comportement de maladie, Hôte-parasite interactions, Indice K de Fulton, Poisson d'eau douce, Ténia de l'achigan, *Uvulifer sp.*

Abstract

Parasitism is increasingly seen as an ecological factor that can create variations in individual behaviour. However, the direction of causality between behaviour and parasitism remains uncertain. Experimental infections are most often conducted in laboratories, limiting ecological inferences. Using a semi-natural experimental infection, we successfully infected pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) in a lake where they were exposed to various parasitic worms (trematodes, cestodes), allowing us to examine the effects of natural co-infection in hosts. We measured boldness, exploration, and activity before and after the experimental infection. Using a Bayesian approach, we found that initial behavioural traits strongly influence infection susceptibility: initially bolder and/or less active fish acquired a higher density of black spots (i.e., visible black spots under the skin, fins, and in the fish's muscles) and cestodes during the infection. Additionally, we found that body condition was reduced by cestode density, suggesting host debilitation. Body condition was positively correlated with distance swam, regardless of individual infection status. We also found a negative relationship between distance swam after infection and trematode density, suggesting that infection causing black spot disease decreases host activity levels. Boldness and exploration were not affected by parasite density or body condition. We suggest that a decrease in activity is caused by an adaptive host response to redirect its energy to combat the infection. However, since trematode parasites have a complex life cycle and pumpkinseed sunfish are intermediate hosts, decreases in activity levels following infection may make infected fish more susceptible to predation by piscivorous birds, which is needed for trematodes to complete their life cycles. While we cannot confirm the direction of causality, our results show a close link between behaviour and parasitism. We propose that two mechanisms may simultaneously operate: the initial behaviour of individuals influences their risk of infection, and infection can create variation in behavioural plasticity of individuals.

Keywords: Animal behaviour, Bass tapeworm, Freshwater fish, Fulton condition index, Host-parasite interactions, Open field test, Shelter emergence test, Sickness behaviour, *Uvulifer sp.*

Table des matières

Résumé	3
Abstract	4
Table des matières	5
Listes des tableaux	6
Listes des figures	7
Liste des sigles et abréviations	9
Remerciements	10
Chapitre 1 – Introduction générale	11
Personnalité animale	11
Le parasitisme et le comportement animal	13
Description de l'étude et importance	20
Chapitre 2 – Co-infection par des trématodes et des cestodes diminue la condition corporelle et les niveaux d'activité chez le crapet-soleil (<i>Lepomis gibbosus</i>)	25
Contribution des co-auteurs	25
Résumé	27
Abstract	28
1. Introduction	29
2. Methods	33
3. Results	41
Susceptibility to infection	42
4. Discussion	50
Acknowledgements	56
Chapitre 3 – Conclusion	57
Références	64
Annexe	80

Liste des tableaux

Table 2-1. Relationships between behaviours before (T1-T2) experimental infection and parasite density (black spot, cestode) following infection (T3-T4) of pumpkinseed sunfish and their 95% credible intervals.	43
Table 2-2. Repeatability (R) estimates with their 95% credible intervals (CI) for the three behaviours (emergence time (sec), surface covered (%) and distance swam (cm)) of pumpkinseed sunfish for overall (across trials regardless of infection) (trial 1-4, n = 72), uninfected (trial 1-2, n = 60), experimentally infected (trial 3-4, n = 60).....	45
Table 2-3. Relationship between body condition and the three behavioural traits when pumpkinseed sunfish were uninfected and infected and their 95% credible intervals.....	48
Table A 1. Detailed description of our statistical models using a Bayesian framework.	80
Table A 2. Multi-response models looking at interactions between variables.	84
Table A 3. Raw mean and standard deviation for all variables used in the models.	85

Liste des figures

Figure 1-1. Illustration du cycle de vie de *Uvulifer ambloplitis*, trématode causant la maladie du point noir.21

Figure 1-2. Illustration du cycle de vie de *Proteocephalus ambloplitis*, cestode qui cause une pathologie du foie chez le crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*).23

Figure 2-1. Shelter emergence test apparatus to measure boldness-shyness. Fish were placed in the shelter area for 15 minutes before the door was lifted and emergence time recorded. Recording stopped when the tip of the tail was outside shelter area.36

Figure 2-2. Mean black spot (A) and bass tapeworm (B) density per cage (n = 10) places at different sites around Lake Cromwell, Station de Biologie des Laurentides, Québec, Canada. Map coordinates are expressed in decimal degrees. Black square is the water entry point (boat dock).42

Figure 2-3. Contrast in the mean responses and the 95% credible intervals for emergence time (sec) (A), surface covered (%) (B) and distance swam (cm) (C) of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) between control fish before (T1-T2, n = 12) and control fish after (T3-T4, n = 12); between uninfected (T1-T2- n = 60) and infected fish (T3-T4, n = 60); between control fish before and uninfected fish; and between control fish after and infected fish. Colored dots are observed data; black lines are credible intervals predicted by the model; white dot is the mean behaviour predicted by the model. Distance swam and emergence time are log-transformed.44

Figure 2-4. Correlation of slopes of change between emergence time (sec) and surface area covered (%) (A), emergence time (sec) and distance swam (cm) (B), surface area covered (%) and distance swam (cm) (C) and their standard error in pumpkinseed sunfish after an experimental infection. Purple dots are individual slopes and intercept values (n = 60); purple lines are standard errors; red lines are the average behaviours. Above the red line is a positive change in the slope, below is a negative change. All variables are z-scaled; Correlation between the slope of change of emergence time (sec) and the average emergence time (D), the slope of change of surface area covered (%) and the average surface covered (E), and the slope of change of distance swam and the average distance swam (F) and their standard error in pumpkinseed sunfish after an experimental infection. Green dots are individual slopes and intercept values (n = 60); green lines are the standard errors; red lines are the intercept behaviours. On the x-axis; above the red line is above the average behaviour and below the red line is below average. On the y-axis; above the red line is a positive change in the slope of a trait, below is a negative change. All variables are z-scaled.47

Figure 2-5. Effect of cestode (green lines) and black spot density (purple lines) on emergence time (sec) (A), surface covered (%) (B) and distance swam (cm) (C) of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) after an experimental infection. Solid line is the slope predicted by the model; dotted lines are the credible intervals predicted by the model; points are the raw data (n = 72). Distance swam and emergence time are log-transformed.49

Figure A 1. Repeatability estimates and their 95% credible intervals for the three behavioural traits (emergence time (sec), surface covered (%), and distance swam (cm)) of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) estimated overall and within each treatment (overall, n = 72; uninfected, n = 60; infected, n = 60). Uninfected are individuals before the experimental infection (T1-T2); infected are individuals after they were experimentally infected (T3-T4); overall includes all fish and looks at repeatability regardless of the treatment (trial 1-2-3-4). Black dots are repeatability estimates and black lines are the credible intervals from the model. Red dotted line represents weak evidence of repeatability.....81

Figure A 2. Correlation coefficients and their 95% credible intervals between the three behavioural traits (emergence time (sec), surface covered (%), and distance swam (cm)) of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) estimated overall and within each treatment (overall and uninfected, n = 72; infected, n = 60). Uninfected are individuals before the experimental infection (T1-T2); infected are individuals after they were experimentally infected (T3-T4); overall looks at repeatability regardless of the infection status (trial 1-2-3-4). Black dots are correlation estimates and black lines are the credible intervals from the model. Red dotted line is 0 in the distribution (if the credible intervals cross it, we have weak evidence of a correlation). .82

Figure A 3. Within-individual variance (grey bar) and among individual variance (white bar) of pumpkinseed seed sunfish (*Lepomis gibbosus*) before and after the experimental infection extracted from the posterior distribution to calculate repeatability. Repeatability is represented with the black dot (mean) and black lines (95% credible intervals) next to the colored bars. The black line within the colored bar is the mean variance and the range of the bar is the 95%CI. Variance from cages was not included as it was constant in the model.....83

Liste des sigles et abréviations

± : plus ou moins

c.-à-d. : c'est-à-dire

p. ex. : par exemple

sec : secondes

cm : centimètres

N/n : échantillon

R : répétabilité

CI : intervalles de crédibilité

β : beta

Cor : corrélation

T1 : trial 1

T2 : trial 2

T3 : trial 3

T4 : trial 4

Remerciements

J'aimerais remercier ma directrice de recherche, Sandra Binning, pour son support et sa présence tout le long de mon projet. Merci pour tes conseils, ton enthousiasme, et pour ta confiance envers moi lors de ces deux années. Je suis reconnaissante des conseils et commentaires apportés par ma co-directrice, Frédérique Dubois. J'aimerais remercier mes collègues de travail : Ariane Côté pour ton support moral, tes conseils réconfortants et ton humour; Vincent Melançon pour ton écoute, conseils et commentaires précieux; Jeffrey D'Amour Pigeon pour ton aide sur le terrain et pour les centaines de chaudières levées; Marie Levet et Jérémy De Bonville pour votre guidance tout le long de mon parcours et de votre réconfort parental. Les deux étés que j'ai passés à la Station de biologie des Laurentides n'auraient pas été aussi formidables sans vous. J'aimerais remercier les employés de la SBL également; les cuisiniers/cuisinières qui nous faisaient toujours de bons repas avec un grand sourire; Lou pour les soirées à la maison du gardien; Gabriel Lanthier qui était toujours là si l'on avait un problème; Louis-Philippe Beauchamp pour son aide technique; et un gros merci à Georges-Étienne Charrette pour ton aide précieuse pour la construction de mes designs expérimentaux et ta patience pour m'aider dès que j'avais un problème. J'aimerais également remercier mon beau-père Patrick Lavoie pour avoir construit le prototype de cage, puis Jean-Sébastien Mayer, Martin Lambert et tous les employés de l'atelier de l'Université de Montréal qui ont participé à la conception et construction des cages expérimentales.

J'aimerais remercier les organismes et personnes associées pour le support financier qui m'ont permis de faire un stage en Australie. Merci aux membres du laboratoire Noble de m'avoir accueilli et aidé dans mes analyses statistiques. Un énorme merci à Daniel Noble pour ton temps, ta patience et ta bonne humeur.

Finalement, j'aimerais remercier mes amis et ma famille pour leurs encouragements et leur support tout le long de ma maîtrise. Merci à ma grand-mère qui m'a donné un toit et de bons repas; merci à ma maman pour ton support moral et ta fierté envers moi; merci à mon papa qui, même si tu n'es plus là physiquement, je sais que tu vieilles sur moi et que tu aurais été extrêmement fier.

Chapitre 1 – Introduction générale

La personnalité animale, soit les différences comportementales interindividuelles constantes dans le temps et entre les contextes (Réale et al., 2007), joue un rôle crucial dans l'écologie et l'évolution des espèces. Les différences comportementales interindividuelles sont d'une importance majeure pour prédire plusieurs processus écologiques, dont la sélection d'habitats, les interactions et rôles sociaux, la compétition et la relation entre prédateurs-proies (Dingemanse & Réale, 2005; Réale et al., 2007). La variation des comportements entre les individus a longtemps été sous-estimée chez les écologistes, puisque les chercheurs se sont heurtés à plusieurs défis, dont les définitions inconsistantes entre les études, la difficulté à réaliser des tests fiables pour quantifier les traits de comportement et l'interprétation de la significativité de ces traits en nature (Carter et al., 2013; Réale et al., 2007). Puisqu'il a été montré chez plusieurs taxons que les traits peuvent influencer la survie et le succès reproducteur des individus (Dingemanse & Réale, 2005), la personnalité animale est de plus en plus étudiée en écologie. Toutefois, il n'y a pas encore de consensus clair sur les facteurs écologiques influençant la variation des traits dans une population; la prédation et la compétition sont des facteurs qui ont souvent été étudiés (Bucklaew & Dochtermann, 2021; Dingemanse & Réale, 2005; Kortet et al., 2010; Tariel et al., 2020). De plus, il existe un manque d'approches expérimentales pour expliquer la variation des traits de comportement puisque la majorité des études sont corrélationnelles, ce qui limite l'interprétation des résultats. L'objectif de ce mémoire est d'étudier un des facteurs qui a été suggéré pour expliquer la variation des traits de comportement, soit le parasitisme (Barber & Dingemanse, 2010), en utilisant une approche expérimentale en milieu semi-naturel. Plus précisément, je m'intéresse à comprendre si les traits de comportement du crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*) (c.-à-d. la témérité, l'exploration, l'activité), sont modifiés à la suite d'une co-infection parasitaire expérimentale en milieu semi-naturel dans un lac où la prévalence de parasite est élevée. Nous avons également exploré l'effet du comportement des individus sur la susceptibilité à l'infection.

Personnalité animale

Définitions

Dans le cadre de mon projet, je définis la personnalité animale comme étant les différences comportementales interindividuelles constantes dans le temps et entre les contextes, et qui sont

répétables avec des tests standardisés (Réale et al., 2007; Roche et al., 2016). Les traits de comportement les plus communément retrouvés dans la littérature scientifique sont : 1) la témérité-timidité, un individu téméraire aura tendance à prendre plus de risques, explorer de nouveaux objets ou environnements, alors qu'un individu timide sera plus vigilant face aux mêmes situations (Binder et al., 2016; Wilson et al., 1993); 2) l'exploration-évitement, les individus explorateurs seront plus rapides à explorer de nouvelles situations, alors que les individus moins explorateurs seront plus vigilants et auront moins tendance à explorer un nouvel environnement (Réale et al., 2007); 3) l'activité, le niveau d'activité de l'individu dans un environnement qui n'est pas risqué ou nouveau (Renner, 1990); 4) l'agressivité, qui se définit comme la réaction agonistique d'un individu envers ses conspécifiques et finalement; 5) la sociabilité, la réaction d'un individu face à la présence ou l'absence de conspécifiques (Réale et al., 2007). Par ailleurs, il existe de la plasticité au niveau des traits de comportement (Mettke-Hofmann, 2022; O'Dea et al., 2022; Poulin, 2013; Stamps & Biro, 2016). En effet, les individus peuvent différer de leur comportement moyen selon les contextes et la variation environnementale (Dingemanse et al., 2010). Par exemple, certains individus sont téméraires de façon plus constante que d'autres selon les contextes (Carere & Maestripiéri, 2013). Similairement, les souris (*Mus musculus*) agressives n'ajustent pas leur niveau d'agressivité selon le contexte social, contrairement aux souris moins agressives (Natarajan et al., 2009). La plasticité permet de comprendre comment les traits varient selon plusieurs variations environnementales (p. ex. température, infection, contexte social), ce qui est pertinent pour l'interprétation de la significativité des traits. De plus, certains traits de comportement peuvent être corrélés ensemble (c.-à-d. syndrome comportemental) (Sih et al., 2004). Les syndromes peuvent directement influencer l'aptitude des individus, ce qui peut entraîner des conséquences écologiques et évolutives, et ceux-ci sont retrouvés chez une variété de taxons (Huntingford, 1976; Kelleher et al., 2018; Réale et al., 2010). Par exemple, il a été montré chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) qu'il existait un syndrome comportemental entre l'agressivité, l'activité et l'exploration : les individus plus agressifs sont également plus explorateurs et plus actifs, mais seulement dans les populations à forte densité et exposées aux prédateurs (Dingemanse et al., 2007). Comme l'illustre cet exemple, plusieurs facteurs écologiques ont été associés avec la variation des traits et des syndromes comportementaux.

Variation des traits

Quelques facteurs écologiques ont été associés à des différences comportementales dans une population. La prédation est un facteur souvent mentionné entraînant la variation des traits chez de nombreuses espèces (Bell & Sih, 2007; Bucklaew & Dochtermann, 2021; Dingemanse et al., 2007; Kortet et al., 2010; Tariel et al., 2020). Par exemple, le criquet (*Grylloides sigillatus*) devient plus actif et moins susceptible de sortir de son refuge après une exposition à un prédateur (Bucklaew & Dochtermann, 2021). Par ailleurs, Réale & Festa-Bianchet (2003) suggèrent que la présence de prédateurs favorise les brebis (*Ovis canadensis*) plus audacieuses. Les brebis âgées sont plus dociles et vulnérables à la prédation comparativement aux jeunes brebis audacieuses, alors que ce trait ne semblait pas sélectionné lors des années avec peu de prédation (Réale & Festa-Bianchet, 2003). La densité de la population est également un facteur écologique connu pour créer de la variation dans les traits (Cote et al., 2008; Duckworth & Badyaev, 2007; Galib et al., 2022; Korpela et al., 2011; Wauters et al., 2019). Par exemple, une étude de Cote et al. (2008) a montré qu'il existait une différence d'aptitude entre les jeunes lézards (*Lacerta vivipara*) asociaux et sociaux selon la densité de la population. Les lézards asociaux ont de meilleurs taux de survie et les femelles, de meilleurs taux de reproduction dans une population à faible densité (Cote et al., 2008). Par ailleurs, le parasitisme est de plus en plus mis en lien avec les différences comportementales interindividuelles au sein des populations sauvages (Barber & Dingemanse, 2010; Kortet et al., 2010).

Le parasitisme et le comportement animal

Le parasitisme a été mis en lien avec des différences comportementales entre les individus d'une population (Barber & Dingemanse, 2010). Un parasite est un organisme qui vit sur un autre organisme (ectoparasite), dans une cavité de l'organisme communiquant avec l'extérieur (mésoparasite) ou à l'intérieur de cet organisme (endoparasite) et dont il exploite les ressources, ce qui a pour conséquence de réduire le fitness de l'hôte (c.-à-d. l'organisme parasité) (en termes de survie ou de succès reproducteur) (Goater et al., 2014). Les individus parasités se comportent différemment des individus sains chez une variété de taxons pour une gamme de traits comportementaux (p. ex. activité, témérité, exploration, sociabilité, réponse anti-prédation) (Barber et al., 2017; Berdoy et al., 2000; Poulin, 1994; Webster et al., 1994). Par exemple, une augmentation de la témérité et/ou une réduction des réactions anti-prédatrices chez les individus

infectés ont été rapportées chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) infectée par un cestode (*Schistocephalus solidus*) (Barber et al., 2004; Giles, 1983), le rat (*Rattus norvegicus*) infecté par *Toxoplasma gondii* (Berdy et al., 2000; Webster et al., 1994), la souris (*Mus musculus*) infectée par un protozoaire (*Eimeria vermiformis*) et un nématode (*Heligmosomoides polygyrus*) respectivement (Kavaliers et al., 1997; Kavaliers & Colwell, 1995). Par ailleurs, il a été suggéré que le poisson killi californien (*Fundulus parvipinnis*) infecté par un trématode (*Euhaplorchis californensis*) est plus susceptible à la prédation aviaire, en raison d'un niveau d'activité plus élevé que la moyenne (Lafferty & Morris, 1996). Ainsi, plusieurs études ont montré qu'il existe une relation entre le comportement et le parasitisme. Toutefois, la direction de causalité dans cette relation dépend des systèmes et des contextes et la plupart des études sont corrélationnelles, ce qui empêche de confirmer si les parasites causent des changements de comportement entre les individus ou si les différences de comportement préexistantes chez les animaux sauvages influencent leur exposition aux parasites (Barber et al., 2017).

Modification du comportement par les parasites

Un changement de comportement à la suite d'une infection peut être dû à une réponse adaptative de l'hôte pour éliminer le parasite, à une modification par le parasite pour favoriser sa propre transmission ou à une simple réponse pathologique (Moore, 2013; Poulin, 1995). Tout d'abord, un exemple de réponse adaptative par l'hôte est le comportement de maladie (« sickness behaviour »). Les comportements de maladie sont un ensemble de changements de comportements caractérisé par de la léthargie et une modification des fonctions physiologiques en général (Dantzer & Kelley, 2007; Kelley et al., 2003; Lopes et al., 2021; Tizard, 2008). Les comportements de maladie sont bien connus chez les mammifères, mais peu chez les poissons (Lopes et al., 2021). Kirsten et al. (2018) ont montré que le poisson-zèbre (*Danio rerio*) réduit sa locomotion, ses interactions sociales et ses tendances exploratoires lorsqu'il y a une activation de son système immunitaire. Par ailleurs, chez les ectothermes, une des réponses immunitaires pour contrer une infection parasitaire est la fièvre comportementale, qui consiste à rechercher des micro-environnements ayant des températures plus élevées pour combattre le parasite (Boltaña et al., 2013). Une infection parasitaire peut donc modifier le comportement d'un hôte avec une activation du système immunitaire.

Par la suite, il est possible que le comportement des hôtes soit modifié à l'avantage du parasite avec plusieurs mécanismes (Poulin, 1994). Par exemple, il existe la manipulation parasitaire qui se définit comme étant la capacité d'un parasite à modifier le comportement de son hôte dans le but de favoriser sa propre transmission (Poulin, 1994). La manipulation parasitaire serait bénéfique pour les parasites ayant des cycles de vie complexes ou à transmission sexuelle, pour faciliter la transmission d'un hôte intermédiaire vers un hôte final (c.-à-d. augmenter le fitness du parasite) (Lafferty, 1999). Un exemple bien connu de manipulation parasitaire est celui de *Toxoplasma gondii*, qui modifie le comportement du rat (*Rattus norvegicus*) en créant une attirance vers le chat (*Felis catus*), pour faciliter la transmission du parasite (Berdoy et al., 2000). Par ailleurs, les parasites peuvent affecter des traits liés à la condition physique des hôtes pour déclencher des réponses compensatoires et les exploiter pour leur transmission (Aeby, 1991; Karban & English-Loeb, 1997; Lefèvre et al., 2008; McCurdy et al., 2000). Une réponse compensatoire est une altération à court terme du comportement ou des traits d'histoire de vie d'un individu pour compenser lors de conditions environnementales difficiles (Lefèvre et al., 2008). Par exemple, les coraux (*Porites compressa*) infectés par un trématode (*Plagioporus sp.*) auraient avantage à éliminer le parasite puisque celui-ci est très coûteux énergétiquement (c.-à-d. réduit la croissance). Les coraux infectés sont plus vulnérables à la prédation (c.-à-d. nodules gonflés allant du rose vif au blanc), mais cette prédation est favorable à l'élimination du parasite pour les coraux. De plus, la transmission du parasite est favorisée par l'exposition des coraux infectés à la prédation (Aeby, 1991). Ainsi, il existe quelques mécanismes, dont la manipulation parasitaire et l'exploitation de la réponse compensatoire, pour expliquer les changements de comportement causés par le parasite pour faciliter sa transmission.

Dans la nature, la plupart des hôtes sont infectés par plusieurs parasites différents au même moment (Cézilly et al., 2014; Venter et al., 2022). Lors d'une co-infection, certains parasites peuvent profiter de la manipulation parasitaire d'un autre parasite. Certains parasites utilisent cette technique appelée « Hitch-hikers ». Par exemple, le trématode *Microphallus subdolum* infecte des amphipodes comme hôte intermédiaire, mais ne modifie pas leur comportement. Toutefois, la présence de ce parasite a été rapportée avec la présence de *M. papillorobustus*, qui infecte le cerveau de l'amphipode et modifie son comportement pour le faire nager plus en surface, le rendant plus susceptible à la prédation par les oiseaux piscivores (Thomas et al., 1998).

Dans d'autres cas, il peut y avoir un conflit dans la manipulation d'un hôte lorsque deux parasites ayant des intérêts contradictoires infectent le même hôte, par exemple s'ils ont des hôtes finaux différents (Cézilly et al., 2000, 2014; Hafer, 2016; Miura & Chiba, 2007). Cézilly et al. (2000) ont montré un conflit entre deux parasites (*Polymorphus minutus*, *Pomphorhynchus laevis*) chez un hôte amphipode (*Gammarus pulex*). Dans la nature, *P. minutus* modifie la distribution verticale des amphipodes pour les rendre plus susceptibles à la prédation aviaire, alors que *P. laevis* induit une réaction accrue à la lumière et favorise la sortie des refuges pour augmenter la prédation par des poissons. Lorsque les amphipodes sont co-infectés, la distribution verticale est à mi-chemin entre les effets des deux parasites, mais *P. laevis* induit tout de même une réaction à la lumière en présence de *P. minutus*. Un autre exemple est un escargot (*Batillaria attramentaria*) co-infecté par deux trématodes (*Cercaria batillariae*, *Renicolid cercaria*). Lorsque infecté seulement par *C. batillariae*, les escargots ont des coquilles anormalement larges et sont distribués dans la partie inférieure de la zone intertidale. Lorsque infecté par *R. cercaria*, leur coquille est seulement un peu plus grosse et les escargots sont distribués dans la partie supérieure de la zone intertidale. Lorsque les escargots sont co-infectés par les deux parasites, ils ont une coquille de tailles intermédiaires et habitent une profondeur à mi-chemin, suggérant que les deux parasites peuvent affecter simultanément le phénotype des escargots co-infectés (Miura & Chiba, 2007). Ces résultats montrent les interactions possibles entre les parasites et les modifications du comportement dues à la co-infection.

Finalement, il arrive que des changements de comportement soient causés par une simple réponse pathologique à l'infection, sans conséquences adaptatives (c.-à-d. débilitation de l'hôte) (Allan et al., 2020; Guitard et al., 2022; Holland & Cox, 2001). Après une infection sévère à des larves de nématode (*Toxocara canis*) dans le cerveau, les souris (*Mus musculus*) augmentent leur temps d'immobilité et diminuent leurs comportements d'exploration, ce qui est expliqué par une débilitation causée par le parasite (Holland & Cox, 2001). En effet, *T. canis* peut infecter un large éventail d'hôtes paraténiques qui ont des comportements différents lorsqu'ils sont infectés, suggérant que le parasite ne sélectionne pas un trait en particulier et donc, cette infection est probablement une simple réponse pathologique. Chez le crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*), les individus extrêmement infectés par des ténias de l'achigan (*Proteocephalus ambloplites*) ont des réponses d'évitement diminuées lors d'une attaque aérienne simulée (Guitard et al., 2022). Ceci pourrait être expliqué par un dommage causé aux organes internes par l'infection, puisque l'hôte

final n'est pas un oiseau piscivore, mais bien un poisson piscivore. En bref, plusieurs mécanismes peuvent expliquer comment un parasite modifie les comportements interindividuels au sein d'une population. Toutefois, dans certains cas, il est possible que ce soient les différences comportementales interindividuelles initiales qui prédisent les infections d'un hôte.

Susceptibilité aux infections parasitaires

Quelques chercheurs se sont demandé si le comportement permet de prédire la susceptibilité aux infections parasitaires (Bohn et al., 2017; Boyer et al., 2010; Koprivnikar et al., 2012; Santicchia et al., 2019; Wilson et al., 1993). Les différences comportementales initiales des individus avant une infection pourraient déterminer comment ceux-ci interagissent avec leur environnement et ainsi, devenir plus ou moins susceptibles de rencontrer des parasites et de se faire infecter. Par exemple, Poulin et al. (1991) ont suggéré que les saumons de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) plus actifs ont plus de chances d'acquérir des copépodes parasitaires (*Saltrincola edwardsii*) libres dans l'eau puisque ces ectoparasites sont attirés par les ombres et perturbations mécaniques de l'eau. Des niveaux élevés d'activité et d'exploration seraient plus à risque d'infection par l'exploration de nouveaux objets ou environnements en s'exposant potentiellement à un large éventail de parasites. Toutefois, les larves de la grenouille des bois (*Lithobates sylvaticus*) plus exploratrices et actives sont moins susceptibles à l'infection avec des trématodes (*Echinoparyphium spp*), ce qui est probablement attribuable aux comportements antiparasitaires efficaces, comme l'évasion et l'élimination des parasites (Koprivnikar et al., 2012). Une étude pionnière de Wilson et al. (1993) a suggéré que le parasitisme est un facteur important dans la variation des traits, en montrant que les comportements d'exploration des crapets-soleils sauvages covariaient avec les niveaux d'infection de deux espèces de trématodes. Les individus pêchés à la nasse, c'est-à-dire qualifiés de téméraires, avaient des charges parasitaires significativement plus élevées de points noirs (« black spot ») (*Neascus sp.*) et une charge plus faible de vers blancs (« white grub ») (*Posthodiplostomum minimum*) que les individus pêchés à la seine (mélange d'individus timides et téméraires) (Wilson et al., 1993). Dans ce contexte, il est peu probable que les points noirs enkystés dans la peau manipulent le comportement, alors qu'il serait plus probable que les vers blancs que l'on retrouve dans le foie ou les vers jaunes (« yellow grub ») (*Clinostomum spp.*) dans le cerveau soient à l'origine d'un mécanisme semblable (Wilson et al., 1993). Une interprétation alternative des résultats a été proposée : les différences comportementales entre les

individus seraient à l'origine de l'acquisition des parasites selon l'utilisation de l'habitat, ce qui suggérerait que la charge parasitaire pourrait prédire le comportement du poisson dans ce contexte (Wilson et al., 1993). Il s'agit de l'une des premières études à avoir suggéré qu'il existe une relation entre la charge parasitaire et le comportement animal. Cependant, encore à ce jour, peu d'études ont investigué de plus près ces résultats en utilisant des conditions contrôlées ou semi-contrôlées. De plus, il est difficile de faire la distinction entre ces hypothèses concurrentes dans les études corrélationnelles (Barber & Dingemans, 2010).

Infection expérimentale

Pour comprendre les changements de comportement chez les hôtes à la suite d'une infection parasitaire, il est essentiel de pouvoir réaliser une infection expérimentale pour obtenir des données d'un même individu avant et après l'infection. Les infections expérimentales sont souvent réalisées en laboratoire en isolant un nombre connu de parasites dans un hôte sous conditions contrôlées (Hua et al., 2019; Sharp et al., 1992; Sweeting, 1974; Woo, 1979). Bien que les infections expérimentales en laboratoire soient très informatives, elles ne permettent pas de capturer toute la complexité derrière les infections naturelles. En effet, les co-infections se produisent très régulièrement dans la nature (Venter et al., 2022) et peuvent créer de la compétition entre plusieurs parasites dans un même hôte (Dallas et al., 2019; Fellous & Koella, 2009; Hafer, 2016; Lello et al., 2018; Mideo, 2009), ce qui peut moduler l'évolution des parasites (Karvonen et al., 2019) et altérer la transmission entre les hôtes (Lello et al., 2018; Randall et al., 2013). De plus, les infections expérimentales peuvent être difficiles à réaliser en laboratoire, particulièrement dans le cas où plusieurs hôtes sont nécessaires dans le cycle de vie du parasite (Sharp, 1990). Quelques expériences récentes ont tenté de contourner les problèmes associés aux infections en laboratoire en infectant des animaux dans des environnements semi-naturels (p. ex. des cages dans un lac) (Karvonen et al., 2004; Mathieu-Bégné et al., 2022; Mauduit et al., 2022). Mauduit et al. (2022) ont réussi à infecter le saumon quinnat juvénile (*Oncorhynchus tshawytscha*) avec deux parasites myxozoaires en plaçant des individus dans des cages dans une rivière pour mesurer les conséquences de l'infection sur la santé des poissons. Par ailleurs, Karvonen et al. (2004) ont mis en cage des truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) dans un lac pour être infectées par des trématodes (*Diplostomum spathaceum*) afin de déterminer l'efficacité avec laquelle la résistance acquise permet de protéger les poissons contre le parasite dans des conditions d'infection naturelle.

Malgré les défis soulevés par l'utilisation d'infections semi-naturelles (p. ex. le contrôle de l'exposition individuelle à l'infection), ces infections sont probablement plus représentatives de ce qui se produit dans la nature (c.-à-d. la co-infection) et permettent également aux individus de vivre des conditions environnementales fluctuantes semblables à ce qu'ils expérimentent lors d'une infection dans la nature. Ainsi, tester le comportement des mêmes individus avant et après une infection expérimentale peut aider à démêler la cause et l'effet entre le comportement et le parasitisme.

Condition corporelle

La condition corporelle, un indice de santé général qui repose sur la relation entre la longueur et la masse d'un individu (Bolger & Connolly, 1989; Sánchez et al., 2018), a souvent été mise en relation avec le comportement animal. Par exemple, la prise de risque covarie avec la taille corporelle et la condition corporelle chez la mésange charbonnière (*Parus major*) (Moiron et al., 2019). Les lézards ibériques des rochers (*Lacerta monticola*) en mauvaise santé sont plus timides, suggérant une habilité moindre pour fuir les prédateurs pour les individus en mauvaise condition corporelle et forçant ceux-ci à prendre moins de risques (López et al., 2005). Par ailleurs, la condition corporelle peut être influencée par le parasitisme. La condition corporelle est souvent réduite en présence de parasites (Lagrué & Poulin, 2015). Chez le crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*), il a été montré que l'infection par un trématode (*Uvulifer ambloplitis*) réduit significativement la condition corporelle des individus (Lemly & Esch, 1984). Toutefois, des hôtes en meilleure condition corporelle pourraient tolérer l'infection et ainsi, créer une corrélation positive entre la charge parasitaire et la condition corporelle au niveau de la population (Sánchez et al., 2018). La condition corporelle d'un animal sauvage peut donner un aperçu de la façon dont l'infection parasitaire affecte sa santé, ce qui peut également être lié au comportement. Par exemple, une étude sur le crapet-soleil a montré une relation négative entre la charge parasitaire et les comportements exploratoires, mais cette corrélation n'a été observée que pour les individus en mauvaise condition corporelle (Thelamon, 2023). Chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*), la probabilité de dispersion est corrélée négativement par l'abondance de nématodes et positivement par la masse corporelle (Debeffe et al., 2014). Malgré le fait que la condition corporelle ait été mise en lien avec le comportement et le parasitisme dans plusieurs études, des études expérimentales sont nécessaires pour comprendre la direction causale entre ces relations.

Description de l'étude et importance

Ce mémoire porte sur les effets d'une co-infection expérimentale par des trématodes et des cestodes sur la condition corporelle et les traits de comportement du crapet-soleil, soit la témérité, l'exploration et l'activité.

Espèce modèle

L'espèce modèle utilisée est le crapet-soleil, un poisson d'eau douce de la famille des Centrarchidae et native de l'est de l'Amérique du Nord (Miller, 1963; Wilson et al., 1993). C'est un poisson généraliste, consommateur d'insectes, de crustacés, de vers et de petits poissons, qui fait partie du régime alimentaire de plusieurs poissons piscivores, tels que l'achigan à grande et petite bouche (*Micropterus salmoides*, *M. dolomieu*) et d'oiseaux piscivores, comme le grand héron (*Ardea herodias*) ou le martin-pêcheur (*Megaceryle alcyon*) (Wilson et al., 1993). Le crapet-soleil a été utilisé dans des études antérieures pour mesurer les aspects de la trappabilité, les réponses de fuite, la témérité, l'exploration et la cognition (Guitard et al., 2022; Thambithurai et al., 2022; Thelamon, 2023; Wilson et al., 1993). C'est une espèce de poissons qui tolère bien la vie en laboratoire et qui est facile à maintenir en aquarium. De plus, il s'agit d'un poisson chez lequel on retrouve plusieurs parasites différents, avec des gradients de parasitisme selon les lacs étudiés. Dans le cadre de mon étude, deux types d'endoparasites ont été considérés, soit des trématodes et des cestodes.

Parasites étudiés

Deux espèces de trématodes (*Uvulifer ambloplitis* et *Apophallus sp*) sont retrouvées fréquemment chez les crapets-soleils infectés au site de l'étude. Ces trématodes causent la maladie du point noir qui se manifeste par l'apparition de points noirs sous la peau, les nageoires et dans les muscles du poisson. Avec ces points noirs, il est possible d'estimer la charge parasitaire du poisson sans le sacrifier. Il s'agit d'un endoparasite ayant un cycle de vie complexe, c'est-à-dire qui nécessite plusieurs hôtes intermédiaires obligatoires pour se rendre à son hôte final. Sous leur forme adulte, les trématodes se reproduisent de façon sexuée dans l'intestin de leur hôte final, un oiseau piscivore, tel que le martin-pêcheur ou le grand héron (Fig. 1-1). Les œufs sont libérés dans l'eau par les excréments de l'oiseau et éclosent en miracidie après environ 21 jours sur le substrat

(Roberts et al., 2009). Les miracidies infectent le premier hôte intermédiaire, un escargot aquatique, de la famille des Planorbidae, Lymnaeidae ou Hydrobiidae. Les miracidies se multiplient de façon asexuée dans leur premier hôte avant d'être relâchées sous forme de cercaires (stade libre). Par la suite, les cercaires nagent librement dans l'eau avant d'entrer en contact avec un poisson, comme le crapet-soleil, l'achigan à petite bouche ou la perchaude (*Perca flavescens*) (Lemly & Esch, 1984; Margolis & Arthur, 1979). Une fois dans son hôte-poisson, le parasite se transforme en métacercaire. Le parasite est alors dans une forme dormante et s'enkystera sous la peau, les nageoires, les muscles, la queue et les branchies du poisson. Le cycle de vie recommence au moment où le crapet-soleil se fait prédater par un oiseau piscivore (Fig. 1-1). Les trématodes causant la maladie des points noirs peuvent avoir des effets sur le comportement et la physiologie de leurs hôtes. Chez le grand brochet (*Esox lucius*), les poissons infectés par la maladie des points noirs sont plus petits que les poissons non infectés entre l'âge d'un et quatre ans, et cette différence augmente avec l'âge (Harrison & Hadley, 1982). Par ailleurs, les crapets-soleils qualifiés de téméraires avaient deux fois plus de points noirs que les individus qualifiés plus timides (Wilson et al., 1993) et les crapets-soleils ayant une grande densité de points noirs et une condition corporelle faible avaient des tendances exploratoires moins grandes (Thelamon, 2023).

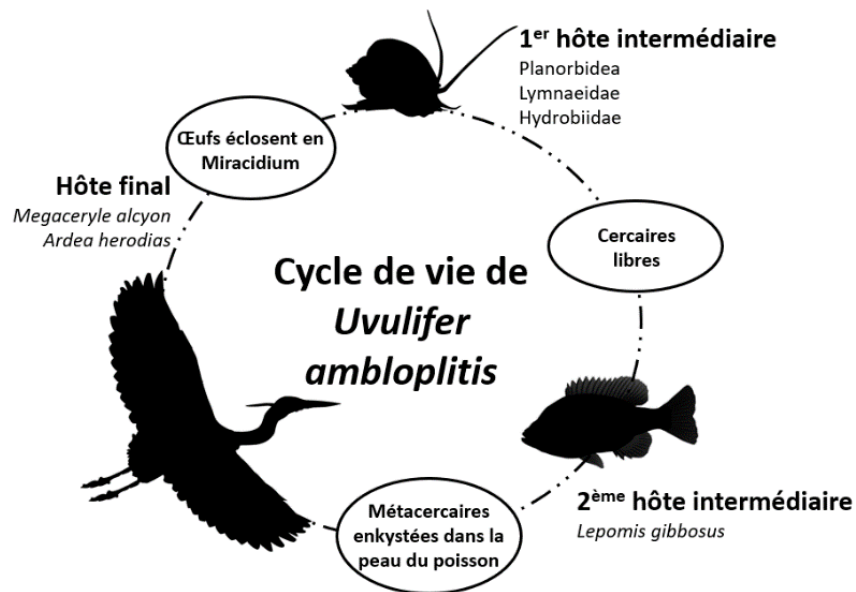


Figure 1-1. Illustration du cycle de vie de *Uvulifer ambloplitis*, trématode causant la maladie du point noir.

Les cestodes sont également des endoparasites retrouvés chez le crapet-soleil dans les lacs laurentiens, notamment *Proteocephalus ambloplitis* (« bass tapeworm »). Le cycle de vie de ce

parasite est complexe et peut nécessiter jusqu'à trois hôtes (Fig. 1-2). Tout d'abord, en milieu aquatique, les coracidiums, c'est-à-dire les œufs, sont éjectés de l'hôte final par les excréments. Les coracidiums sont ingérés par le premier hôte intermédiaire, un crustacé planctonique appartenant au groupe des copépodes, dans lequel les embryons se transforment en larves procercoïdes. Par la suite, le deuxième hôte intermédiaire, un petit poisson tel que le crapet-soleil, sera infecté par le parasite en consommant des copépodes infectés. Les larves procercoïdes migrent de l'intestin vers le cœlome, où elles deviennent des larves plérocercoides et attendent l'ingestion par leur hôte final (Daly et al., 2006). Les larves plérocercoides peuvent se retrouver dans la cavité cœlomique, les muscles ou les organes du poisson. Chez le crapet-soleil, les larves sont retrouvées majoritairement dans le foie et le tractus digestif chez les individus âgés de deux à quatre ans (Gradito, observations personnelles). Le cycle est complété lorsque l'achigan consomme le crapet-soleil, et que les plérocercoides pénètrent dans l'intestin de l'hôte final et envahissent les organes, notamment les gonades (Daly et al., 2006). Les cestodes peuvent avoir plusieurs effets chez différents taxons. Par exemple, on observe une diminution de l'activité et de la consommation d'oxygène chez un hôte intermédiaire amphipode (Franceschi et al., 2007), une diminution de l'évitement des prédateurs et une augmentation de la nage en surface chez l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) (LoBue & Bell, 1993). Chez le crapet-soleil, l'infection par des cestodes diminue significativement les taux métaboliques standard et maximal et diminue la réponse d'évitement suite à une attaque aérienne simulée lorsqu'ils sont co-infectés avec des points noirs (Guitard et al., 2022).

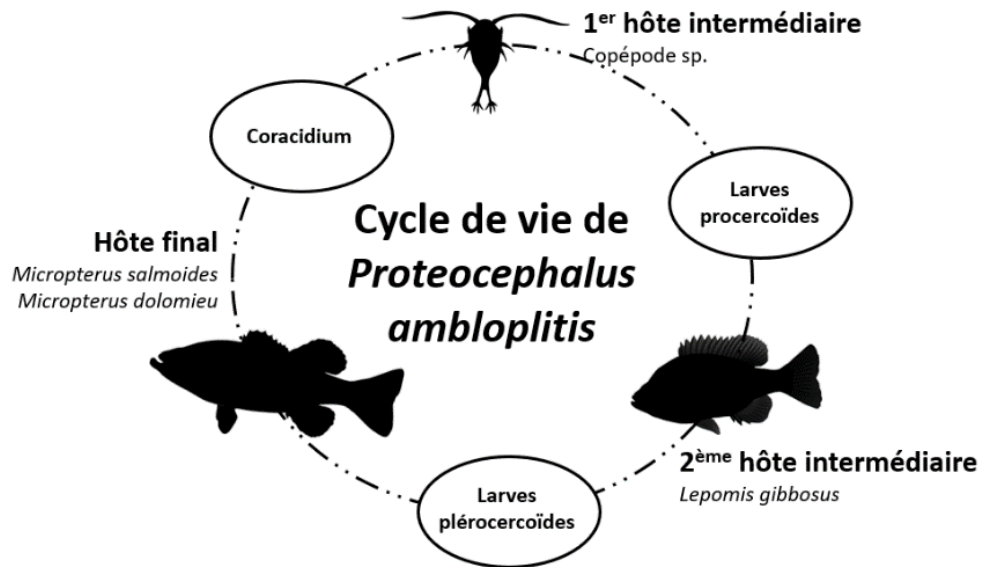


Figure 1-2. Illustration du cycle de vie de *Proteocephalus ambloplitis*, cestode qui cause une pathologie du foie chez le crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*).

Objectifs et hypothèses

L'objectif de ce mémoire était d'explorer la relation entre les traits de comportement, la densité de parasites et la condition corporelle de crapets-soleils (*Lepomis gibbosus*) sauvages. Plus précisément, nous avons mesuré à l'aide de tests standardisés la témérité, l'exploration et l'activité, ainsi que la condition corporelle, des crapets-soleils avant et après une infection expérimentale en milieu semi-naturel par des trématodes et cestodes. Étudier les effets d'une co-infection est écologiquement pertinent, puisque les crapets-soleils sont retrouvés infectés par plusieurs types de parasites dans les lacs laurentiens. L'utilisation de cages dans un lac où la prévalence de parasites est élevée a permis de co-infecter les poissons et de mieux comprendre la relation entre le comportement et le parasitisme. Avec cette approche expérimentale, nous avons exploré l'influence du comportement sur la susceptibilité à l'infection, tout en étudiant l'impact de l'infection sur le comportement. Plus précisément, l'étude soulevait trois questions : (i) existe-t-il des différences comportementales constantes (c.-à-d. personnalité) et des syndromes comportementaux chez le crapet-soleil? ; ii) la co-infection modifie-t-elle le comportement individuel et la covariance entre les traits comportementaux? ; et finalement (iii) comment la co-infection affecte-t-elle la condition corporelle et les traits de comportement? Lorsque les poissons ne sont pas infectés, nous prédisions des différences de comportement individuelles constantes et

une corrélation positive entre la témérité, l'exploration et l'activité (Herde & Eccard, 2013; Monceau et al., 2015; Wilson & Godin, 2009). Chez les poissons infectés, nous prédisions que l'infection parasitaire réduirait la répétabilité des traits, car la réduction de la variance interindividuelle dans les comportements devrait aider les parasites à maximiser leur transmission aux hôtes finaux (Poulin, 2013). Suivant la même idée, les syndromes comportementaux devraient être renforcés par l'infection et nous nous attendions à une augmentation des réponses moyennes d'exploration, d'activité et de témérité, car les crapets-soleils sont des hôtes intermédiaires dans le cycle de vie des parasites, et l'augmentation de ces traits et syndromes comportementaux pourrait entraîner une plus grande vulnérabilité à la prédation pour faciliter la transmission parasitaire (Barber et al., 2004; Berdoy et al., 2000; Lafferty & Morris, 1996). Nous prévoyions que la condition corporelle serait réduite chez les poissons infectés expérimentalement, ce qui pourrait influencer sur la façon dont les parasites affectent leur comportement (Lagrué & Poulin, 2015; Thelamon, 2023). Ainsi, nous nous attendions à trouver différentes corrélations entre la condition corporelle, la densité parasitaire et le comportement des poissons infectés.

Mon projet a permis de développer une méthode d'infection expérimentale en milieu semi-naturel dans un lac, pour des poissons d'eau douce. Pour comprendre comment une infection peut modifier le comportement d'un hôte et pouvoir interpréter les conséquences écologiques de ces résultats, il est important de pouvoir recréer les infections naturelles et les conditions que l'hôte expérimente dans son habitat naturel. Ce projet nous a permis d'explorer la complexité des changements de comportement causés par une co-infection, en soulignant la nécessité d'intégrer des méthodes en milieu semi-naturel.

Chapitre 2 – Co-infection par des trématodes et des cestodes diminue la condition corporelle et les niveaux d’activité chez le crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*)

Contribution des co-auteurs

- Maryane Gradito : Conception du projet d’étude, travaux terrain, analyse et traitement des données, rédaction
- Frédérique Dubois : Conception du projet d’étude, révision du manuscrit, supervision
- Daniel W.A. Noble : Analyses statistiques et révision du manuscrit
- Sandra A. Binning : Conception du projet d’étude, financement du projet d’étude, révision du manuscrit, supervision

Double trouble? Co-infection with trematodes and cestodes reduces body condition and activity levels in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*)

Maryane Gradito^{1,2} [±], Frédérique Dubois¹, Daniel W.A. Noble³, Sandra A. Binning^{1,2}

[±]Author for correspondence (maryane.gradito@umontreal.ca)

¹Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 1375 Avenue Thérèse-Lavoie-Roux, H2V 0B3, QC, Canada

²Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie (GRIL), département de sciences biologiques, Université de Montréal, 1375 Avenue Thérèse-Lavoie-Roux, H2V 0B3, QC, Canada

³Research School of Biology, Australian National University, 46 Sullivans Creek Road, Canberra, 2600 Australia

Target journal: Animal Behaviour (in revision)

Résumé

Le parasitisme est de plus en plus considéré comme un facteur écologique pouvant créer des variations dans la personnalité des individus. Pourtant, la direction causale de la relation entre la personnalité et les parasites reste incertaine. Nous avons mesuré trois traits de personnalité (i.e. témérité, exploration, activité) de crapets-soleils (*Lepomis gibbosus*) sauvages avant et après une infection expérimentale. À l'aide d'une expérience en milieu semi-naturel dans un lac, nous avons infecté avec succès les crapets-soleils avec des trématodes causant la maladie des points noirs et des cestodes. Malgré nos suppositions initiales (c.-à-d. que tous les individus ont le même risque d'infection dans une cage), nous avons constaté que les traits comportementaux initiaux influençaient fortement la susceptibilité à l'infection : les poissons initialement plus téméraires et moins actifs ont acquis une densité plus élevée de points noirs et de cestodes pendant l'infection. Nous avons également trouvé une diminution de la condition corporelle par la densité de cestodes, suggérant une débilitation de l'hôte. La condition corporelle était corrélée positivement avec la distance parcourue, quel que soit le statut d'infection individuel. La répétabilité des traits (c.-à-d. exploration et activité) et du syndrome comportemental entre l'exploration et l'activité semblait diminuer après l'infection expérimentale. La distance parcourue et la densité de trématodes étaient négativement corrélées, suggérant que l'infection par les points noirs diminue le niveau d'activité des hôtes. Sachant que les parasites causant la maladie des points noirs ont un cycle de vie complexe et que le crapet-soleil est un hôte intermédiaire, ce changement dans le comportement de l'hôte pourrait aider le parasite à compléter sa transmission aux oiseaux-hôtes piscivores en augmentant la prédation sur les poissons infectés. Bien que nous ne puissions pas confirmer la direction de la causalité, nos résultats montrent un lien étroit entre le comportement et le parasitisme. Nous proposons que deux mécanismes puissent fonctionner simultanément : le comportement initial des individus influence le risque d'infection, et l'infection peut créer de la variation au niveau de la plasticité comportementale des individus.

Mots clés: Comportement de maladie, Hôte-parasite interactions, Indice Fulton, Comportement animal, Poisson d'eau douce, Ténia de l'achigan, *Uvulifer sp.*

Abstract

Parasitism is increasingly seen as an ecological factor contributing to behavioural variation among individuals. Yet the causal direction of the relationship between animal behaviour and parasites remains unclear. We measured behavioural traits (i.e. boldness, exploration, activity) in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) before and after an experimental infection using cages in a lake where sunfish were exposed to cestode and trematode infection for one month. Despite our initial assumptions (i.e. all individuals have the same risk of infection within a cage), we found that initial behavioural traits strongly influenced infection susceptibility: initially bolder and less active fish acquired a higher density of black spots and cestodes during the infection. Fish body condition decreased with increasing cestode density, suggesting that infection is costly to hosts. Body condition was positively correlated with distance swam, a measure of activity, regardless of individual infection status. The repeatability of exploration and activity behaviour and the strength of the activity-exploration correlation (i.e. behavioural syndrome) were reduced after experimental infection. Distance swam and trematode density were negatively correlated, suggesting that this infection decreases host activity levels. Since trematodes have a complex life cycle with piscivorous birds as a final host, a decrease in activity following infection may make infected fish more susceptible to bird predation, benefiting the parasite. While we cannot confirm the direction of causality, our results show a close link between behaviour and parasitism. We propose that two mechanisms may simultaneously operate: the initial behaviour of individuals influences the risk of infection, and infection can create variation in behavioural plasticity of individuals.

Keywords: Endoparasitism, Bass tapeworm, Bayesian statistics, Black spot disease, Freshwater fish, Fulton condition index, Host-parasite interactions, Shelter emergence test, Sickness behaviour, Open field test.

1. Introduction

It is now well-established that inter-individual behavioural differences consistent over time and contexts (i.e. personality) exist within wild animal populations (Barber & Dingemanse, 2010). Ecological factors, including predation and resource competition, can act as drivers of behavioural variation in a variety of systems (Bell & Sih, 2007; Bucklaew & Dochtermann, 2021; Dingemanse & Réale, 2005; Kortet et al., 2010; Tarel et al., 2020). Similarly, state-dependent traits such as body condition can also impact behavioural traits (López et al., 2005; Moiron et al., 2019) and have been linked with parasite infection (Debeffe et al., 2014; Thelamon, 2023). By contrast, the overall importance of parasites in driving behavioural differences in wild populations remains unclear despite growing interest in understanding their role in contributing to inter-individual behavioural differences (Barber et al., 2000, 2017; Dubois & Binning, 2022). Parasites are ubiquitous organisms that live and use resources on (ectoparasite) or in (endoparasite) an organism (Goater et al., 2014). However, parasites are often overlooked in behavioural and physiological studies (Chrétien et al., 2023), limiting our understanding of their importance in explaining trait variation among individuals.

Specifically, a growing number of studies have documented correlations between parasite infection and animal behaviour (Barber et al., 2017; Barber & Dingemanse, 2010; Kortet et al., 2010) suggesting that infected individuals behave differently than uninfected ones in a range of behaviours (e.g. risk-taking, exploration, predator avoidance, activity) (Barber et al., 2017; Berdoy et al., 2000; Poulin, 1994; Webster et al., 1994). However, two competing hypotheses can explain these trends. First, infection with parasites may cause changes in host behaviour (Moore, 2013; Poulin, 1995). Direct modification of behaviour by parasites, in particular, can occur via parasite manipulation, a phenomenon often seen in hosts infected by parasites with complex life cycles (i.e. requiring several intermediate hosts) (Lafferty, 1999; Parker et al., 2009). For example, infection by *Toxoplasma gondii* changes the behaviour of host rats (*Rattus norvegicus*) that become attracted, rather than repelled, by the smell of cat urine. Since cats are the final host for *T. gondii*, this change in rat behaviour makes it more likely that infected rats are predated on by cats, allowing the parasite to complete its life cycle (Berdoy et al., 2000). Parasites can also indirectly alter host behaviour through the host compensatory response (Lefèvre et al., 2008) or through adaptive responses like sickness behaviours (Dantzer & Kelley, 2007; Kelley et al., 2003; Lopes et al., 2021; Tizard, 2008).

For instance, Kirsten et al. (2018) showed that zebrafish (*Danio rerio*) reduce locomotion, social interactions, and exploratory behaviours when the fish immune system is activated. Second, pre-existing individual behavioural differences may influence host susceptibility to infection (Bohn et al., 2017; Koprivnikar et al., 2012; Santicchia et al., 2019; Wilson et al., 1993). For example, Wilson et al. (1993) found differences in the parasite fauna from pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) collected with different fishing methods. They suggested that behavioural differences predict the parasite fauna a fish is likely to encounter, and thus, be infected with. Similarly, an experimental study showed that more exploratory and active tadpoles (*Lithobates sylvaticus*) are less susceptible to infection with trematodes (*Echinoparyphium spp*), suggesting that behavioural differences were strong predictors of infection intensity (Koprivnikar et al., 2012). Yet, distinguishing between these competing hypotheses is challenging in correlational studies (Barber & Dingemanse, 2010).

Experimental infections can help disentangle the direction of the causal relationship between parasitism and behaviour. Experimental infections are often conducted in the laboratory by infecting a host with a known number and species of parasite(s) under controlled conditions (Hua et al., 2019; Sharp et al., 1992; Sweeting, 1974; Woo, 1979). While laboratory infections are informative, they do not capture the complexity of natural infections, where co-infection and environmental variations can alter the nature or the impact on hosts (Venter et al., 2022). For instance, mice (*Mus musculus*) co-infected with influenza-tuberculosis experience more severe disease than when infected with only a single pathogen (Redford et al., 2014; Walaza et al., 2020). Co-infection is common in nature and can create competition between parasites within a host (Dallas et al., 2019; Fellous & Koella, 2009; Lello et al., 2018; Mideo, 2009), which can shape parasite evolution (Karvonen et al., 2019) and alter between-host transmission (Lello et al., 2018; Randall et al., 2013). Experimental infections can also be difficult to perform, especially when multiple hosts are involved (Sharp, 1990). An alternative to experimental infection in laboratory settings involves infecting animals in semi-natural environments (Karvonen et al., 2004; Mathieu-Bégné et al., 2022; Mauduit et al., 2022). For instance, Mauduit et al. (2022) successfully infected juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) with two myxozoan parasites by placing individuals in cages in a river to measure the consequences of infection on fish health. Karvonen et al. (2004) placed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in cages in a lake to be infected by trematodes (*Diplostomum spathaceum*) to determine how effectively acquired resistance protects

fish against the parasite. Despite the challenges presented by using semi-natural infections (e.g., controlling individual parasite exposure), they are likely more representative of what occurs in the wild (i.e. co-infection), and allows individuals to experience fluctuating environmental conditions similar to what they experience during natural infection. This way, we can expose all individuals to a similar risk of infection. In addition, measuring individual behaviour before and after an experimental infection can help us understand the degree to which initial behavioural traits are related to susceptibility to infection as well as how infection subsequently modulates behaviour.

Body condition, an index of general health (Bolger & Connolly 1989, Sanchez et al. 2018), is a state-dependent trait that influences and can be influenced by both individual behaviour and infection status. For instance, risk-taking covaries with body size and body condition in great tits (*Parus major*) (Moiron et al., 2019), and Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*) in poor body condition are shyer (López et al., 2005). Furthermore, body condition is often reduced in the presence of parasites (Laguerre & Poulin, 2015; Sánchez et al., 2018). Conversely, hosts in better condition may be able to tolerate more parasites and thus, a positive correlation between body condition and parasite load can also exist at the population level (Sánchez et al., 2018). Either way, body condition can provide insight into how parasitic infection affects host health, which can also be linked to behaviour. For instance, Thelamon (2023) found a negative relationship between parasite load and exploratory behaviours in fish hosts, but only for individuals in poorer body condition. Assessing how body condition changes during the course of an infection is thus an important metric to consider when exploring relationships among behaviour and parasitism.

Here, we explored the relationships between behaviour, parasite density and body condition in experimentally co-infected, wild-caught pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). Pumpkinseed sunfish can be infected by numerous parasitic worms including trematodes, cestodes and nematodes in the wild (Chapman et al., 2015). We tested the same individuals' behavioural traits (i.e. boldness, exploration, activity) before and after an experimental infection in a lake where parasite prevalence is high. We restricted fish movement in the lake by placing them in cages to allow similar exposure to all individuals. Specifically, our study had three main questions: (i) are there consistent behavioural differences (i.e. personality) and behavioural syndromes in sunfish? (ii) does co-infection alter individual behaviour and covariance among behavioural traits? and (iii) how does co-infection affect body condition and behaviour? We were also able to test whether

initial behavioural traits influence susceptibility to infection while in cages. When fish are uninfected, we expect to find consistent individual behaviour differences and a positive correlation between boldness, exploration, and activity as these traits can form a behavioural syndrome in some fish species (Herde & Eccard, 2013; Monceau et al., 2015; Wilson & Godin, 2009). Following infection, we expect a reduction in the repeatability of behavioural traits because reducing inter-individual variance in behaviour among fish that are infected should help parasites maximize their transmission to final hosts (Poulin, 2013). Following the same idea, behavioural syndromes should be strengthened by infection and we expect an increase in mean boldness, exploration, and activity at the population level because sunfish are intermediate hosts in the parasite life cycle, and increases in these traits and syndromes could result in more vulnerability to predation to facilitate parasite transmission (Barber et al., 2004; Berdoy et al., 2000; Lafferty & Morris, 1996). We predict mean boldness, exploration, and activity at the population level to increase in individuals experimentally infected. Body condition should be reduced in experimentally infected fish, which could also influence correlations between infection and behaviour (Lagrange & Poulin, 2015; Thelamon, 2023).

2. Methods

Study species

Pumpkinseed sunfish (Centrarchidae: *Lepomis gibbosus*) (Miller, 1963; Wilson et al., 1993) are generalist freshwater fish native to eastern North America. They feed on insects, crustaceans, worms, and small fish, and are prey to several piscivorous fish and birds, including small and largemouth bass (*Micropterus dolomieu*, *M. salmoides*) and great blue heron (*Ardea herodias*) (Wilson et al., 1993). Pumpkinseed sunfish have been used in previous studies to measure aspects of trappability, boldness, exploration, and cognition (Thambithurai et al., 2022; Thelamon, 2023; Wilson et al., 1993). In Laurentian lakes where this study was conducted, sunfish are commonly infected by at least two species of trematodes (e.g. *Uvulifer ambloplitis* and *Apophallus sp.*) which cause visible black spots on fins and skin as well as in fish muscles (i.e. black spot disease). These endoparasites have a complex life cycle with multiple hosts needed for development and reproduction to occur: a freshwater snail (e.g. *Amnicola limosa*), a sunfish and a piscivorous bird (e.g. kingfishers, *Megaceryle alcyon*; great blue heron, *Ardea herodias*). Infection with black spot disease has been found to reduce host growth and survival in Northern pike (*Esox lucius*) (Harrison & Hadley, 1982), increase oxygen consumption and reduce body condition in bluegill (*Lepomis macrochirus*) (Lemly & Esch, 1984), and is associated with behavioural differences in pumpkinseed sunfish (Thelamon, 2023; Wilson et al., 1993). Bass tapeworms (Cestoda: *Proteocephalus ambloplitis*) are also endoparasites with a complex life cycle. This cestode requires a planktonic crustacean like copepods, a small fish like the pumpkinseed sunfish and a piscivorous fish, including small and largemouth bass to complete its life cycle. Cestode infection is linked to a decrease in predator avoidance and increase surface swimming in three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) (LoBue & Bell, 1993) and decrease in standard and maximum metabolic rates as well as a decrease in anti-predator response in pumpkinseed sunfish (Guitard et al., 2022).

Animal collection and husbandry

Sampling and experiments were carried out at the Université de Montréal's Station de Biologie des Laurentides (SBL) in Saint-Hippolyte, Québec (45.98898°N – 74.00013°W) between May and September 2022. A total of 72 pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) were collected by seine net in Lake Cromwell (45.59231°N, -73.59565°W) on May 30 and 31, 2022. Sub-adult individuals measuring between 4 and 5 cm (1-2 years of age, mean mass: 2.2±0.03 grams, mean

standard length: 4.3 ± 0.02 cm) and few visible black spots (Trematoda: *Apophallus sp.* and *Uvulifer sp.*; min-max: 0 - 28; median: 2) were kept. Fish were transported back to the laboratory in aerated buckets within 2 hours of capture. For the first week following capture, fish underwent a salt bath (3 g/L) quarantine treatment to reduce fungal and/or bacterial infections (Lanikova et al., 2021). Two doses of praziquantel treatment (2 mg/L) were also administered as a bath for 24 hours to eliminate unencysted cestodes and trematodes (Binning et al., 2018; Norbury et al., 2022). Tanks were cleaned and water and salt mixtures were changed once daily one or two hours after feeding time.

Following the quarantine period, fish were housed in six tanks (50,3 x 24,1 x 29 cm, 45L), separated with a partition to ensure group stability ($n = 6$ per group) and minimize aggressive interactions (10 experimentally infected groups; 2 control groups that stayed in the lab). Water was supplied via a flow-through system pumped from nearby Lac Croche (45.99003°N, -74.00567°W). Water was filtered on arrival with a sand filter and sterilized with ultraviolet light. Fish were fed 10 to 12 grams of frozen bloodworms every morning. Tanks were siphoned 1 hour following feeding to remove uneaten food and excrement. PVC tubes and plastic plants were provided as a refuge. Fish were maintained in natural summer light cycle: 14 hours of light and 10 hours of darkness.

All fish were weighed and measured (total length, standard length, mass) during the second week of acclimatization. For each individual, we quantified trematodes with a plastic bag containing water and counting the number of black spots on the left side of the fish's body, dorsal and anal fin (to avoid double counting) as well as on both sides for pelvic and pectoral fins. We assume infection is homogenous and doubled the number counted for the right side (excluding pelvic and pectoral fins). To identify individuals, a unique color code was implanted in the fish using a visible elastomer implant (VIE tags, Northwest Marine Technology). Fish were given a two-week acclimatization period following salt bath treatment before the behavioural experiments began.

Ethical note

Fish were collected and cared for with approval from the Université de Montréal's animal care committee and the ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements

climatiques, de la Faune et des Parcs (Comité de Déontologie de l'Expérimentation sur les Animaux; Permit number: 22-025, Collection permit number: 2022-05-16-1971-15-S-P).

Behavioural experiments

All behavioural experiments were conducted between 8:30 am and 1:00 pm to standardize hunger levels and other sources of diurnal variability. Four behavioural arenas were used to measure behavioural traits: exploration, activity, and boldness. These traits were measured twice before (T1 and T2) and twice after (T3 and T4) an experimental infection in a semi-natural environment. Two randomly selected fish from each of the 12 groups were tested each day (24 fish per day). Three days was necessary to test all fish for one trait. Experimental tanks were filled with the same water as the holding tanks. Water was changed between each fish. To reduce transport stress and minimize exposure to air, fish were transported from their holding tank to the test tank in a water-filled beaker covered with black tape. All experiments were filmed from above with a digital camera (Go Pro Hero 4).

Novel environment test

A novel environment test was used to record exploration and activity behaviour (Jones & Godin, 2010; Mazue et al., 2015). Before starting the trial, an individual was placed in a clear plastic arena (76 x 30 x 30 cm, water height 10 cm). Fish were given 1 minute to acclimate to the environment before behaviour was recorded. Exploration behaviour was recorded over 5 minutes as the percentage of surface area (%) covered by a fish in the new environment. One more minute was given where no behaviour was recorded. We then recorded fish activity as the distance in centimeters swam by a fish in the tank over the next 5 minutes (Archard & Braithwaite, 2011; Wilson et al., 1976). Distance swam was calculated and extracted automatically using Lolitrack 5 software. Exploration was calculated from the X, Y coordinates provided by Lolitrack using R [vers. 4.2.2] (R Core Team, 2022). Percentage of surface covered (%) was calculated using the raw pixel position of the fish in the videos. Resolution of videos used was 100 pixels. All pixels were transformed into 0 (absence of the fish) and 1 (presence of the fish) to calculate surface covered.

Shelter emergence test

A shelter emergence test was conducted and recorded with a Go Pro Hero 4 to assess behaviour along the bold-shy continuum (Brown et al., 2005; Brown & Braithwaite, 2004; Carter

et al., 2013). Individuals were gently transferred from the water-filled beaker into the middle of a 16 x 35 cm shelter area behind a closed sliding door for a 15-minute habituation period (Fig. 2-1). Two plastic plants were fixed in the shelter area. When the habituation period was over, recording started, and the sliding door was opened by lifting gently the door by hand. Emergence time (in seconds) for the fish to leave the shelter area completely (i.e. when the fish is fully in the open compartment) was recorded. Emergence time in seconds was extracted from the videos ($n = 288$) by one observer. Videos were examined out of order (i.e. not following trial order nor individuals) to reduce observer bias.

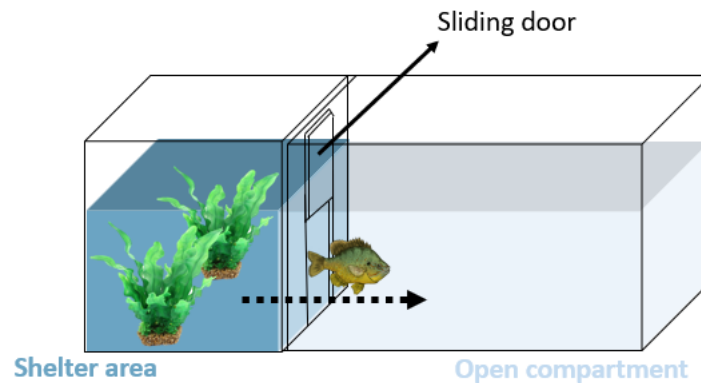


Figure 2-1. Shelter emergence test apparatus to measure boldness-shyness. Fish were placed in the shelter area for 15 minutes before the door was lifted and emergence time recorded. Recording stopped when the tip of the tail was outside shelter area.

Experimental infection

An experimental infection was carried out in Lake Cromwell where prevalence of parasites is very high (Apx. 78% black spot prevalence in similar-sized pumpkinseed sunfish; Vigneault, In prep.) using 10 galvanized steel cages (60 x 60 x 45 cm) with 6 fish per cage ($N = 60$). Since keeping fish in cages without risk of infection was not possible, two groups of six individuals ($n = 12$) were maintained in separate tanks in the laboratory to control for effects of time and habituation (Mauduit et al., 2022). These groups were also used to confirm the effectiveness of the anti-parasite treatment at killing cestodes within the first week of capture. Shelters made of PVC tubes and plastic plants were attached to the bottom of the cages to reduce stress. Caged fish were fed with frozen bloodworms every day for the first week, and then every other day for the rest of the month at random times of the day to avoid anticipatory behaviour and encourage natural feeding behaviour on zooplankton, which is necessary for infection with cestode parasites. Control fish in the

laboratory were also fed with frozen bloodworms at random times of the day. Cages were placed near the shore of the lake, about 1.5 meters deep in the water in locations with enough water circulation to promote oxygenation and stable temperatures. The cages were left for 30 days in lake Cromwell (July 7 – August 5, 2022). Caged fish were then brought back to the lab. Both caged fish and control fish were again treated in a salt bath for 24 hours before being placed back in their holding tanks. Fish were weighed and measured again in the following days before behavioural trials (T3-T4), which started 7 days following their return to the lab. Post experimental infection trials proceeded as previously described.

Dissections

Following T4, fish were weighed, measured, and visible black spots were counted using previously described methods (Thambithurai et al., 2022). Fish were then euthanized with an overdose of clove oil and dissected within 2 minutes of being sacrificed. The liver, body cavity and digestive tract were inspected for parasites that were alive (i.e. moving). A distinction between alive and presumed dead parasites was made to account for any cestodes that were killed by the praziquantel treatment compared to those that were newly acquired during the experimental infection. Brain and gills were examined for parasites as well. Afterwards, muscles were crushed with a petri dish to quantify encysted parasites (black spots, yellow grub, or white grub). All dissections were performed within a week after T4. To calculate black spot density, we used the number of black spots acquired during the experimental infection period (i.e. the number counted post-infection minus the number counted pre-infection). For cestode density, we only considered live individuals (both proceroid and plerocercoid forms).

Statistical analyses

All statistical analyses were performed in R [vers. 4.2.2] (R Core Team, 2022). All variables were z-scaled (i.e. $(x - \bar{x})/\sigma$) before fitting the models to ease model interpretation and improve parameter estimation. We fitted our mixed models within a Bayesian statistical framework using the *brms* [vers. 2.18.0] (Bürkner, 2017) package and *rstan* [vers. 2.26.15] (Stan development team., 2021). We ran four MCMC chains each with 6000 iterations, sampling every iteration. We discarded the first 2000 iterations as a warmup. We visually inspected chains to ensure that they were mixing well and that chains had converged (i.e. $R_{hat} < 1.02$) and ensured that we had an effective sample size >1000 for all parameters. When we refer to the variable “treatment” in our

models, “control before” (n = 12) are control fish from the two behavioural trials (T1 and T2) which were kept in the laboratory throughout the experiment; “uninfected” (n = 60) are fish from T1 and T2 that were later placed in cages for the infection protocol; “infected” are the same 60 fish as in the uninfected group following experimental infection; and “control after” are the control fish at T3 and T4 following 30 days in the lab.

Susceptibility to infection

To test if behaviour influences parasite infection within cages, we tested whether individual behaviour before experimental infection (T1-T2) for each trait was related to black spot and cestode density acquired during experimental infection. For each trait measured, we fitted one model with black spot density and one model with cestode density as the response variables, behaviour before (T1-T2) as a fixed effect, fish ID and cage ID as random factors (See Table A 1, model 1).

Personality and behavioural syndromes

To test for evidence of personality (i.e. traits were repeatable) and how co-infection affects repeatability, we built a multi-response model with emergence time, surface covered and distance swam as response variables (See Table A 1, model 2). Response variables were visually inspected, and qq-norm plots used to assess the assumptions of normality. Distanced swam and emergence time were log-transformed. Treatment (control before; uninfected; infected; control after) was included as a fixed effect for each response variable as we predicted that infection would change fish behaviour. Fish identity (n = 72) and cage ID (n = 12, 10 cages + 2 control groups) were included as random effects in the model. Given that experimental infection could also impact within-individual variance (i.e. residual variance) differently across treatment groups, we fitted a heterogenous residual variance model. Our first model included tank (i.e. experimental tanks) as a fixed factor. We compared models using the *loo* package [vers. 2.5.1] (Vehtari et al., 2023) and decided to remove the variable tank as the model without tank was better fitted (*elpd_diff*: $\Delta -1.1 \pm 1.5$).

Repeatability (R) for each trait was calculated as:

$$R = \frac{\sigma_{ID_t}^2}{\sigma_{ID_t}^2 + \sigma_{cage}^2 + \exp(\sigma_R)^2_t} \quad (1)$$

from Equation 1, $\sigma_{ID_t}^2$ is the variance among fish for t , σ_{cage}^2 the variance among cages and $\exp(\sigma_R)^2$ is the log transformed standard deviation squared for t (i.e. residual variance) where t is the treatment state (uninfected; infected; control). Given that we estimated separate residual variances for each treatment, we were able to calculate repeatability across treatments. We also calculated an overall (i.e. marginal repeatability) by pooling the posterior distributions of each $\exp(\sigma_R)^2_t$ and $\sigma_{ID_t}^2$.

To test for the presence of behavioural syndromes (i.e. correlations between traits) and how co-infection affects these, we built a multi-response model with emergence time, surface covered and distance swam as response variables (See Table A 1, model 3). Treatment (uninfected; infected) was included as a fixed effect for each response variable because we wanted to compare behavioural syndromes between the uninfected and infected state only. Therefore, we fitted a model without control fish. Fish identity ($n = 60$) and cage ID ($n = 12$) were included as random effects in the model. To estimate the average correlation for each trait, we pooled MCMC chains for the uninfected and infected state.

To test if parasitism affects personality, we used a reaction norm approach to observe differences in individual slopes for each trait, before and after infection. To evaluate how trait changed (i.e. correlations between random slopes of each trait) and how much individuals changed when infected (i.e. intercept-slope comparisons between traits), we fitted a multi-response model with emergence time, surface covered, and distance swam as response variables (See Table A 1, model 4). This model estimates individual random slopes according to treatment. We compared this model allowing variance in intercepts and slopes for treatment to a model with variance in intercepts only and found that the model with random slopes was better fitted ($elpd_diff.: \Delta -5.2 \pm 3.6$). Following this, we tested if individual relative ranks were maintained between the uninfected and infected state with bivariate models for each trait measured before and after experimental infection (See Table A 1, model 5). Behaviour before (T1-T2) and behaviour after (T3-T4) for infected fish were the response variables for each trait. Fish and cage ID were included as random factors.

Body condition, parasite density and behaviour

To explore the relationships between body condition, parasite density and behaviour, we calculated body condition with the Fulton index ($mass/length^3(cm)$) (Jakob et al., 1996). As mass and length were recorded for each individual following each behavioural trial, we calculated four measures of body condition for each fish. We used adjusted fish mass (i.e. fish mass minus parasite mass (Lagrue & Poulin, 2015)) for the two measures (T3 and T4) of body condition after the experimental infection (we assumed parasite mass was negligible before the experimental infection). For bass tapeworm, adult parasite average mass was 0.003g and the larval form was 0.0008g. We decided to exclude nematodes since the mass varied greatly between individuals and were rarely found in our fish samples ($n = 4$ fish). Black spot mass was considered too small to be subtracted from total mass ($10^{-7}g$). To test if body condition changed during infection, we built a model with body condition as a response variable, density of cestodes, density of black spots, and treatment (uninfected; infected; control) as fixed effects, fish identity ($n = 72$) and cage ID ($n = 12$) as random effects (See Table A 1, model 6).

To test if co-infection and body condition influence behaviour, we created two models on different subsets of data (uninfected vs infected). We included control fish for each model. For trials done when fish were uninfected (T1-T2), we built a multi-response model with the three behavioural traits measured as response variables (See Table A 1, model 7). Body condition was included in the model as a fixed factor, fish identity ($n = 72$) and cage number ($n = 12$) as random effects. For trials done when fish were infected (T3-T4), we built a multi-response model with the three behavioural traits measured as response variables (See Table A 1, model 8). Cestode density, black spot density and body condition were included as fixed factors, fish identity ($n = 72$) and cage ID ($n = 12$) were included as random effects.

We suspected an interaction between body condition and both parasite density and so we fitted a new model to test this. We also wanted to see if there was an interaction between the two types of parasites and we built a new model with that interaction. We did not find any evidence of interaction between these variables and so we decided not to include them in our final models (See table A 2).

3. Results

Experimental infection

We found no living parasites in the abdominal cavity or body tissues of control fish (i.e. those that stayed in the laboratory) indicating that the praziquantel treatment was effective at killing unencysted helminths within the first week of capture. Fish were successfully co-infected with parasites following one month in lake cages (Fig. 2-2). The most abundant species found in the experimentally infected fish were trematodes causing black spot disease (Trematoda: *Apophallus sp.* and *Uvulifer sp.*; min-max: 0 - 36; median: 6.5) and bass tapeworms (Cestoda: *Proteocephalus ambloplites*; min-max: 0 - 36; median: 4). *Apophallus sp.* were found most often on fins and body surfaces, *Uvulifer sp.* were found more frequently inside the muscles (Gradito, personal observations). Across all cages, experimental fish gained, on average, 8.4 black spots (Fig. 2-2). Bass tapeworms were mostly found in the liver, stomach, and digestive tract, occasionally around the spleen (n = 7 fish), and rarely on the gills (n = 2 fish) or the heart (n = 1 fish). Other unknown nematode species were found rarely in the fish body cavity (n = 4 fish).

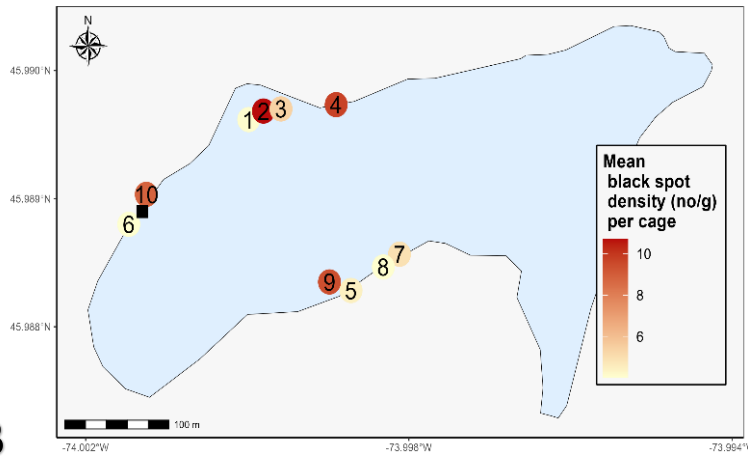
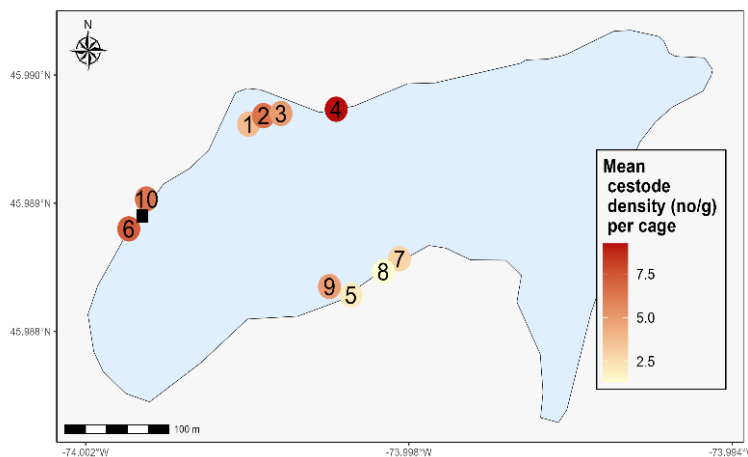
A**B**

Figure 2-2. Mean black spot (A) and bass tapeworm (B) density per cage (n = 10) places at different sites around Lake Cromwell, Station de Biologie des Laurentides, Québec, Canada. Map coordinates are expressed in decimal degrees. Black square is the water entry point (boat dock).

Susceptibility to infection

We found a strong negative relationship between black spot density and distance swam before experimental infection (T1-T2), and between cestode density and distance swam (T1-T2) (Tab. 2-1). We also found strong evidence that emergence time at T1-T2 is negatively related to black spot density, but low evidence that this trait is related to cestode density (Tab. 2-1). We

have no evidence that surface covered at T1-T2 is correlated with black spot or cestode density (Tab. 2-1).

Table 2-1. Relationships between behaviours before (T1-T2) experimental infection and parasite density (black spot, cestode) following infection (T3-T4) of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) and their 95% credible intervals.

Response variables	Log emergence time (sec)	95CI (emergence)	Surface covered (%)	95CI (surface)	Log distance swam (cm)	95CI (distance)
Black spot density (no/g)	-0.27±0.10	[-0.46,-0.08]	0.13±0.11	[-0.08,0.34]	-0.43±0.10	[-0.63,-0.24]
Cestode density (no/g)	-0.17±0.10	[-0.36,0.03]	0.01±0.11	[-0.20,0.23]	-0.30±0.10	[-0.50,-0.10]

Differences in average behavioural responses

We have evidence that control fish (T1-T2) and uninfected fish (T1-T2) do not show different behavioural responses (Fig. 2-3). For both infected and control fish, when comparing before (T1-T2) and after (T3-T4) experimental infection, we have strong evidence that mean emergence time decreased (i.e. fish were bolder) and mean surface covered increased (i.e. fish were more exploratory), suggesting possible habituation to the tests for both infected and control fish. In contrast, mean distance swam did not change over time for control fish, suggesting no habituation for this measure. We also have weak evidence that infected fish decreased their mean distance swam (Fig. 2-3). Surface covered and emergence time were different between the control and infected state, but not distance swam (Fig. 2-3), meaning fish that stayed in the lab were more habituated to the tests measuring exploration and boldness than infected fish.

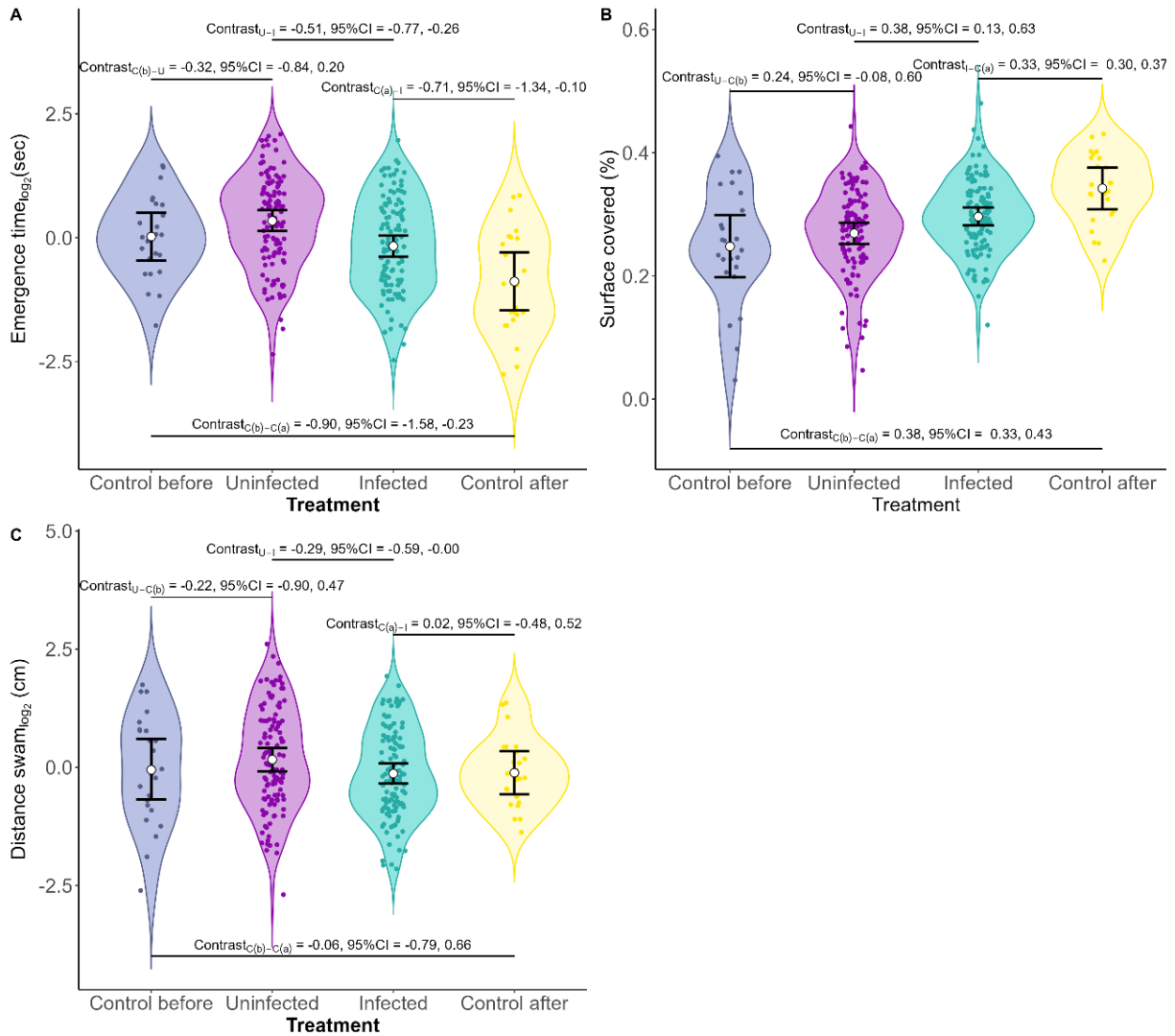


Figure 2-3. Contrast in the mean responses and the 95% credible intervals for emergence time (sec) (A), surface covered (%) (B) and distance swam (cm) (C) of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) between control fish before (T1-T2, n = 12) and control fish after (T3-T4, n = 12); between uninfected (T1-T2- n = 60) and infected fish (T3-T4, n = 60); between control fish before and uninfected fish; and between control fish after and infected fish. Colored dots are observed data; black lines are credible intervals predicted by the model; white dot is the mean behaviour predicted by the model. Distance swam and emergence time are log-transformed.

Personality and behavioural syndromes

Distance swam in 5 minutes, a measure of activity level, had moderate repeatability across trials regardless of infection status (Tab. 2-2) Emergence time, a measure of boldness, had a low repeatability at 0.15 in all situations (Tab. 2-2) Percentage surface covered, a measure of exploration, had moderate repeatability in the uninfected state but this ratio was reduced in the infected state (Tab. 2-2). Repeatability estimates were not different between the uninfected and infected state for emergence time, surface covered, or distance swam (See Fig. A 1). Given the small number of control fish tested ($n = 12$), repeatability for all behavioural traits could not be precisely estimated.

Table 2-2. Repeatability (R) estimates with their 95% credible intervals (CI) for the three behaviours (emergence time (sec), surface covered (%) and distance swam (cm)) of pumpkinseed sunfish for overall (across trials regardless of infection) (trial 1-4, $n = 72$), uninfected (trial 1-2, $n = 60$), experimentally infected (trial 3-4, $n = 60$).

Trait	Overall	95% CI (O)	Uninfected	95% CI (U)	Infected	95% CI (I)
Log emergence time (sec)	0.15	[0.002, 0.35]	0.15	[0.002, 0.37]	0.15	[0.002, 0.38]
Surface covered (%)	0.24	[0.01, 0.45]	0.29	[0.07, 0.49]	0.18	[0.003, 0.42]
Log distance swam (cm)	0.31	[0.08, 0.50]	0.33	[0.12, 0.52]	0.29	[0.04, 0.51]

We found strong evidence for a correlation between distance swam and surface covered in the uninfected state ($\text{cor} = 0.63$, 95% CI = 0.23, 0.90), but this correlation declined in the infected state resulting in an overlap of the 95%CI with 0 ($\text{cor} = 0.10$, 95% CI = -0.48, 0.64). We found weak evidence of a correlation between distance swam and emergence time in the uninfected ($\text{cor} = -0.47$, 95% CI = -0.86, 0.13) and infected state ($\text{cor} = -0.40$, 95% CI = -0.83, 0.21). Similarly, we found weak evidence of a correlation between emergence time and surface explored in the uninfected ($\text{cor} = -0.36$, 95%CI = -0.82, 0.24) and infected state ($\text{cor} = -0.38$, 95%CI = -0.84, 0.30). Correlations were not different between the uninfected and infected state for these among-individual correlations (See Fig. A 2). We found evidence of no correlation between the behaviours before (T1-T2) and after (T3-T4) experimental infection for emergence time ($\text{cor} = 0.07$, 95%CI =

-0.93, 0.95), surface covered (cor = 0.33, 95%CI = -0.76, 0.96) and distance swam (cor = 0.09, 95%CI = -0.88, 0.90).

We found weak evidence of a correlation between an individual's change in surface covered-emergence time and emergence time- distance swam, suggesting that individuals who increased the most in their surface covered across trials (increased exploration) also tended to have the strongest negative change in emergence time (increased boldness) (Fig. 2-4, A). Fish that tended to have a strong negative change in their emergence time (increased boldness) also tended to have a positive change in their distance swam (increased activity) (Fig. 2-4, B). We found that when a fish had a strong positive change in surface covered (increased exploration), they tended to have a strong positive change in their distance swam (increased activity) (Fig. 2-4, C). Although the correlations between fish behaviour (i.e. intercept) and how this changed across treatments (i.e. slope) were low, we did find that shyer fish (i.e. longer emergence time) tended to show a greater decrease in their emergence time after the experimental infection compared to fish that were initially bolder (Fig. 2-4, D). Similarly, less exploratory fish showed a larger increase in their surface covered after the experimental infection (Fig. 2-4, E). More active fish tended to have the strongest negative change in distance swam, whereas less active fish tended to have a bigger increase in distance swam after the experimental infection (Fig. 2-4, F).

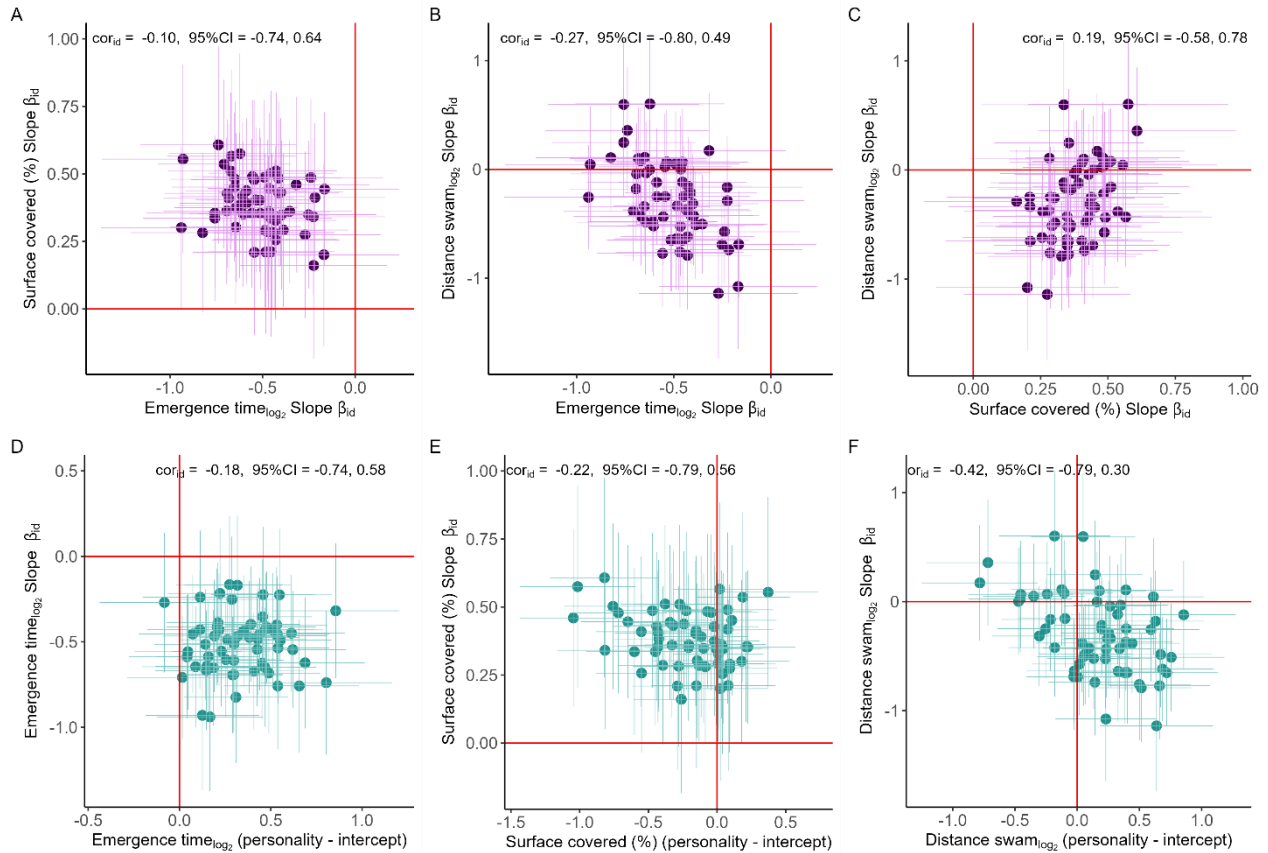


Figure 2-4. Correlation of slopes of change between emergence time (sec) and surface area covered (%) (A), emergence time (sec) and distance swam (cm) (B), surface area covered (%) and distance swam (cm) (C) and their standard error in pumpkinseed sunfish after an experimental infection. Purple dots are individual slopes and intercept values ($n = 60$); purple lines are standard errors; red lines are the average behaviours. Above the red line is a positive change in the slope, below is a negative change. All variables are z-scaled; Correlation between the slope of change of emergence time (sec) and the average emergence time (D), the slope of change of surface area covered (%) and the average surface covered (E), and the slope of change of distance swam and the average distance swam (F) and their standard error in pumpkinseed sunfish after an experimental infection. Green dots are individual slopes and intercept values ($n = 60$); green lines are the standard errors; red lines are the intercept behaviours. On the x-axis; above the red line is above the average behaviour and below the red line is below average. On the y-axis; above the red line is a positive change in the slope of a trait, below is a negative change. All variables are z-scaled.

Relationship between body condition and co-infection

We found no evidence that body condition changed over time between uninfected and infected fish ($\beta = 0.27$, 95% CI = -0.06, 0.61) nor between control fish before (T1-T2) and after (T3-T4) ($\beta = 0.41$, 95% CI = -0.13, 0.95). However, we have moderate evidence that body condition is negatively correlated with cestode density ($\beta = -0.18$, 95% CI = -0.33, -0.04) and weak evidence of a relationship between black spot density and body condition ($\beta = -0.13$, 95%CI = -0.29, 0.02).

Relationships between behaviour, body condition and co-infection

Body condition was positively correlated to distance swam in the uninfected and infected state (Tab. 2-3), and distance swam decreased with black spot density (Fig. 2-5). We found weak evidence for a link between body condition and surface covered or emergence time in both uninfected and infected states (Tab. 2-3). No evidence of a relationship between black spot or cestode density with emergence time in both states was found (Fig. 2-5). We found weak evidence of a relationship between surface covered and cestode density, but no evidence of one between this trait and black spot density (Fig. 2-5).

Table 2-3. Relationships between body condition (fixed effect) and the three behavioural traits when pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) were uninfected (T1-T2) and infected (T3-T4) and their 95% credible intervals.

Response variables	Uninfected	95CI (u)	Infected	95CI (i)
Log emergence time (sec)	-0.01±0.08	[-0.18,0.15]	0.12±0.09	[-0.06,0.29]
Surface covered (%)	0.11±0.09	[-0.07,0.29]	-0.07±0.08	[-0.22,0.08]
Log distance swam (cm)	0.22±0.09	[0.04,0.40]	0.25±0.08	[0.09, 0.40]

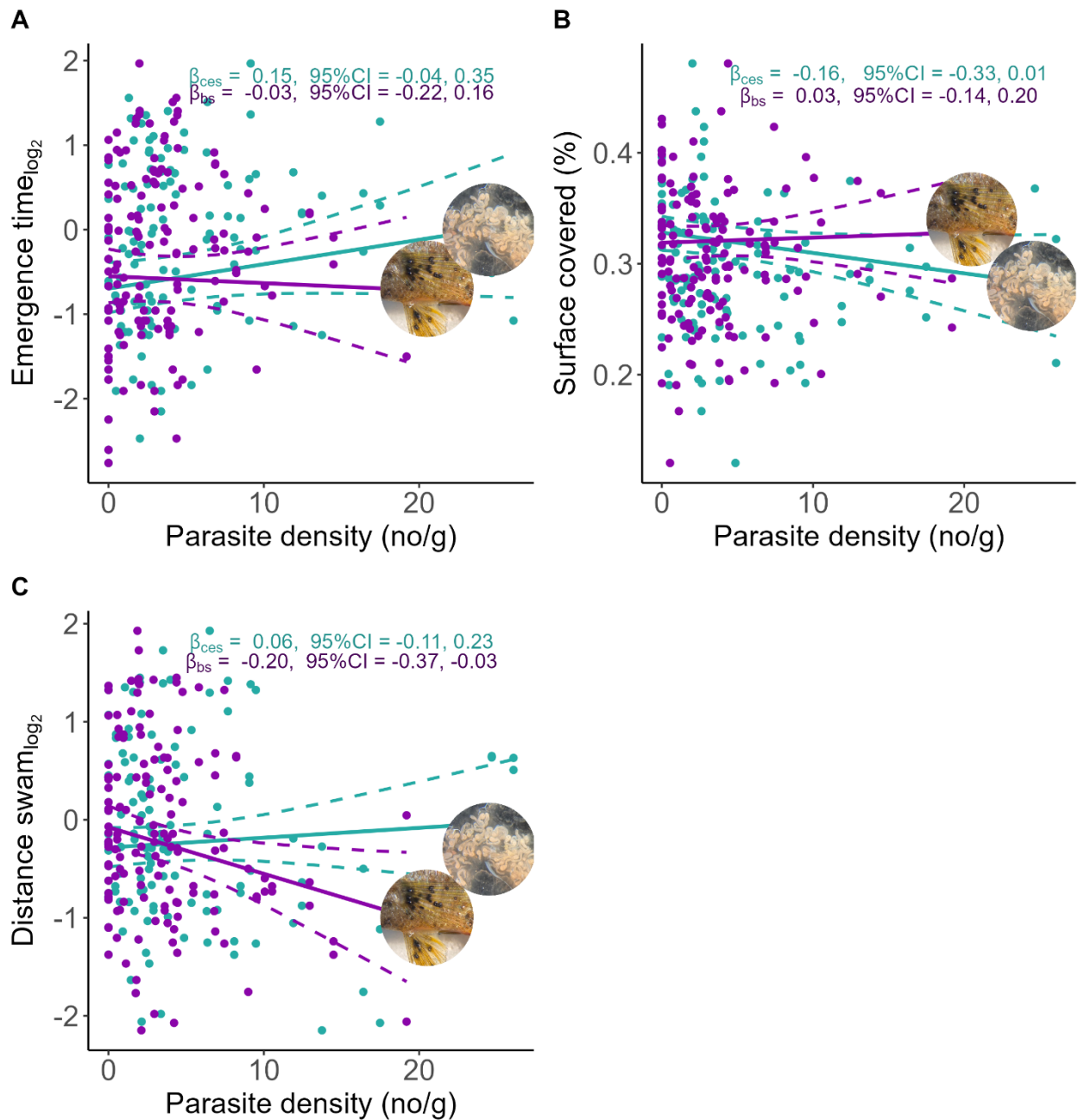


Figure 2-5. Effect of cestode (green lines) and black spot density (purple lines) on emergence time (sec) (A), surface covered (%) (B) and distance swam (cm) (C) of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) after an experimental infection. Control fish at T3-T4 were included. Solid line is the slope predicted by the model; dotted lines are the credible intervals predicted by the model; points are the raw data (n = 72). Distance swam and emergence time are log-transformed.

4. Discussion

We successfully infected wild pumpkinseed sunfish with trematodes causing black spot disease (*Apophallus sp.* & *Uvulifer sp.*) and bass tapeworms (*Proteocephalus ambloplites*) causing liver disease using a semi-natural experimental infection in a lake where parasite prevalence is high. Surprisingly, our experimental design (i.e. restricting fish movement in cages) did not control for how initial behaviour influenced susceptibility to infection. Indeed, some individuals were less or more likely to be infected given their initial behavioural traits. Following infection, parasite density was also linked to behavioural traits. Thus, we suggest that behaviour and parasitism are tightly linked, and both mechanisms (behaviour influencing parasitism and parasitism influencing behaviour) could simultaneously explain relationships between infection and behaviour in wild animals.

Susceptibility to infection

Despite what we initially thought, we found strong evidence that behavioural traits were linked to susceptibility to parasite infection within our cages. Fish that were less active and/or bolder in our initial behavioural trials (at T1-T2) were more likely to be infected with both parasites (black spot and cestodes) following lake exposure. This suggests that infection risk was not the same among individuals within a cage. Bolder fish had higher black spot density than shyer fish, a result which is consistent with a study showing that bolder pumpkinseed sunfish had greater accumulation of black spot in natural settings (Wilson et al, 1993). Despite being confined to a cage, bold fish may nonetheless inspect more of the cage more frequently, exposing them to more risk of infection (Sih & Del Giudice, 2012). Boldness was also linked to cestode density. Bolder fish are known to forage more to support faster growth rates compared to shyer individuals (Barber & Dingemanse, 2010; Wilson & Krause, 2012). In our case, this may imply increased feeding on infected copepods and thus, greater cestode infections. Cestodes can also alter host energy metabolism, which may lead to increased foraging in some systems (Cunningham et al., 1994). Less active fish were also more susceptible to black spot and cestode infection. Individuals with high activity levels may have been in better condition (Koolhaas, 2008) and thus, more resistant to parasite infection. This is coherent with the positive relationship between body condition and

activity we found. Behaviour and immunity can be tightly linked and the correlations we found might be representative of an individual's immune system (Capitanio, 2008; Friedman, 2008), which could influence infection risk. These differences in terms of immune system should be explored in future studies to better understand the relationship between behaviour and infection risk in pumpkinseed sunfish. Nonetheless, our results suggest that some behavioural traits can increase infection risk, even in small, confined places like our caging design. These findings should be considered carefully when performing an experimental infection in cages.

Personality and behavioural syndromes in sunfish

As expected, in a context without infection (i.e. before cage experiment), we found evidence of personality in pumpkinseed sunfish. Our findings suggest that sunfish have boldness, exploratory behaviours and activity levels that are repeatable with standardized tests. These aspects of animal behaviour are generally repeatable across contexts: a meta-analysis found that the average repeatability for a wide variety of behaviours and taxa is around 0.37 (Bell et al., 2009). In our case, we found moderate repeatability for exploration and activity (R range: 0.29-0.33). We found low repeatability for boldness (R: 0.15). This result is consistent with another study on pumpkinseed sunfish where boldness repeatability was low using a different emergence shelter test (Thelamon, 2023). When there is little variation in a trait within a population, repeatability estimates will necessarily be low. Indeed, as a species, pumpkinseed sunfish are known for their boldness: they are easily caught with hooks and in minnow traps, readily approach divers and snorkellers, and thrive in captivity (Thambithurai et al., 2022; Wilson et al., 1993). As such, we suggest that laboratory shelter tests such as ours might not be useful measures of boldness with this species because there is not enough natural inter-individual variation in this behaviour. It is possible that this test was too easy for this species and did not generate enough variation between individuals. Indirect measures of boldness like trappability may more accurately reflect differences in boldness in pumpkinseed sunfish, and should be explored in future studies (Thambithurai et al., 2022; Wilson et al., 1993).

When looking at changes in behavioural traits through time, we found that average measures of exploration and boldness increased in T3 and T4 compared to T1 and T2 for both infected and control fish, suggesting that habituation may have played a more important role in population-level changes in these behaviours than parasite infection. Habituation to novelty can

happen when measuring the same behaviour multiple times on the same individual, especially in laboratory settings (Archer, 1973; Blumstein, 2016; Groves & Thompson, 1970; Van Oers et al., 2005). We tried to prevent this from happening by slightly modifying the environment at every trial (i.e. changed wall colors with colored tape between trials for the same individual). Nonetheless, our fish appear to have rapidly habituated to repeated tests. This shows how quickly habituation can occur in wild animals after spending extensive time in the lab and the difficulty of measuring traits such as exploration with repeated measures in laboratory settings. Despite this, measures of activity did not change across trials for control fish, suggesting sunfish did not habituate to this test. Thus, changes in activity levels following caging likely represent the experimental treatment rather than an effect of habituation or time.

We found evidence of behavioural syndromes between traits when sunfish were uninfected, as we expected. We found strong evidence that more active fish covered more surface area (i.e. were more exploratory). Correlations between activity-boldness and exploration-boldness were low, despite the fact that these traits often form a behavioural syndrome (Kudo et al., 2021; Mazue et al., 2015; Wisenden et al., 2011). As noted above, we found little variation between individuals for boldness, which could explain the low covariance with the other traits. Activity and exploration were positively correlated, which is also documented in many systems (Herde & Eccard, 2013; Monceau et al., 2015; Wilson & Godin, 2009). Such a syndrome in pumpkinseed sunfish could suggest a trade-off between foraging and predation in a context without infection (Sih et al., 2004; Smith & Blumstein, 2008). More active, and exploratory fish could increase their fitness by increasing foraging rates, but this could lead to increasing predation risk. Less explorative, and less active individuals, on the contrary, may have reduced foraging rates, but a higher chance of survival. However, this syndrome might no longer be adaptive if environmental conditions and/or individual internal state changes.

Personality and behavioural syndromes in the context of infection

Few studies have investigated whether parasitism influences repeatability and behavioural syndromes. Following experimental infection, we found that both repeatability and the strength of relationships between behavioural traits (i.e. behavioural syndromes) were slightly reduced. Exploration and activity became less repeatable (Exploration: $R= 0.29$ to 0.18 ; Activity: $R= 0.33$ to 0.29) and the credible intervals were overlapping 0 for our behavioural syndrome between

activity-exploration following infection ($\text{cor} = 0.63$ to 0.10). We found that for both exploration and activity, within and among individual variance decrease after the experimental infection (See Fig. A 3). However, repeatability estimates and correlations between traits were not different between the uninfected and infected state since credible intervals were large (See Figure A 1 & A 2). Indeed, our sample size was small and repeated measures were limited to four trials, which may limit our statistical power. However, using a behavioural reaction norm approach, we did not find any interindividual correlation between the behaviours before and after infection, suggesting that parasite infection changes individual ranks relative to the average behaviour (Dingemanse et al., 2010). There is a possibility that we lack statistical power, explaining the large credible intervals. Nonetheless, this could suggest that individual variation in plasticity exists in sunfish in the context of infection.

Increased behavioural plasticity in activity

When looking at how behaviour affected how much individuals changed after being experimentally infected (i.e. intercept-slope comparisons between traits), we found a negative correlation between activity level and the change in activity. In simpler terms, more active fish tended to have the strongest reduction in activity, while less active fish tended to have the strongest increase in activity after experimental infection. This suggests that infection does not change the average activity but impacts how individuals plastically respond to parasite infection. This result may be explained by parasites reducing the variability among individuals such that individuals converge on a common mean activity level when parasitized to facilitate parasite transmission (Poulin, 2013), which is consistent with the reduced variance among and within individual that we found (Fig. A 3). Indeed, very active individuals may be able to escape predation by some predators (Christensen, 1996; Smith & Blumstein, 2010), while freezing may limit predation risk by avian predators in some species (Berger & Aubin-Horth, 2020; Ferrari et al., 2010). Although the correlation is moderate in magnitude, credible intervals were overlapping 0. However, estimating such effects is notoriously challenging given the low statistical power in many studies. In addition, ceiling effect could contribute to these trends: individuals with the highest activity levels have the highest potential to reduce the trait (Stamps & Groothuis, 2010). Despite these limitations, this pattern could provide clues on the mechanism behind how co-infection impacts behaviour in infected sunfish and can create behavioural plasticity in this context.

Cestode infection reduces host body condition

We found that fish body condition was not different before and after the experimental infection, suggesting that the average body condition for all fish did not vary through time. However, body condition was negatively correlated with cestode density for infected fish. This suggests that cestode infection is energetically costly to hosts and that costs increase when more parasites are present. Infection can impose energetic costs on hosts (Gildner et al., 2022; Romanyukha et al., 2006), and it was suggested that cestodes have a debilitation effect on pumpkinseed sunfish through tissue and liver damage (Guitard et al., 2022). Infected fish could be in worst condition compared to uninfected fish as cestodes can reduce their food intake (Cunningham et al., 1994). Heavy infections of cestode have been linked to decreased metabolic rates and escape responsiveness in naturally infected sunfish, which could lead to increased vulnerability to predators (Guitard et al., 2022). Cestode infection was also linked with decreased body condition in three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) (Bagamian et al., 2004), which is consistent with what we found. Black spot infection also had a small negative effect on body condition. Lemly & Esch (1984) found that body condition of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) was reduced with an accumulation of more than 50 encysted black spots, which is more than the mean and median number of trematodes gained by our fish (mean: 8.4; median: 6.5). Leaving the cages in the lake for a longer period of time to allow higher infection levels may provide more clues as to the impacts of both types of infection on host body condition.

Reduced activity levels with increased black spot density

We found that activity was positively correlated with body condition in both contexts (uninfected vs infected), but negatively correlated with black spot density in experimentally infected fish. This suggests that fish which accumulated more trematodes had a greater reduction in activity levels, which could also be associated with reduced body condition. However, we did not see any interaction between body condition and black spot density (See Table A 2). Nonetheless, black spots could potentially reduce body condition as explained above. Activity levels are often positively correlated with general health (Cavigelli, 2005), metabolic (Careau et al., 2008), and growth (J. A. Stamps, 2007) rates, explaining why body condition was also positively correlated with activity in our study. We suggest that infected fish decrease their activity levels with increased black spot density as a response to the infection, possibly as an energy-saving

strategy when fighting infection (Grossberg et al., 2011). Sickness behaviours, including lethargy, anorexia and anxiety, occur when individuals activate their immune system to fight infection (Dantzer & Kelley, 2007; Kelley et al., 2003; Lopes et al., 2021; Tizard, 2008). For instance, immune stimulation causes reduced locomotion, social interactions, and exploratory behaviours in zebrafish (*Danio rerio*) (Kirsten et al., 2018). Indeed, Lemly and Esch (1984) found that trematode infection resulted in increased resting metabolic rates in sunfish during the acute phase of the infection, suggesting that trematode encystment is energetically costly to hosts. Although this result does not follow our initial prediction, this decrease in activity could be important for fighting infection while also increasing vulnerability to avian predators. For instance, in guppies (*Poecilia reticulata*), less active individuals are more at risk of predation by piscivorous birds (Smith & Blumstein, 2010). Whether less active individuals are more susceptible to infection in this species remains to be tested.

Conclusion

We have shown that co-infection with trematodes and cestodes impacts sunfish behaviour and overall health, and that behaviour could enhance susceptibility to infection in our experimental design. More specifically, we found that less active and bolder individuals were more likely to be infected with both parasites. We also found that cestode infection decreases fish body condition, suggesting an energetic cost of this infection on hosts. However, parasite infection also seems to play a role in creating behavioural plasticity variation. We found that black spot infection decreases activity levels, possibly because of immune activation or tissue damage, which has implications on the vulnerability of infected fish to avian predators. Our experimental design allowed us to successfully co-infected sunfish and observe how infection can generate behavioural variation. Even while restricted in cages, initial behavioural traits were also strong predictors of infection suggesting that parasite infection can simultaneously influence and be influenced by host behaviour. It is important to note that environmental conditions other than parasite exposure likely differed between individuals kept in cages and the control fish that remained in the laboratory (i.e. fluctuations in temperature, dissolved oxygen, and food availability). Studies should be designed explicitly to test both hypotheses simultaneously: experimental infections in the lab and in natural settings to look at susceptibility to infection. Overall, our results contribute valuable insights into

the complexity of behavioural changes caused by co-infection, emphasizing the need to investigate animal behaviour and infection more in experimental and natural contexts.

Acknowledgements

We acknowledge the traditional lands of the Kanien'kehá:ka, Omàmiwinini, and Anishinabewaki First Nations on which the field and laboratory work for this project took place. We thank the staff of the Station de biologie des Laurentides (SBL) de l'Université de Montréal, Gabriel Lanthier, George-Étienne Charette and Louis-Philippe Beauchamp for helping with experimental set-up; Jeffrey D'Amour-Pigeon, Ariane Côté, Vincent Mélançon for field and logistic support; Marie Levet and Jérémy de Bonville for helpful comments; Mathieu Videlier for help with data extraction. We would also like to thank Denis Réale for helpful comments and insights. MG is funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies, the J.A. DeSève Foundation. SAB is funded by NSERC Discovery and the Canada Research Chair Programs. Funding to MG to visit DN at the Australian National University was provided by The Company of Biologists, the Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL), the Programme de bourses pour de courts séjours universitaires à l'extérieur du Québec (PBCSE) and Les Offices jeunesse internationaux du Québec (LOJIQ).

Chapitre 3 – Conclusion

Bien que le parasitisme ait occasionnellement été mentionné comme facteur associé aux différences comportementales interindividuelles dans les populations sauvages (Barber et al., 2000, 2017; Dubois & Binning, 2022), l'influence des parasites sur les variations comportementales demeure floue. D'un côté, les parasites peuvent modifier le comportement de leurs hôtes par le biais de la manipulation parasitaire (Berdoy et al., 2000; Poulin, 1994), de l'exploitation de réponses compensatoires (Aeby, 1991; Lefèvre et al., 2008) ou de comportements de maladie (Dantzer & Kelley, 2007; Kelley et al., 2003; Lopes et al., 2021; Tizard, 2008). D'un autre côté, les différences individuelles comportementales préexistantes peuvent influencer la susceptibilité de l'hôte au parasitisme (Boyer et al., 2010; Koprivnikar et al., 2012; Wilson et al., 1993). Pour distinguer entre ces deux hypothèses alternatives, nous avons effectué une infection expérimentale en milieu semi-naturel, en utilisant des cages placées dans un lac où la prévalence de parasites est élevée. Ce protocole expérimental a permis d'infecter les poissons de façon à refléter plus étroitement la réalité écologique (c.-à-d. co-infection avec plusieurs types de parasites) (Karvonen et al., 2004; Mathieu-Bégné et al., 2022; Mauduit et al., 2022). Plus spécifiquement, dans le cadre de ce projet, nous nous sommes posé trois questions : (i) existe-t-il des différences comportementales constantes (c.-à-d. personnalité) et des syndromes comportementaux chez le crapet-soleil? ii) la co-infection modifie-t-elle le comportement individuel et la covariance entre les traits comportementaux? ; et finalement (iii) comment la co-infection affecte-t-elle la condition corporelle et les traits de comportement?

Malgré notre supposition initiale que les cages permettraient une exposition similaire aux parasites pour tous les individus, nous avons trouvé que certains traits de comportement initiaux étaient fortement liés au risque d'infection dans les cages. En effet, les individus plus téméraires et les individus moins actifs au départ sont ceux qui ont acquis une plus grande densité de points noirs et de cestodes au cours de l'infection expérimentale en milieu semi-naturel. Nous suggérons que le comportement pourrait être étroitement lié avec la qualité du système immunitaire (Capitaino, 2008; Friedman, 2008), ce qui pourrait influencer la susceptibilité à l'infection parasitaire. Toutefois, des expériences supplémentaires sont nécessaires pour explorer le lien entre le comportement, le système immunitaire et la capacité de résistance aux parasites chez le crapet-soleil.

Nous nous attendions à trouver des différences comportementales constantes chez les poissons sains ainsi qu'une corrélation positive entre la témérité, l'exploration et l'activité puisque ces traits forment fréquemment un syndrome comportemental (Herde & Eccard, 2013; Monceau et al., 2015; Wilson & Godin, 2009). Nous prédisions également que la co-infection parasitaire réduirait la répétabilité des traits puisque la réduction de la variance interindividuelle dans les comportements devrait aider les parasites à maximiser leur transmission aux hôtes finaux (Poulin, 2013). Les syndromes comportementaux, en revanche, devraient être renforcés après l'infection expérimentale. Dans les faits, nous avons observé chez les poissons sains une forte corrélation positive entre l'activité et l'exploration. Toutefois, l'exploration et l'activité n'étaient pas corrélées à la témérité, probablement dû au fait que notre test d'émergence de refuge n'a pas induit assez de variation comportementale entre les individus. Chez les poissons infectés, la répétabilité et la corrélation entre les traits semblaient être réduites après l'infection expérimentale, indiquant un possible impact de l'infection parasitaire sur la constance et les corrélations entre les traits. En effet, nous avons observé une réduction dans la variance interindividuelle et intraindividuelle après l'infection (Fig. A 3). Toutefois, notre pouvoir statistique et notre taille d'échantillon étant limités, nous ne pouvons confirmer qu'il y existe une différence entre les poissons sains et infectés en ce qui concerne la répétabilité et la corrélation entre les traits (Voir Fig. A 1; Fig. A 2). Cependant, nous avons trouvé que le modèle avec les pentes aléatoires explique plus de variance que le modèle sans les pentes aléatoires, suggérant que les pentes varient entre les individus. De plus, nous n'avons pas trouvé de corrélation interindividuelle entre les comportements avant et après l'infection, suggérant que l'infection change les rangs individuels par rapport à la moyenne du comportement (Dingemanse et al., 2010). Ces résultats suggèrent une variation individuelle au niveau de la plasticité du comportement. Néanmoins, nous devons rester prudent en interprétant ces résultats, puisque les intervalles de crédibilité étaient très larges, s'approchant de 1. Ceci indique possiblement un manque de puissance statistique.

Nous avons comme prédiction que les parasites devraient augmenter la témérité, l'exploration, et l'activité puisque le crapet-soleil est un hôte intermédiaire du parasite, ce qui pourrait entraîner une plus grande vulnérabilité à la prédation pour faciliter sa transmission (Barber et al., 2004; Berdoy et al., 2000; Lafferty & Morris, 1996). Nous prédisions que la témérité, l'exploration et l'activité moyenne augmenteraient chez les individus infectés expérimentalement. En réalité, nous avons constaté que les mesures moyennes de témérité et d'exploration ont augmenté au T3 et T4

par rapport à T1 et T2 pour les poissons infectés et contrôles, ce qui suggère qu'une habitude pourrait avoir joué un rôle plus important dans les changements de ces comportements au niveau de la population que l'infection parasitaire (Archer, 1973; Blumstein, 2016; Groves & Thompson, 1970; Van Oers et al., 2005). Malgré cela, les mesures de l'activité n'ont pas changé pour les poissons témoins, ce qui indique que les individus ne se sont probablement pas habitués à ce test, ou un manque de puissance statistique. Ainsi, les changements dans les niveaux d'activité après l'infection expérimentale en cage représentent probablement le traitement expérimental plutôt qu'un effet d'habitude aux tests ou de temps.

En examinant comment le comportement influait sur le changement de comportement des individus après avoir été infectés expérimentalement, nous avons trouvé une corrélation négative entre le niveau d'activité avant l'infection et le changement d'activité. Cela pourrait être causé par le parasite afin de réduire la variabilité entre les individus pour atteindre une valeur moyenne plus efficace pour la transmission du parasite (Poulin, 2013). Les individus très actifs pourraient être moins à risque d'être capturés par des oiseaux piscivores (Christensen, 1996; Smith & Blumstein, 2010), tandis que les individus inactifs pourraient passer inaperçus par les prédateurs aviaires (Berger & Aubin-Horth, 2020; Ferrari et al., 2010). Nous suggérons que l'infection augmente la plasticité au niveau de l'activité des crapets-soleils. Toutefois, il est également possible que l'effet « plafond » soit contributif à ces résultats (Stamps & Groothuis, 2010). Ainsi, nous sommes limités dans les conclusions que nous pouvons tirer de ces résultats. Cependant, ce modèle est intéressant et pourrait donner des indices sur le mécanisme derrière les changements de comportement chez le crapet-soleil co-infecté.

Nous avons comme prédiction que la condition corporelle serait réduite chez les individus expérimentalement infectés, ce qui influencerait comment les parasites affectent le comportement (Laguerre & Poulin, 2015; Thelamon, 2023). Nous n'avons pas observé une réduction significative de la condition corporelle après l'infection, mais la densité de cestodes affectait négativement la condition corporelle des poissons infectés. Ceci suggère que les cestodes ont un impact négatif sur la santé des crapets-soleils, ce qui avait été suggéré dans une autre étude (Guitard et al., 2022). Nos résultats confirment que la condition corporelle peut être influencée par les parasites.

En ce qui concerne l'activité, nous avons montré que la maladie du point noir causée par les trématodes (*Uvulifer ambloplitis* et *Apophallus sp.*) diminue la distance parcourue des crapets-

soleils infectés, alors que la condition corporelle est corrélée positivement avec ce trait. Nous suggérons une réponse adaptative des hôtes, comme des comportements de maladie, pour expliquer ce changement dans l'activité. Les crapets-soleils pourraient réduire leur activité dans le but de diminuer leurs dépenses énergétiques pour combattre l'infection. Ceci serait cohérent avec la réduction de la condition corporelle causée par les cestodes également. Les points noirs semblaient également avoir un effet négatif sur la condition corporelle, mais les intervalles de crédibilité croisaient 0. Toutefois, bien que ce soit à l'inverse de notre prédiction initiale, une réduction de l'activité pourrait également rendre les crapets-soleils plus susceptibles à la prédation, permettant aux parasites de compléter leur cycle de vie. Le crapet-soleil est infecté par deux espèces de parasites qui requièrent une ingestion de ce dernier vers l'hôte final. Toute modification morphologique, physiologique ou comportementale qui diminue la capacité à échapper ou éviter la détection par les prédateurs pourrait faciliter la transmission du parasite (Guitard et al., 2022; Mélançon et al., 2023; Thambithurai et al., 2022; Thelamon, 2023). Toutefois, des études futures sont nécessaires pour comprendre les mécanismes derrière la réduction de la condition corporelle et de l'activité chez les crapets-soleils expérimentalement co-infectés.

Perspective d'études

Pour comprendre le mécanisme sous-jacent de la diminution de l'activité chez les crapets-soleils infectés expérimentalement, il est nécessaire d'effectuer des expériences de prédation avec une simulation d'attaque aérienne (Demandt et al., 2021; Guitard et al., 2022; Sacco et al., 2021). Une étude sur des crapets-soleils naturellement infectés a montré que les individus avec des charges parasitaires extrêmes (>100 cestodes internes) réagissaient peu ou pas à une attaque aérienne simulée (Guitard et al., 2022). Toutefois, cette relation n'était pas significative en regardant seulement la charge de points noirs (Guitard et al., 2022). Il serait intéressant de refaire cette expérience pour estimer le taux de survie des crapets-soleils infectés par la maladie du point noir. Une fois enkysté, on s'attend à ce que les métacercaires soient très peu coûteux énergétiquement pour l'hôte dû à leurs faibles coûts métaboliques (Lemly & Esch, 1984). Dans notre étude, l'infection expérimentale en milieu semi-naturel a permis une infection récente de *Apophallus sp.* et *Uvulifer ambloplitis* dans la peau et les muscles des poissons. Il serait pertinent de faire une expérience de prédation pour mesurer le comportement d'évitement du poisson lorsque l'infection par les points noirs est récente. Les points noirs prennent en moyenne 21 jours pour s'enkyster dans

la peau du poisson (Berra & Au, 1978); il est probable que ce soit une période critique pour observer des changements comportementaux chez l'hôte. En effet, il a été montré qu'à court terme, le taux métabolique augmente avec l'infection aux points noirs, mais qu'il est peu probable qu'il s'agisse d'effets à long terme (Lemly & Esch, 1984). Cette expérience supplémentaire permettrait de confirmer si ce changement d'activité chez les crapets-soleils pourrait potentiellement rendre les individus infectés plus susceptibles à la prédation aviaire.

Bien que statistiquement non significatifs, nous avons observé des effets opposés sur la personnalité entre les types de parasites : la densité de points noirs semblait augmenter l'exploration et la témérité des crapets-soleils, alors que la densité de cestodes semblait diminuer ces traits. Ces tendances sont semblables à celles d'autres études documentant des changements de comportement induits par les parasites, où les hôtes deviennent plus téméraires (c.-à-d. prennent plus de risques) et plus exploratifs (Barber et al., 2004; Berdoy et al., 2000; Giles, 1983; Kavaliers et al., 1997; Kavaliers & Colwell, 1995; Thelamon, 2023; Webster et al., 1994). D'un côté, les ténias de l'achigan sont connus pour réduire les taux métaboliques et diminuer les réponses de fuite lors d'une attaque de prédateur simulée chez le crapet-soleil (Guitard et al., 2022). Nous suggérons que les cestodes diminuent l'exploration et la témérité puisque ce sont des comportements coûteux à maintenir, ce qui pourrait également faciliter la prédation des poissons piscivores sur les crapets-soleils. D'un autre côté, les points noirs sont coûteux énergétiquement pendant les 21 premiers jours de l'infection (Lemly & Esch, 1984). Pendant cette période critique de l'infection, il est possible qu'une augmentation de l'exploration et la témérité soit avantageuse pour le parasite pour compléter sa transmission vers l'hôte final. Augmenter l'exploration et la témérité pourrait être une façon stratégique de compenser pour les dommages causés par l'infection, dans le but d'acquérir plus de ressources malgré les risques de prédation (Smith & Blumstein, 2008). Il serait pertinent de comparer notre infection expérimentale en milieu semi-naturel avec une infection expérimentale en laboratoire pour comprendre les effets isolés et combinés des parasites. Actuellement, notre équipe de recherche travaille sur l'élaboration d'un tel protocole. Nous pouvons éliminer facilement les endoparasites tels que les cestodes avec un traitement antiparasitaire, et isoler avec une infection expérimentale les points noirs. L'infection en laboratoire avec les points noirs est possible en pêchant des escargots, premier hôte intermédiaire de ce parasite, et en créant un choc thermique pour le relâchement des cercaires dans l'eau. Puis, les poissons sont mis en contact avec 80 cercaires dans un aquarium pour se faire infecter (Chauvette, In prep.; Levet, In prep.).

L'infection par les cestodes est plus complexe et n'a pas été effectuée à ce jour dans notre groupe de recherche, mais il s'agit d'un projet futur. Un protocole proposé pour effectuer une infection expérimentale avec des cestodes (*Diphyllbothrium dendriticum*) suggère de récolter les œufs des cestodes directement dans les selles des oiseaux (hôte final du parasite) et de les incuber en laboratoire (Sharp, 1990). Dans une autre étude, des ténias asiatiques (*Bothriocephalus acheilognathi*) ont été retirés de l'estomac de poissons infectés (*Gila elegans*) pour expulser les œufs et ceux-ci ont été incubés (Hansen et al., 2006). Par la suite, des copépodes ont été pêchés avec des filets à plancton, puis infectés avec les coracidies émergentes des œufs (Hansen et al., 2006). Il s'agit d'un protocole d'infection expérimentale complexe nécessitant la récolte et le maintien en laboratoire de plusieurs espèces. Ainsi, il s'agit d'une avenue intéressante pour comprendre les effets isolés et combinés des ténias de l'achigan et des points noirs sur le comportement du crapet-soleil.

La relation parasite-hôte peut être complexe à étudier, particulièrement dans les cas où plusieurs parasites interagissent au sein d'un même hôte. Étant donné que les parasites sont des organismes omniprésents dans tous les milieux naturels et que leurs effets sur le comportement sont encore incertains pour plusieurs systèmes, nous croyons qu'une importance majeure devrait être mise sur l'élaboration de protocoles d'infection expérimentale pour les futures études comportementales et physiologiques. Il est important de tester des individus avant et après une infection expérimentale pour distinguer les causes et effets des parasites. Nous croyons que les infections expérimentales en milieu semi-naturel, qui permettent aux individus d'expérimenter les infections telles qu'ils le vivent dans la nature, devraient être utilisées d'avantage et combinées aux méthodes d'infections plus traditionnelles en laboratoire pour comprendre les effets des co-infections sur le comportement et la physiologie de l'hôte. En effet, notre protocole expérimental a des limites, puisque les poissons témoins et infectés ont subi des différences lors de l'expérience en cage, puisque plusieurs facteurs (prédation, température, pH) peuvent différer entre le milieu naturel et en laboratoire. Par ailleurs, il faut considérer le fait que le comportement peut fortement influencer le risque d'infection et ce, même dans un espace restreint et les études futures devront prendre en compte cet élément. Dans l'ensemble, nous avons montré que les traits de comportement initiaux sont de forts prédicteurs de la susceptibilité à l'infection et ce, même dans un espace réduit, comme une cage. Toutefois, nous avons également trouvé des effets de la co-infection sur l'activité et la condition corporelle des hôtes. Ceci suggère que deux mécanismes peuvent possiblement agir :

le comportement influence la susceptibilité à l'infection et l'infection influence le comportement. Bien que nous n'ayons pas réussi à démêler la direction de causalité entre le comportement et la co-infection, ce mémoire va permettre l'élaboration de nouvelles pistes d'études expérimentales pour mieux comprendre comment les points noirs et les ténias de l'achigan affectent le comportement d'un poisson d'eau douce, le crapet-soleil.

Références

- Aeby, G. S. (1991). Behavioral and Ecological Relationships of a Parasite and Its Hosts within a Coral Reef System. *Pacific Science*, 45, 7.
- Allan, B. J. M., Illing, B., Fakan, E. P., Narvaez, P., Grutter, A. S., Sikkel, P. C., McClure, E. C., Rummer, J. L., & McCormick, M. I. (2020). Parasite infection directly impacts escape response and stress levels in fish. *Journal of Experimental Biology*, jeb.230904.
<https://doi.org/10.1242/jeb.230904>
- Archard, G. A., & Braithwaite, V. A. (2011). Increased exposure to predators increases both exploration and activity level in *Brachyrhaphis episcopi*. *Journal of Fish Biology*, 78(2), 593-601. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02880.x>
- Archer, J. (1973). Tests for emotionality in rats and mice : A review. *Animal Behaviour*, 21(2), 205-235. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(73\)80065-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(73)80065-X)
- Bagamian, K. H., Heins, D. C., & Baker, J. A. (2004). Body condition and reproductive capacity of three-spined stickleback infected with the cestode *Schistocephalus solidus*. *Journal of Fish Biology*, 64(6), 1568-1576. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00411.x>
- Barber, I., & Dingemanse, N. J. (2010). Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4077-4088. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0182>
- Barber, I., Hoare, D., & Krause, J. (2000). *Effects of parasites on fish behaviour : A review and evolutionary perspective*. 36.
- Barber, I., Mora, A. B., Payne, E. M., Weinersmith, K. L., & Sih, A. (2017). Parasitism, personality and cognition in fish. *Behavioural Processes*, 141, 205-219.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.11.012>
- Barber, I., Svensson, P. A., & Walker, P. (2004). Behavioural Responses to Simulated Avian Predation in Female Three Spined Sticklebacks : The Effect of Experimental *Schistocephalus Solidus* Infections. *Behaviour*, 141(11-12), 1425-1440.
<https://doi.org/10.1163/1568539042948231>
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour : A meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4), 771-783.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.022>

- Bell, A. M., & Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, *10*(9), 828-834.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x>
- Berdoy, M., Webster, J. P., & Macdonald, D. W. (2000). Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *267*(1452), 1591-1594. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1182>
- Berger, C. S., & Aubin-Horth, N. (2020). The secretome of a parasite alters its host's behaviour but does not recapitulate the behavioural response to infection. *Proc. R. Soc. B.*, *287*.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0412>
- Berra, T. M., & Au, R.-J. (1978). Incidence of Black Spot Disease in Fishes in Cedar Fork Creek, Ohio. *Ohio J. Sci.*, *78*, 5.
- Binder, T. R., Wilson, A. D. M., Wilson, S. M., Suski, C. D., Godin, J.-G. J., & Cooke, S. J. (2016). Is there a pace-of-life syndrome linking boldness and metabolic capacity for locomotion in bluegill sunfish? *Animal Behaviour*, *121*, 175-183.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.09.006>
- Binning, S. A., Roche, D. G., Grutter, A. S., Colosio, S., Sun, D., Miest, J., & Bshary, R. (2018). Cleaner wrasse indirectly affect the cognitive performance of a damselfish through ectoparasite removal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *285*(1874), 20172447. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2447>
- Blumstein, D. T. (2016). Habituation and sensitization : New thoughts about old ideas. *Animal Behaviour*, *120*, 255-262. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.05.012>
- Bohn, S. J., Webber, Q. M. R., Florko, K. R. N., Paslawski, K. R., Peterson, A. M., Piche, J. E., Menzies, A. K., & Willis, C. K. R. (2017). Personality predicts ectoparasite abundance in an asocial sciurid. *Ethology*, *123*(10), 761-771. <https://doi.org/10.1111/eth.12651>
- Bolger, T., & Connolly, P. L. (1989). The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology*, *34*(2), 171-182.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03300.x>
- Boltaña, S., Rey, S., Roher, N., Vargas, R., Huerta, M., Huntingford, F. A., Goetz, F. W., Moore, J., Garcia-Valtanen, P., Estepa, A., & MacKenzie, S. (2013). Behavioural fever is a synergic signal amplifying the innate immune response. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1766), 20131381. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1381>

- Boyer, N., Réale, D., Marmet, J., Pisanu, B., & Chapuis, J.-L. (2010). Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *Journal of Animal Ecology*, *79*(3), 538-547. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01659.x>
- Brown, C., & Braithwaite, V. A. (2004). Size matters : A test of boldness in eight populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi*. *Animal Behaviour*, *68*(6), 1325-1329. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.04.004>
- Brown, C., Jones, F., & Braithwaite, V. (2005). In situ examination of boldness–shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyrhaphis episcopi*. *Animal Behaviour*, *70*(5), 1003-1009. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.12.022>
- Bucklaew, A., & Dochtermann, N. A. (2021). The effects of exposure to predators on personality and plasticity. *Ethology*, *127*(2), 158-165. <https://doi.org/10.1111/eth.13107>
- Bürkner, P.-C. (2017). *Advanced Bayesian Multilevel Modeling with the R Package brms* (arXiv:1705.11123). arXiv. <http://arxiv.org/abs/1705.11123>
- Capitanio, J. P. (2008). Personality and disease. *Brain, Behavior, and Immunity*, *22*(5), 647-650. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2008.02.002>
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M., & Réale, D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, *117*(5), 641-653. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16513.x>
- Carere, C., & Maestriperi, D. (2013). *Animal personalities : Behavior, physiology, and evolution*. The University of Chicago Press.
- Carter, A. J., Feeney, W. E., Marshall, H. H., Cowlshaw, G., & Heinsohn, R. (2013). Animal personality : What are behavioural ecologists measuring?: What are animal personality researchers measuring. *Biological Reviews*, *88*(2), 465-475. <https://doi.org/10.1111/brv.12007>
- Cavigelli, S. A. (2005). Animal personality and health. *Behaviour*, *142*(9-10), 1223-1244. <https://doi.org/10.1163/156853905774539355>
- Cézilly, F., Gregoire, A., & Bertin, A. (2000). Conflict between co-occurring manipulative parasites? An experimental study of the joint influence of two acanthocephalan parasites on the behaviour of *Gammarus pulex*. *Parasitology*, *120*(6), 625-630. <https://doi.org/10.1017/S0031182099005910>

- Cézilly, F., Perrot-Minnot, M.-J., & Rigaud, T. (2014). Cooperation and conflict in host manipulation : Interactions among macro-parasites and micro-organisms. *Frontiers in Microbiology*, 5. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00248>
- Chapman, J. M., Marcogliese, D. J., Suski, C. D., & Cooke, S. J. (2015). Variation in parasite communities and health indices of juvenile *Lepomis gibbosus* across a gradient of watershed land-use and habitat quality. *Ecological Indicators*, 57, 564-572. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.013>
- Chauvette, R. (In prep.). *L'effet temporel de l'infection parasitaire sur le métabolisme et la tolérance hypoxique du crapet-soleil (Lepomis gibbosus)* [Mémoire]. Université de Montréal.
- Chrétien, E., De Bonville, J., Guitard, J., Binning, S. A., Melis, É., Kack, A., Côté, A., Gradito, M., Papillon, A., Thelamon, V., Levet, M., & Barou-Dagues, M. (2023). Few studies of wild animal performance account for parasite infections : A systematic review. *Journal of Animal Ecology*, 92(4), 794-806. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13864>
- Christensen, B. (1996). Predator Foraging Capabilities and Prey Antipredator Behaviours : Pre-versus Postcapture Constraints on Size-Dependent Predator-Prey Interactions. *Oikos*, 76(2), 368. <https://doi.org/10.2307/3546209>
- Cote, J., Dreiss, A., & Clobert, J. (2008). Social personality trait and fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1653), 2851-2858. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0783>
- Cunningham, Emma. J., Tierney, J. F., & Huntingford, F. A. (1994). Effects of the Cestode *Schistocephalus solidus* on Food Intake and Foraging Decisions in the Three-spined Stickleback *Gasterostetris aculeatus*. *Ethology*, 97, 65-75.
- Dallas, T. A., Laine, A.-L., & Ovaskainen, O. (2019). Detecting parasite associations within multi-species host and parasite communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1912), 20191109. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1109>
- Daly, J. J., Keller, R. J., & DeYoung, B. (2006). Hyperinfection with the Bass Tapeworm, *Proteocephalus ambloplites* (Cestoda), in the Black Basses *Micropterus punctulatus* and *M. dolomieu* from Certain Arkansas Reservoir Lakes. *Journal of the Arkansas Academy of Science*, 60, 171-172.

- Dantzer, R., & Kelley, K. W. (2007). Twenty years of research on cytokine-induced sickness behavior. *Brain, Behavior, and Immunity*, *21*(2), 153-160.
<https://doi.org/10.1016/j.bbi.2006.09.006>
- Debeffe, L., Morellet, N., Verheyden-Tixier, H., Hoste, H., Gaillard, J.-M., Cargnelutti, B., & Picot, D. (2014). Parasite abundance contributes to condition-dependent dispersal in a wild population of large herbivore. *Oikos*, *123*, 1121-1125.
<https://doi.org/10.1111/oik.01396>
- Demandt, N., Bierbach, D., Kurvers, R. H. J. M., Krause, J., Kurtz, J., & Scharsack, J. P. (2021). Parasite infection impairs the shoaling behaviour of uninfected shoal members under predator attack. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *75*(11), 148.
<https://doi.org/10.1007/s00265-021-03080-7>
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Réale, D., & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms : Animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(2), 81-89. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>
- Dingemanse, N. J., & Réale, D. (2005). Natural selection and animal personality. *Behaviour*, *142*(9-10), 1159-1184. <https://doi.org/10.1163/156853905774539445>
- Dingemanse, N. J., Wright, J., Kazem, A. J. N., Thomas, D. K., Hickling, R., & Dawnay, N. (2007). Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*, *76*(6), 1128-1138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01284.x>
- Dubois, F., & Binning, S. A. (2022). Predation and parasitism as determinants of animal personalities. *Journal of Animal Ecology*, *91*(9), 1918-1928. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13781>
- Duckworth, R. A., & Badyaev, A. V. (2007). Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(38), 15017-15022. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706174104>
- Fellous, S., & Koella, J. C. (2009). Infectious Dose Affects the Outcome of the Within-Host Competition between Parasites. *The American Naturalist*, *173*(6), E177-E184.
<https://doi.org/10.1086/598490>

- Ferrari, M. C. O., Elvidge, C. K., Jackson, C. D., Chivers, D. P., & Brown, G. E. (2010). The responses of prey fish to temporal variation in predation risk : Sensory habituation or risk assessment? *Behavioral Ecology*, *21*(3), 532-536. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq023>
- Franceschi, N., Rigaud, T., Moret, Y., Hervant, F., & Bollache, L. (2007). Behavioural and physiological effects of the tropically transmitted cestode parasite, *Cyathocephalus truncatus* , on its intermediate host, *Gammarus pulex*. *Parasitology*, *134*(12), 1839-1847. <https://doi.org/10.1017/S0031182007003228>
- Friedman, H. S. (2008). The multiple linkages of personality and disease. *Brain, Behavior, and Immunity*, *22*(5), 668-675. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2007.09.004>
- Galib, S. M., Sun, J., Twiss, S. D., & Lucas, M. C. (2022). Personality, density and habitat drive the dispersal of invasive crayfish. *Scientific Reports*, *12*(1), 1114. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04228-1>
- Gildner, T. E., Cepon-Robins, T. J., & Urlacher, S. S. (2022). Cumulative host energetic costs of soil-transmitted helminth infection. *Trends in Parasitology*, *38*(8), 629-641. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2022.04.007>
- Giles, N. (1983). Behavioural effects of the parasite *Schistocephalus solidus* (Cestoda) on an intermediate host, the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Animal Behaviour*, *31*(4), 1192-1194. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80025-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80025-6)
- Goater, T. M., Goater, C. P., & Esch, G. W. (2014). *Parasitism : The Diversity and Ecology of Animal Parasites*. Cambridge University Press.
- Grossberg, A. J., Zhu, X., Leininger, G. M., Levasseur, P. R., Braun, T. P., Myers, M. G., & Marks, D. L. (2011). Inflammation-Induced Lethargy Is Mediated by Suppression of Orexin Neuron Activity. *The Journal of Neuroscience*, *31*(31), 11376-11386. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2311-11.2011>
- Groves, P. M., & Thompson, R. F. (1970). Habituation : A dual-process theory. *Psychological Review*, *77*(5), 419-450. <https://doi.org/10.1037/h0029810>
- Guitard, J. J., Chrétien, E., De Bonville, J., Roche, D. G., Boisclair, D., & Binning, S. A. (2022). Increased parasite load is associated with reduced metabolic rates and escape responsiveness in pumpkinseed sunfish. *Journal of Experimental Biology*, *225*(15), jeb243160. <https://doi.org/10.1242/jeb.243160>

- Hafer, N. (2016). Conflicts over host manipulation between different parasites and pathogens : Investigating the ecological and medical consequences. *BioEssays*, 38(10), 1027-1037. <https://doi.org/10.1002/bies.201600060>
- Hansen, S. P., Choudhury, A., Heisey, D. M., Ahumada, J. A., Hoffnagle, T. L., & Cole, R. A. (2006). Experimental infection of the endangered bonytail chub (*Gila elegans*) with the Asian fish tapeworm (*Bothriocephalus acheilognathi*) : Impacts on survival, growth, and condition. *Canadian Journal of Zoology*, 84(10), 1383-1394. <https://doi.org/10.1139/z06-126>
- Harrison, E. J., & Hadley, W. F. (1982). Possible Effects of Black-Spot Disease on Northern Pike. *Transactions of the American Fisheries Society*, 111, 106-109.
- Herde, A., & Eccard, J. A. (2013). Consistency in boldness, activity and exploration at different stages of life. *BMC Ecology*, 13(1), 49. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-13-49>
- Holland, C. V., & Cox, D. M. (2001). Toxocara in the mouse : A model for parasite-altered host behaviour? *Journal of Helminthology*, 75, 125-135. <https://doi.org/DOI:10.1079/JOH200169>
- Hua, C. J., Zhang, D., Zou, H., Li, M., Jakovlić, I., Wu, S. G., Wang, G. T., & Li, W. X. (2019). Morphology is not a reliable taxonomic tool for the genus Lernaea : Molecular data and experimental infection reveal that *L. cyprinacea* and *L. cruciata* are conspecific. *Parasites & Vectors*, 12(1), 579. <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3831-y>
- Huntingford, F. A. (1976). The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus Aculeatus*. *Animal Behaviour*, 24(2), 245-260. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80034-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80034-6)
- Jakob, E. M., Marshall, S. D., & Uetz, G. W. (1996). Estimating Fitness : A Comparison of Body Condition Indices. *Oikos*, 77(1), 61. <https://doi.org/10.2307/3545585>
- Jones, K. A., & Godin, J.-G. J. (2010). Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1681), 625-632. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1607>
- Karban, R., & English-Loeb, G. (1997). Tachinid parasitoids affect host plant choice by caterpillars to increase caterpillar survival. *Ecology*, 78(2), 603-611. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0603:TPAHPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0603:TPAHPC]2.0.CO;2)

- Karvonen, A., Jokela, J., & Laine, A.-L. (2019). Importance of Sequence and Timing in Parasite Coinfections. *Trends in Parasitology*, *35*(2), 109-118.
<https://doi.org/10.1016/j.pt.2018.11.007>
- Karvonen, A., Seppälä, O., & Valtonen, E. T. (2004). Parasite resistance and avoidance behaviour in preventing eye fluke infections in fish. *Parasitology*, *129*(2), 159-164.
<https://doi.org/10.1017/S0031182004005505>
- Kavaliers, M., & Colwell, D. D. (1995). Decreased predator avoidance in parasitized mice : Neuromodulatory correlates. *Parasitology*, *111*(3), 257-263.
<https://doi.org/10.1017/S0031182000081816>
- Kavaliers, M., Colwell, D. D., & Perrot-Sinal, T. S. (1997). Opioid and non-opioid NMDA-mediated predator-induced analgesia in mice and the effects of parasitic infection. *Brain Research*, *766*(1-2), 11-18. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(97\)00521-0](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(97)00521-0)
- Kelleher, S. R., Silla, A. J., & Byrne, P. G. (2018). Animal personality and behavioral syndromes in amphibians : A review of the evidence, experimental approaches, and implications for conservation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *72*(5), 79.
<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2493-7>
- Kelley, K. W., Bluthé, R.-M., Dantzer, R., Zhou, J.-H., Shen, W.-H., Johnson, R. W., & Broussard, S. R. (2003). Cytokine-induced sickness behavior. *Brain, Behavior, and Immunity*, *17*(1), 112-118. [https://doi.org/10.1016/S0889-1591\(02\)00077-6](https://doi.org/10.1016/S0889-1591(02)00077-6)
- Kirsten, K., Soares, S. M., Koakoski, G., Carlos Kreutz, L., & Barcellos, L. J. G. (2018). Characterization of sickness behavior in zebrafish. *Brain, Behavior, and Immunity*, *73*, 596-602. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2018.07.004>
- Koolhaas, J. M. (2008). Coping style and immunity in animals : Making sense of individual variation. *Brain, Behavior, and Immunity*, *22*(5), 662-667.
<https://doi.org/10.1016/j.bbi.2007.11.006>
- Koprivnikar, J., Gibson, C. H., & Redfern, J. C. (2012). Infectious personalities : Behavioural syndromes and disease risk in larval amphibians. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1733), 1544-1550. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2156>
- Korpela, K., Sundell, J., & Ylönen, H. (2011). Does personality in small rodents vary depending on population density? *Oecologia*, *165*(1), 67-77. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1810-2>

- Kortet, R., Hedrick, A. V., & Vainikka, A. (2010). Parasitism, predation and the evolution of animal personalities : Personalities and parasitism. *Ecology Letters*, *13*(12), 1449-1458. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01536.x>
- Kudo, H., Nishizawa, H., Uchida, K., & Sato, K. (2021). Boldness—exploration behavioral syndrome in wild sub-adult green sea turtles caught at Oita, Japan. *Applied Animal Behaviour Science*, *236*, 105216. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105216>
- Lafferty, K. D. (1999). The Evolution of Trophic Transmission. *Parasitology Today*, *15*(3), 111-115. [https://doi.org/10.1016/S0169-4758\(99\)01397-6](https://doi.org/10.1016/S0169-4758(99)01397-6)
- Lafferty, K. D., & Morris, A. K. (1996). Altered Behavior of Parasitized Killifish Increases Susceptibility to Predation by Bird Final Hosts. *Ecology*, *77*(5), 1390-1397. <https://doi.org/10.2307/2265536>
- Lagrange, C., & Poulin, R. (2015). Measuring fish body condition with or without parasites : Does it matter?: Parasite mass influences fish condition index. *Journal of Fish Biology*, *87*(4), 836-847. <https://doi.org/10.1111/jfb.12749>
- Lanikova, J., Mikula, P., Blahova, J., Tichy, F., Mares, J., Enevova, V., Chmelova, L., & Svobodova, Z. (2021). Sodium chloride bath—A cheap and safe tool for antiparasitic treatment of fish. *Veterinární Medicína*, *66*(12), 530-538. <https://doi.org/10.17221/61/2021-VETMED>
- Lefèvre, T., Roche, B., Poulin, R., Hurd, H., Renaud, F., & Thomas, F. (2008). Exploiting host compensatory responses : The ‘must’ of manipulation? *Trends in Parasitology*, *24*(10), 435-439. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2008.06.006>
- Lello, J., McClure, S. J., Tyrrell, K., & Viney, M. E. (2018). Predicting the effects of parasite co-infection across species boundaries. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *285*(1874), 20172610. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2610>
- Lemly, A. D., & Esch, G. W. (1984). Effects of the Trematode *Uvulifer ambloplitis* on Juvenile Bluegill Sunfish, *Lepomis macrochirus* : Ecological Implications. *The Journal of Parasitology*, *70*(4), 475. <https://doi.org/10.2307/3281395>
- Levet, M. (In prep.). *Les effets de l'infection parasitaire sur les mécanismes physiologiques et le comportement du crapet-soleil* [Thèse]. Université de Montréal.

- LoBue, C. P., & Bell, M. A. (1993). Phenotypic Manipulation by the Cestode Parasite *Schistocephalus solidus* of Its Intermediate Host, *Gasterosteus aculeatus*, the Threespine Stickleback. *The American Naturalist*, *142*(4), 725-735. <https://doi.org/10.1086/285568>
- Lopes, P. C., French, S. S., Woodhams, D. C., & Binning, S. A. (2021). Sickness behaviors across vertebrate taxa : Proximate and ultimate mechanisms. *Journal of Experimental Biology*, *224*(9), jeb225847. <https://doi.org/10.1242/jeb.225847>
- López, P., Hawlena, D., Polo, V., Amo, L., & Martín, J. (2005). Sources of individual shy–bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards. *Animal Behaviour*, *69*(1), 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.05.010>
- Margolis, L., & Arthur, J. R. (1979). Synopsis of the parasites of fishes of Canada. *Bulletin (Fisheries Research Board of Canada)*, *199*.
- Mathieu-Bégné, E., Blanchet, S., Rey, O., Scelsi, O., Poesy, C., Marselli, G., & Loot, G. (2022). A fine-scale analysis reveals microgeographic hotspots maximizing infection rate between a parasite and its fish host. *Functional Ecology*, *36*(2), 380-391. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13967>
- Mauduit, F., Segarra, A., Mandic, M., Todgham, A. E., Baerwald, M. R., Schreier, A. D., Fangue, N. A., & Connon, R. E. (2022). Understanding risks and consequences of pathogen infections on the physiological performance of outmigrating Chinook salmon. *Conservation Physiology*, *10*(1), coab102. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab102>
- Mazue, G. P. F., Dechaume-Moncharmont, F.-X., & Godin, J.-G. J. (2015). Boldness-exploration behavioral syndrome : Interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Behavioral Ecology*, *26*(3), 900-908. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv030>
- McCurdy, D. G., Forbes, M. R., & Boates, J. S. (2000). Male amphipods increase their mating effort before behavioural manipulation by trematodes. *Can. J. Zool.*, *78*, 606-612.
- Mélançon, V., Breton, S., Bettinazzi, S., Levet, M., & Binning, S. A. (2023). Mitochondrial Enzyme Activities and Body Condition of Naturally Infected Sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, *96*(4), 247-259. <https://doi.org/10.1086/725209>

- Mettke-Hofmann, C. (2022). Is vigilance a personality trait? Plasticity is key alongside some contextual consistency. *PLOS ONE*, *17*(12), e0279066.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279066>
- Mideo, N. (2009). Parasite adaptations to within-host competition. *Trends in Parasitology*, *25*(6), 261-268. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2009.03.001>
- Miller, H. C. (1963). The Behavior of the Pumpkinseed Sunfish, *Lepomis Gibbosus* (Linneaus), With Notes On the Behavior of Other Species of *Lepomis* and the Pigmy Sunfish, *Elassoma Evergladei*. *Behaviour*, *22*(1-2), 88-150.
<https://doi.org/10.1163/156853963X00329>
- Miura, O., & Chiba, S. (2007). Effects of trematode double infection on the shell size and distribution of snail hosts. *Parasitology International*, *56*(1), 19-22.
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2006.10.002>
- Moiron, M., Araya-Ajoy, Y. G., Mathot, K. J., Mouchet, A., & Dingemanse, N. J. (2019). Functional relations between body mass and risk-taking behavior in wild great tits. *Behavioral Ecology*, *30*(3), 617-623. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary199>
- Monceau, K., Moreau, J., Poidatz, J., Bonnard, O., & Thiéry, D. (2015). Behavioral syndrome in a native and an invasive hymenoptera species : Behavioral syndrome in hymenoptera species. *Insect Science*, *22*(4), 541-548. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12140>
- Moore, J. (2013). An overview of parasite-induced behavioral alterations – and some lessons from bats. *Journal of Experimental Biology*, *216*(1), 11-17.
<https://doi.org/10.1242/jeb.074088>
- Natarajan, D., de Vries, H., Saaltink, D.-J., de Boer, S. F., & Koolhaas, J. M. (2009). Delineation of Violence from Functional Aggression in Mice : An Ethological Approach. *Behavior Genetics*, *39*(1), 73-90. <https://doi.org/10.1007/s10519-008-9230-3>
- Norbury, L. J., Shirakashi, S., Power, C., Nowak, B. F., & Bott, N. J. (2022). Praziquantel use in aquaculture – Current status and emerging issues. *International Journal for Parasitology: Drugs and Drug Resistance*, *18*, 87-102. <https://doi.org/10.1016/j.ijpddr.2022.02.001>
- O’Dea, R. E., Noble, D. W. A., & Nakagawa, S. (2022). Unifying individual differences in personality, predictability and plasticity : A practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, *13*(2), 278-293. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13755>

- Parker, G. A., Ball, M. A., Chubb, J. C., Hammerschmidt, K., & Milinski, M. (2009). When should a trophically transmitted parasite manipulate its host? *Evolution*, *63*(2), 448-458. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00565.x>
- Poulin, R. (1994). The evolution of parasite manipulation of host behaviour : A theoretical analysis. *Parasitology*, *109*(S1), S109-S118. <https://doi.org/10.1017/S0031182000085127>
- Poulin, R. (1995). “Adaptive” changes in the behaviour of parasitized animals : A critical review. *International Journal for Parasitology*, *25*(12), 1371-1383. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(95\)00100-X](https://doi.org/10.1016/0020-7519(95)00100-X)
- Poulin, R. (2013). Parasite manipulation of host personality and behavioural syndromes. *Journal of Experimental Biology*, *216*(1), 18-26. <https://doi.org/10.1242/jeb.073353>
- Poulin, R., Rau, M. E., & Curtis, M. A. (1991). Infection of brook trout fry, *Salvelinus fontinalis*, by ectoparasitic copepods : The role of host behaviour and initial parasite load. *Animal Behaviour*, *41*(3), 467-476. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80849-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80849-8)
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Randall, J., Cable, J., Guschina, I. A., Harwood, J. L., & Lello, J. (2013). Endemic infection reduces transmission potential of an epidemic parasite during co-infection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1769), 20131500. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1500>
- Réale, D., Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., & Wright, J. (2010). Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1560), 3937-3946. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0222>
- Réale, D., & Festa-Bianchet, M. (2003). Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, *65*(3), 463-470. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2100>
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, *82*(2), 291-318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Redford, P. S., Mayer-Barber, K. D., McNab, F. W., Stavropoulos, E., Wack, A., Sher, A., & O’Garra, A. (2014). Influenza A Virus Impairs Control of Mycobacterium tuberculosis Coinfection Through a Type I Interferon Receptor–Dependent Pathway. *The Journal of Infectious Diseases*, *209*(2), 270-274. <https://doi.org/10.1093/infdis/jit424>

- Renner, M. J. (1990). Neglected aspects of exploratory and investigatory behavior. *Psychobiology*, *18*(1), 16-22.
- Roberts, L., Schmidt, G. D., & Janovy, J. (2009). *Foundations of Parasitology*. McGraw-Hill Education.
- Roche, D. G., Careau, V., & Binning, S. A. (2016). Demystifying animal 'personality' (or not) : Why individual variation matters to experimental biologists. *Journal of Experimental Biology*, jeb.146712. <https://doi.org/10.1242/jeb.146712>
- Romanyukha, A. A., Rudnev, S. G., & Sidorov, I. A. (2006). Energy cost of infection burden : An approach to understanding the dynamics of host–pathogen interactions. *Journal of Theoretical Biology*, *241*(1), 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.11.004>
- Sacco, L. H., Goater, C. P., Smith, T.-D., Chivers, D. P., & Ferrari, M. C. O. (2021). Escape responses to simulated host versus nonhost predators in minnows exposed to a brain-encysting parasite. *Animal Behaviour*, *173*, 169-176. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.01.006>
- Sánchez, C. A., Becker, D. J., Teitelbaum, C. S., Barriga, P., Brown, L. M., Majewska, A. A., Hall, R. J., & Altizer, S. (2018). On the relationship between body condition and parasite infection in wildlife : A review and meta-analysis. *Ecology Letters*, *21*(12), 1869-1884. <https://doi.org/10.1111/ele.13160>
- Santicchia, F., Romeo, C., Ferrari, N., Matthysen, E., Vanlauwe, L., Wauters, L. A., & Martinoli, A. (2019). The price of being bold? Relationship between personality and endoparasitic infection in a tree squirrel. *Mammalian Biology*, *97*, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2019.04.007>
- Sharp, G. J. E. (1990). *Studies on the Host-Parasite Interaction Between Diphyllbothrium spp. (Cestoda, Pseudophyllidea) and Rainbow Trout, Oncorhynchus mykiss (Walbaum, 1792)* [Thèse]. University of Aberdeen.
- Sharp, G. J. E., Pike, A. W., & Secombes, C. J. (1992). Sequential development of the immune response in rainbow trout [*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)] to experimental plerocercoid infections of *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch, 1824). *Parasitology*, *104*(1), 169-178. <https://doi.org/10.1017/S0031182000060911>

- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral Syndromes : An Integrative Overview. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241-277.
<https://doi.org/10.1086/422893>
- Sih, A., & Del Giudice, M. (2012). Linking behavioural syndromes and cognition : A behavioural ecology perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2762-2772. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0216>
- Smith, B. R., & Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality : A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19(2), 448-455. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>
- Smith, B. R., & Blumstein, D. T. (2010). Behavioral types as predictors of survival in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology*, 21(5), 919-926.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arq084>
- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and personality traits in animals. *Ecology Letters*, 10, 355-363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x>
- Stamps, J. A., & Biro, P. A. (2016). Personality and individual differences in plasticity. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 12, 18-23. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.08.008>
- Stamps, J., & Groothuis, T. G. G. (2010). The development of animal personality : Relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85(2), 301-325.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x>
- Stan development team. (2021). RStan : The R interface to stan. *R package version 2.21.8*.
<https://mc-stan.org/>
- Sweeting, R. A. (1974). Investigations into natural and experimental infections of freshwater fish by the common eye-fluke *Diplostomum spathaceum* Rud. *Parasitology*, 69(3), 291-300.
<https://doi.org/10.1017/S0031182000062995>
- Tariel, J., Plénet, S., & Luquet, E. (2020). How do developmental and parental exposures to predation affect personality and immediate behavioural plasticity in the snail *Physa acuta* ? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1941), 20201761.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1761>
- Thambithurai, D., Lanthier, I., Contant, E., Killen, S. S., & Binning, S. A. (2022). Fish vulnerability to capture by trapping is modulated by individual parasite density. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1989), 20221956.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1956>

- Thelamon, V. (2023). *Effet de l'infection parasitaire sur les traits de personnalité et les capacités cognitives de poisson hôte, le crapet-soleil (Lepomis gibbosus)* [Mémoire]. Université de Montréal.
- Thomas, F., Poulin, R., & Renaud, F. (1998). Nonmanipulative Parasites in Manipulated Hosts : « Hitch-Hikers » or Simply « Lucky Passengers »? *The Journal of Parasitology*, *84*(5), 1059. <https://doi.org/10.2307/3284648>
- Tizard, I. (2008). Sickness behavior, its mechanisms and significance. *Animal Health Research Reviews*, *9*(1), 87-99. <https://doi.org/10.1017/S1466252308001448>
- Van Oers, K., Klunder, M., & Drent, P. J. (2005). Context dependence of personalities : Risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behavioral Ecology*, *16*(4), 716-723. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari045>
- Vehtari, A., Gabry, J., Magnusson, M., Yao, Y., Bürkner, P., Paananen, T., & Gelman, A. (2023). Loo : Efficient leave-one-out cross-validation and WAIC for Bayesian models. *R package version 2.6.0*. <https://mc-stan.org/loo/>
- Venter, F., Matthews, K. R., & Silvester, E. (2022). Parasite co-infection : An ecological, molecular and experimental perspective. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *289*(1967), 20212155. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2155>
- Vigneault, J. (In prep.). *Variations spatiales de la maladie du point noir chez les communautés littorales de poissons : Une perspective multi-échelle*. [Mémoire]. Université de Montréal.
- Walaza, S., Cohen, C., Tempia, S., Moyes, J., Nguweneza, A., Madhi, S. A., McMorrow, M., & Cohen, A. L. (2020). Influenza and tuberculosis co-infection : A systematic review. *Influenza Other Respi Viruses*, *14*, 77-91.
- Wauters, L. A., Mazzamuto, M. V., Santicchia, F., Van Dongen, S., Preatoni, D. G., & Martinoli, A. (2019). Interspecific competition affects the expression of personality-traits in natural populations. *Scientific Reports*, *9*(1), 11189. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47694-4>
- Webster, J. P., Brunton, C. F. A., & Macdonald, D. W. (1994). Effect of *Toxoplasma gondii* upon neophobic behaviour in wild brown rats, *Rattus norvegicus*. *Parasitology*, *109*(1), 37-43. <https://doi.org/10.1017/S003118200007774X>
- Wilson, A. D. M., & Godin, J.-G. J. (2009). Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology*, *20*(2), 231-237. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp018>

- Wilson, A. D. M., & Krause, J. (2012). Personality and metamorphosis : Is behavioral variation consistent across ontogenetic niche shifts? *Behavioral Ecology*, *23*(6), 1316-1323.
<https://doi.org/10.1093/beheco/ars123>
- Wilson, D. S., Coleman, K., Clark, A. B., & Biederman, L. (1993). Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) : An ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*, *107*(3), 250-260. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.107.3.250>
- Wilson, R. C., Vacek, T., Lanier, D. L., & Dewsbury, D. A. (1976). Open-field behavior in muroid rodents. *Behavioral Biology*, *17*(4), 495-506. [https://doi.org/10.1016/S0091-6773\(76\)90901-9](https://doi.org/10.1016/S0091-6773(76)90901-9)
- Wisenden, B. D., Sailer, C. D., Radenic, S. J., & Sutrisno, R. (2011). Maternal inheritance and exploratory-boldness behavioural syndrome in zebrafish. *Behaviour*, *148*(14), 1443-1456.
<https://doi.org/10.1163/156853911X616530>
- Woo, P. T. K. (1979). Trypanoplasma salmositica : Experimental Infections in Rain bow Trout, *Salmo guirdneri*. *Experimental Parasitology*, *47*, 36-48.

Annexe

Table A 1. Detailed description of our statistical models using a Bayesian framework.

Models	Formula
Model 1	black spot/cestode density ~ behaviours before + (1 ID_fish) + (1 cage)
Model 2	boldness/activity/exploration ~ 1 + treatment + (-1 + treatment q ID_fish) + (1 cage), sigma ~ -1 + treatment (uninfected; infected; control)
Model 3	boldness/activity/exploration ~ 1 + treatment + (-1 + treatment q ID_fish) + (1 cage), sigma ~ -1 + treatment (uninfected;infected)
Model 4	boldness/activity/exploration ~ 1 + treatment + (treatment q ID_fish) + (1 cage), sigma ~ -1 + treatment (uninfected; infected)
Model 5	boldness/activity/exploration before ~ 1 + (1 q ID_fish) + (1 cage)
Model 6	body condition ~ 1 + cestode density + black spot density + treatment + (1 ID_fish) + (1 cage) (uninfected; infected; control)
Model 7	boldness/activity/exploration ~ 1 + body condition + (1 ID_fish) + (1 cage)
Model 8	boldness/activity/exploration ~ 1 + cestode density + black spot density + body condition + (1 ID_fish) + (1 cage)

Boldness is measured as emergence time (sec), activity is measured as distance swam (cm) and exploration as surface covered (%). Sigma is the residual variance from the model. **Model 1** (number of observations: 120) looked at the influence of behaviour on infection risk (one model for black spot density and one for cestode density for each trait). **Model 2** (number of observations: 288) was used to find evidence of personality (i.e. repeatability) and mean contrast between control fish before (n = 12, T1-T2), uninfected (n = 60, T1-T2), infected (n = 60, T3-T4) and control fish (n = 12, T3-T4) to see if habituation played a role in behavioural changes. This was a heterogenous residual variance model. **Model 3** (number of observations: 240) was used to estimate behavioural syndromes for the uninfected (n = 60, T1-T2) and infected fish (n = 60, T3-T4). This was also a heterogenous residual variance model. We excluded control fish as we were not interested in this group and because of the group size, the model was losing statistical power. **Model 4** (number of observations: 240) tested for how changes resulting from co-infection covary (i.e. correlations between random slopes of each trait) and how much individuals changed when infected (i.e. intercept-slope comparisons between traits). Treatment (uninfected, infected) was included as both a fixed and random effect. **Model 5** (number of observations: 120) is a bivariate model looking at the correlation between the behaviours before and after infection (one model for each trait). **Model 6** (number of observations: 288) was used to look at the effect of cestode density, black spot density and treatment (control before; uninfected, infected, control after) on body condition. We wanted to see if body condition changed during co-infection. **Model 7** (number of observations: 120) was used to look at the effect of body condition on behaviour for uninfected individuals (n = 60, T1-T2). **Model 8** (number of observations: 120) was used to look at the effect of cestode density, black spot density and body condition on behaviour.

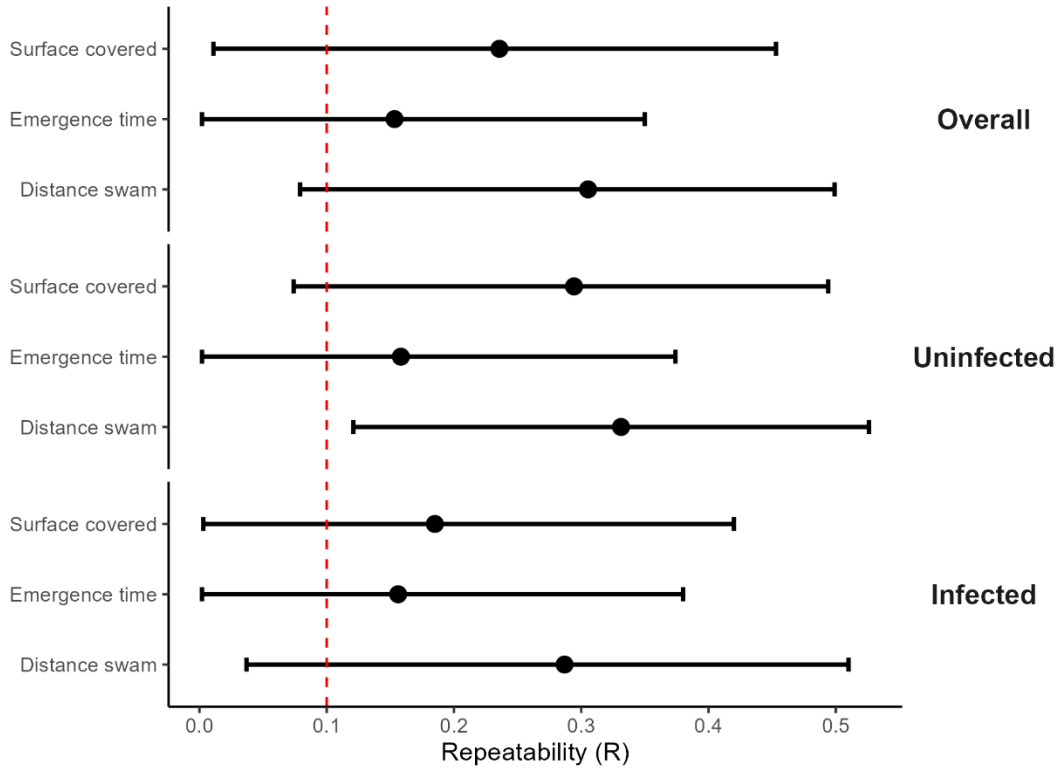


Figure A 1. Repeatability estimates and their 95% credible intervals for the three behavioural traits (emergence time (sec), surface covered (%), and distance swam (cm)) of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) estimated overall and within each treatment (overall, n = 72; uninfected, n = 60; infected, n = 60). Uninfected are individuals before the experimental infection (T1-T2); infected are individuals after they were experimentally infected (T3-T4); overall includes all fish and looks at repeatability regardless of the treatment (trial 1-2-3-4). Black dots are repeatability estimates and black lines are the credible intervals from the model. Red dotted line represents weak evidence of repeatability.

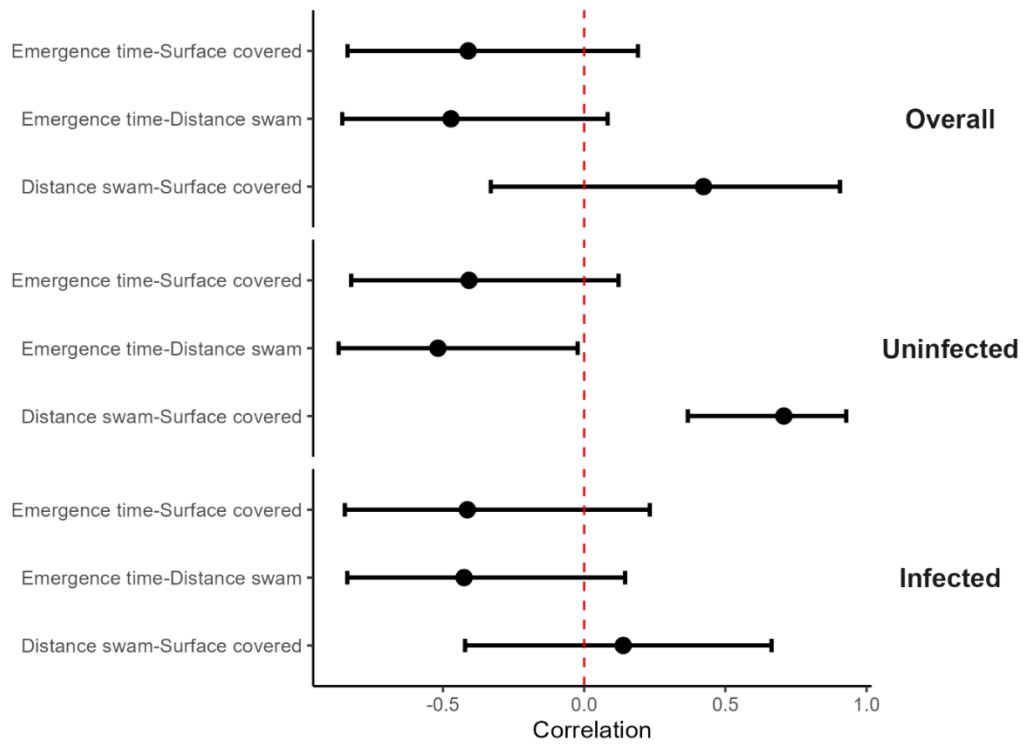


Figure A 2. Correlation coefficients and their 95% credible intervals between the three behavioural traits (emergence time (sec), surface covered (%), and distance swam (cm)) of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) estimated overall and within each treatment (overall and uninfected, n = 72; infected, n = 60). Uninfected are individuals before the experimental infection (T1-T2); infected are individuals after they were experimentally infected (T3-T4); overall looks at repeatability regardless of the infection status (trial 1-2-3-4). Black dots are correlation estimates and black lines are the credible intervals from the model. Red dotted line is 0 in the distribution (if the credible intervals cross it, we have weak evidence of a correlation).

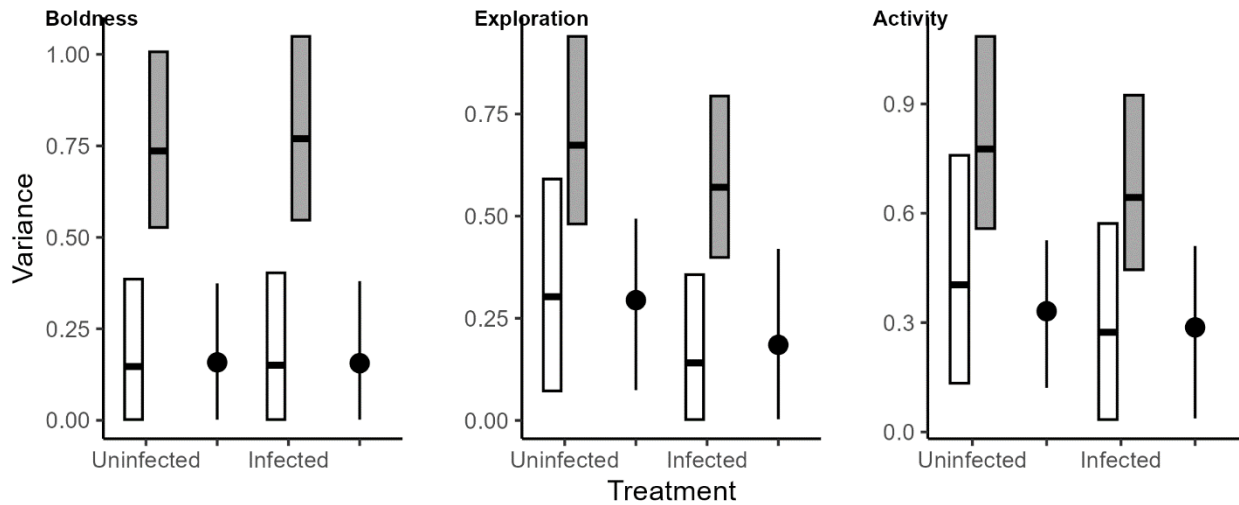


Figure A 3. Within-individual variance (grey bar) and among individual variance (white bar) of pumpkinseed seed sunfish (*Lepomis gibbosus*) before and after the experimental infection extracted from the posterior distribution to calculate repeatability. Repeatability is represented with the black dot (mean) and black lines (95% credible intervals) next to the colored bars. The black line within the colored bar is the mean variance and the range of the bar is the 95%CI. Variance from cages was not included as it was constant in the model.

Table A 2. Multi-response models looking at interactions between variables.

Response variable	Interaction	Estimate	95IC
Boldness	Black spot*cestode	0.01±0.11	[-0.20,0.24]
Exploration	Black spot*body condition	0.17±0.10	[-0.03,0.37]
Activity	Cestode*body condition	0.02±0.11	[-0.20, 0.24]
Boldness	Black spot*cestode	0.06±0.11	[-0.15,0.28]
Exploration	Black spot*body condition	-0.03±0.09	[-0.21,0.16]
Activity	Cestode*body condition	-0.11±0.10	[-0.31,0.08]
Boldness	Black spot*cestode	0.11±0.14	[-0.16,0.38]
Exploration	Black spot*body condition	-0.10±0.12	[-0.34,0.13]
Activity	Cestode*body condition	0.07±0.13	[-0.18,0.32]

Table A 3. Raw mean and standard deviation for all variables used in the models.

Raw variables	Mean uninfected	Standard deviation uninfected	Mean infected	Standard deviation infected
Emergence time (sec)	179.424	155.923	119.933	113.965
Surface covered (%)	0.266	0.074	0.296	0.059
Distance swam (cm)	900.815	359.556	803.207	280.138
Body condition (mass/length ³)	0.027	0.004	0.027	0.002
Parasite density (no/g)	NA	NA	12.444	9.966
Black spot density (no/g)	NA	NA	3.811	3.558
Cestode density (no/g)	NA	NA	4.097	5.341