

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

L'IMPORTANCE DE LA VARIATION COMPORTEMENTALE
INTRASPÉCIFIQUE DANS LA DIÈTE CHEZ LE GUPPY (POECILIA
RETICULATA)

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
NOÉMIE LAFORTUNE

AOÛT 2021

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.04-2020). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur Pierre-Olivier Montiglio pour la confiance qu'il m'a accordée, et ce surtout face aux embûches ayant parsemé mon parcours. Merci PO pour ton soutien, ta patience, ta disponibilité et ton enthousiasme contagieux. I would like to thank my co-director Andrew Hendry for his trust, his advice and for always showing keen interest into my work. Merci également à Denis Réale et Fanie Pelletier d'avoir évalué mon mémoire.

Thanks to Felipe Pérez-Jvostov for being the best mentor in the field and in the lab, for turning long days in the field into such a fun experience and for making me discover the beautiful Trinidad. Je tiens à remercier tous ceux et celles ayant prêté main forte sur le terrain pour la collecte de données. Merci aux étudiants du labo Montiglio et à tous les membres du GRECA pour avoir égayé mes journées. Merci particulièrement à Maxime Fraser Franco d'avoir été un collègue et un ami en or.

Merci à ma famille et à mes amis pour leur soutien inconditionnel. Merci à ma mère de toujours être là pour moi et de sans cesse m'inspirer par sa force et sa sagesse.

AVANT-PROPOS

Je présente ce mémoire sous la forme d'un article scientifique ayant pour titre : « The importance of intraspecific behavioral variation to the diet of guppies (*Poecilia reticulata*) ». Les auteurs sont Noémie Lafortune, Andrew Hendry, Simon Reader et Pierre-Olivier Montiglio. Cet article porte sur l'effet de la variation comportementale entre les individus sur les ratios d'isotopes stables chez le guppy (*Poecilia reticulata*). Cet article sera soumis pour publication dans un périodique scientifique. POM a effectué la collecte de données et le travail de laboratoire. AH et POM ont encadré le travail de NL en plus d'avoir apporté un support financier et logistique au projet. NL a réalisé les analyses statistiques et rédigé l'article. AH, SR et POM ont également participé à la rédaction de l'article. Ce mémoire comporte trois parties principales. La première est une introduction générale et une mise en contexte rédigée en français. La deuxième partie est formée de l'article et constitue la majeure partie de ce mémoire. La troisième partie porte sur les conclusions générales de l'étude, ses limitations ainsi que ses implications.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iii
LISTE DES FIGURES.....	iii
LISTE DES TABLEAUX.....	iv
RÉSUMÉ	v
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	6
1.1 Importance de la variation intraspécifique	6
1.2 La variation intraspécifique et l'utilisation des ressources.....	9
1.3 Rôle du comportement dans l'utilisation des ressources.....	12
1.4 Les analyses de ratio d'isotopes stables.....	14
1.4.1 Isotopes du carbone.....	15
1.4.2 Isotopes de l'azote.....	16
1.4.3 Rapport carbone-azote	16
1.5 Système d'étude : le guppy (<i>Poecilia reticulata</i>)	17
1.6 Objectifs.....	19
CHAPITRE II THE IMPORTANCE OF INTRASPECIFIC BEHAVIORAL VARIATION TO THE DIET OF GUPPY (<i>POECILIA RETICULATA</i>).....	21
2.1 Summary.....	21
2.2 Introduction.....	22
2.3 Material and methods	26
2.3.1 Study system	26
2.3.2 Fish collection and husbandry.....	27
2.3.3 Invertebrate and algae collection	28
2.3.4 Behavioral assays.....	28
2.3.5 Sex and size measurements.....	30
2.3.6 Stable isotopes.....	30

2.3.7 Statistical analysis	31
2.4 Results	32
2.4.1 Invertebrate samples across streams, sites and functional feeding groups .	32
2.4.2 Differences across streams, sites, predation regime and sex.....	33
2.4.3 Carbon isotopes of fish samples.....	36
2.4.4 Nitrogen isotopes of fish samples	37
2.4.5 Carbon to nitrogen ratio of fish samples	38
2.5 Discussion.....	43
2.5.1 Sources of carbon	43
2.5.2 Trophic level	45
2.5.3 Diet quality.....	47
2.6 References.....	51
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	57
3.1 Effets de la variation comportementale sur la diète.....	57
3.2 Effets du sexe, de la taille et du régime de prédation sur la diète.....	61
3.3 Limitations de l'étude	63
3.4 Directions futures.....	67
RÉFÉRENCES.....	69

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
<p>2.1 Differences in carbon isotopes, nitrogen isotopes and C:N ratio between sites (all invertebrates samples a, c and e) and functional feeding groups (for each FFG b, d and f) (n=49)</p>	37
<p>2.2 Predicted values of the mixed-effect model on carbon stable isotopes for each size class, which were calculated using the inferior, intermediate and superior third of the size distribution. Dotted lines represent the predicted values for either the smallest or the largest individual. A) effect of intra-site boldness (-0.34 ± 0.13, $t = -2.591$, 95% CI $[-0.59, -0.09]$) and b) effect of intra-site exploration (0.19 ± 0.09, $t = 2.194$, 95% CI $[0.02, 0.36]$). Number of observations = 169 across 6 sites within 2 streams.</p>	38
<p>2.3 Predicted values of the mixed-effects model on nitrogen stable isotope, effect of intra-site boldness in interaction with predation regime, (0.22 ± 0.09, $t = 2.32$, CI 95% $[0.03;0.40]$). Number of observations = 169 across 6 sites within 2 streams.....</p>	40
<p>2.4 Predicted values of the mixed-effects model for the C:N ratio, effect of intra-site exploration in interaction with sex (0.65 ± 0.29, $t = 2.259$, 95% CI $[0.11, 1.22]$). Number of observations = 84 and 85 for males and females respectively, across 6 sites within 2 streams.....</p>	41

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Summary of stable isotope variables of fish with predation regime and number of fish caught for each site (\pm S.D).	42
2.2 ANOVA of the effects of river, site and functional feeding group on the diet components ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, C:N) performed separately.	42
2.3 Summary of linear mixed effect models on $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ and C:N ratios as a function of boldness, exploration, body-size, sex and predation regime (All numerical variables were z-transformed, n=169). Initial models included within and among-site boldness, exploration, body-size and sex, predation regime, interactions between within-site boldness×body-size, boldness×predation, boldness×sex, exploration×body-size, exploration×predation, exploration×sex, body-size×predation, body-size×sex. Bold text represent statistical significance.....	43

RÉSUMÉ

Les populations animales constituent un assemblage hétérogène d'individus. Cette variation intraspécifique exerce un rôle important sur les processus écologiques et évolutifs. Plusieurs études ont démontré l'existence de différences comportementales entre individus, toutefois les connaissances sur l'effet de ces différences en conditions naturelles sont limitées. Cette étude vise à quantifier l'association entre les différences comportementales et la diète chez le guppy (*Poecilia reticulata*). Nous avons collecté les guppies dans six cours d'eau au Nord de l'île de Trinité, Trinité-et-Tobago, pour ensuite mener des tests comportementaux et extraire les ratios d'isotopes stables à partir des tissus corporels. Nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes pour quantifier l'effet de la prise de risque et de l'exploration sur les signatures isotopiques de carbone, d'azote et de leur ratio (C:N). La prise de risque et l'exploration sont associés au type de proie consommé et la taille des individus module la direction de ces effets. Le comportement de prise de risque est associé à des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées en présence de prédateurs, ainsi les individus plus audacieux s'alimentent à des niveaux trophiques plus élevés alors que le contraire est observable en absence de prédateurs. Finalement, l'exploration est liée à une diète de faible qualité chez les mâles, mais pas chez les femelles. Ces résultats démontrent que les différences comportementales entre individus ont le potentiel d'influencer les interactions entre espèces au sein des réseaux trophiques, mais démontrent également l'importance de la taille, du sexe et du régime de prédation dans la médiation de ces effets.

Mot-clés : *isotopes stables, comportement animal, variation intraspécifique, interactions trophiques, utilisation de ressource, écologie comportementale, réseau trophique*

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Importance de la variation intraspécifique

Au sein d'une même espèce, bien que les individus y soient catégorisés sous un nom commun, on observe une multitude de traits qui varient en intensité d'un individu à l'autre et engendrent d'importantes différences. Ces différences peuvent se manifester sur le plan morphologique, physiologique, comportemental et génétique tout en constituant le matériel brut sur lequel la sélection naturelle agit. Par exemple, les individus d'une même espèce varient dans leur réponse au stress (Harding et al., 2019), leurs défenses face aux prédateurs (Duffy, 2010), leur résistance au parasitisme (Madhavi & Anderson, 1985), leur utilisation des ressources (Bolnick et al., 2003; Schirmer et al., 2019; Woodward & Hildrew, 2002; Zandonà et al., 2017b), leur tolérance aux facteurs abiotiques (Stitt et al., 2014), leurs capacités de compétition (Schulte-Hostedde & Millar, 2004) et plus encore.

Ce phénomène a réussi à capter l'attention de la communauté scientifique depuis les débuts de la théorie de l'évolution par sélection naturelle et fait partie intégrante de

plusieurs concepts importants en écologie tels que la variation de niche (Roughgarden, 1972; Van Valen, 1965), la spécialisation individuelle (Araújo et al., 2011; Bolnick & Svanbäck, 2003), l'hétérogénéité individuelle (Lichstein et al., 2007) et le polymorphisme intraspécifique (Kingsolver & Pfennig, 2007). Ainsi, les populations sont composées d'un assemblage d'individus hétérogènes qui, en raison de ces différences, interagissent chacun avec leur environnement de façon différente (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2011, 2011; Dall et al., 2012; Des Roches et al., 2018; Post et al., 2008). De plus, la variation de traits au sein d'une même espèce peut être tout aussi, voire plus importante que la variation de traits entre les espèces (Crutsinger et al., 2006; Des Roches et al., 2018; Raffard et al., s. d.; Siefert & Ritchie, 2016).

La variation intraspécifique possède le potentiel d'influencer les processus écologiques à plusieurs niveaux (Berg & Ellers, 2010; Charette & Derry, 2015; Des Roches et al., 2018; Rudman et al., 2015). Cette variation est souvent considérée comme étant moins importante d'un point de vue écosystémique, où la majorité des effets est généralement attribuée à la variation entre les espèces. Cependant, de plus en plus d'études empiriques remettent en question cette perspective en démontrant que la variation au sein d'une même espèce peut causer une multitude d'effets mesurables sur les écosystèmes. La variation intraspécifique peut influencer la composition des communautés de proies, par exemple chez l'Alose (*Alosa pseudoharengus*) la taille des branchiospines et leur espacement ont un effet sur la biomasse et la diversité de zooplanctons en plus de moduler la force des cascades trophiques (Howeth et al., 2013; Palkovacs & Post, 2009a). En effet, les individus sélectifs consomment préférentiellement les zooplanctons de grande taille, ce qui réduit considérablement la biomasse et élimine certaines espèces, tandis que les individus non sélectifs ont un effet différent sur la communauté de proies. La variation intraspécifique au niveau du génome peut également influencer l'assemblage des

communautés, chez deux espèces de verge d'or, *Solidago altissima* et *Solidago gigantea*, les différents génomes peuvent directement influencer la composition de la communauté d'arthropodes pollinisateurs supportée par ces plantes ainsi que la biomasse végétale qu'elles produisent (Genung *et al.*, 2012). Les différences entre individus peuvent moduler les interactions trophiques au sein d'un système, par exemple dans une expérience de mésocosmes à trois niveaux trophiques (prédateurs insectivores, insectes, plantes), les différences de traits d'approvisionnement chez l'araignée-loup (*Trochosa ruricola*) influencent le taux d'herbivorie (Keiser *et al.*, 2015). Plus précisément, les communautés contenant plus d'araignées actives ont réduit le taux de broutage comparativement aux communautés contenant des araignées moins actives.

Ainsi, il est important de comprendre et de quantifier l'effet de la variation intraspécifique sur la dynamique des communautés pour ensuite être en mesure de déterminer leur rôle au sein des processus écologiques. Notamment, comprendre l'effet de la variation intraspécifique sur l'utilisation des ressources peut nous permettre de mieux prédire les échanges d'énergie qui ont lieu dans un système. Ici, l'utilisation ou l'acquisition de ressources fait référence à la façon dont les individus interagissent avec leur environnement pour se procurer les divers éléments nécessaires à leur survie, dans l'espace et le temps. Par exemple, les différences dans l'utilisation de ressources peuvent se manifester sous la forme du type d'habitat sélectionné lors de la recherche de nourriture, du type de proie consommé ou bien de la quantité de proies consommée.

1.2 La variation intraspécifique et l'utilisation des ressources

La théorie de l'approvisionnement optimal (i.e. optimal foraging theory) (Schoener, 1971; Werner et al., 1981) prédit que lorsque les individus font face à plusieurs choix de ressources, ils devraient opter pour la plus profitable. La profitabilité d'une ressource dépend de plusieurs facteurs comme, son taux de rencontre, sa valeur nutritive, le taux d'échappement des proies, le temps de manipulation, ainsi que le risque de prédation (Bolnick & Svanbäck, 2003). En plus des facteurs liés aux ressources elles-mêmes, d'autres facteurs s'ajoutent du point de vue de l'individu. Par exemple, le choix d'un individu dépend de son expérience (Steingrund & Fernö, 1997; Werner et al., 1981; Wilson-Rankin, 2015), son mode de chasse (Belgrad & Griffen, 2016; Goss-Custard & Durell, 1983), sa morphologie (Price, 1987), sa physiologie (Afik & Karasov, 1995) et son comportement (Wilson & Godin, 2009). Ainsi, les choix des individus peuvent être influencés par une multitude de paramètres. Cependant, la théorie de l'approvisionnement optimal ne considère pas ces paramètres et donc ne parvient pas à prédire les différences de choix entre les individus.

Les différences dans l'utilisation des ressources constituent alors un phénomène plus complexe que ce qui est prédit par la théorie de l'approvisionnement optimal, ce qui a suscité l'intérêt auprès de la communauté scientifique depuis plusieurs décennies (Grant & Price, 1981; Roughgarden, 1972, 1974; Van Valen, 1965). Les différences dans l'utilisation des ressources au sens large ont été démontrées chez les mammifères (Angerbjörn et al., 1994), oiseaux (Thomas Bates Smith, 1987), poissons (Ehlinger & Wilson, 1988; Fry et al., 1999; Werner et al., 1981), reptiles

(Carter et al., 2010), amphibiens (Collins et al., 1993; Maret & Collins, 1997), insectes (Fry et al., 1978; Tan et al., 2018), gastropodes (Fleming et al., 2015) et crustacés (Toscano & Griffen, 2012). Les individus variant dans leur utilisation de ressources peuvent le faire via le type de proie consommée (dans l'identité ou la morphologie), l'utilisation de l'habitat, le comportement d'approvisionnement, la tactique d'approvisionnement et plus encore, témoignant de l'omniprésence de ces différences en nature.

Plusieurs théories et hypothèses découlent de l'étude de ce phénomène où on associe les différences dans l'utilisation des ressources à l'âge (Polis, 1984), le sexe (Shine, 1989, 1991) et le morphotype (Skúlason & Smith, 1995; Smith & Skúlason, 1996; Wimberger, 1994). Par exemple, la taille d'un prédateur est positivement corrélée à la taille de ses proies (Brose et al., 2006) tout en étant associée à son niveau trophique (Woodward et al., 2005). L'âge est souvent associé à des compromis entre la survie et la reproduction, par exemple les juvéniles investissent davantage dans la croissance tandis que les adultes investissent préférentiellement dans la reproduction. Ces compromis font en sorte qu'en fonction de leur âge les individus auront différents besoins énergétiques et utiliseront leur environnement en conséquence. À noter également que l'expérience et la taille sont fortement associés avec l'âge. Par exemple, chez une espèce de scorpion (*Paruroctonus mesaensis*), les classes d'âges sont exposées à des niveaux de compétition différents et ne s'approvisionnent pas aux mêmes moments durant l'année, faisant en sorte que la composition de leur diète diffère (Polis, 1984). Également, les différences de coloration entre deux morphes chez la crevette *Hippolyte obliquimanus* sont associées à différentes signatures isotopiques dans leur diète (Duarte et al., 2017).

Cependant, l'âge, le sexe ainsi que le morphotype ne réussissent pas à expliquer une partie des différences dans l'utilisation de ressources. Celles-ci peuvent également être associées à des différences qui ne sont pas catégoriques mais plutôt continues (Shine, 1989, 1991) et plus subtiles. Bolnick et al., (2003) soulignent l'importance de faire la distinction entre la variation causée par le sexe, l'âge et le morphotype et la variation causée par d'autres différences ne pouvant pas être catégorisées aussi facilement, puisque les mécanismes en jeu ne seraient pas les mêmes. La variation causée par les différences entre les mâles et les femelles est souvent dû à la sélection sexuelle, au comportement reproductif ou à des différences de besoins énergétiques. Pour ce qui est de l'âge, la croissance des individus et leur développement peut influencer la façon dont ils utilisent les ressources au cours de leur vie. Par exemple, chez la salamandre tigrée (*Abystoma tigrinum*), il existe le morphotype « normal » et « cannibale » et la diète des individus varie en conséquence. Toutefois, on remarque chez cette espèce des différences dans la diète qui ne sont ainsi pas uniquement attribuables au morphotype (Collins et al., 1993; Maret & Collins, 1997). Également, chez la loutre de mer (*Enhydra lutris nereis*) on note des différences de diète entre les individus même lorsque les différences d'âge, de sexe et de morphologie sont prises en considération (Estes et al., 2003). Ces deux exemples démontrent que les différences dans l'utilisation de ressources peuvent être causées par d'autres paramètres que les grandes catégories comme l'âge, le sexe et la morphologie. Ces autres paramètres, par exemple le comportement, l'utilisation du territoire ou les tactiques d'acquisition de ressources constituent une source de variation alternative qui est importante en milieu naturel puisqu'elle peut moduler la façon dont les individus interagissent avec leur environnement.

Ainsi, l'utilisation des ressources par les individus varie considérablement au sein d'une même espèce. La variation intraspécifique à l'intérieur des groupes d'âge, de

sexe et de taille tient un rôle important dans ce phénomène et pourrait expliquer les patrons que l'on observe au niveau des processus écosystémiques et de la dynamique des communautés.

1.3 Rôle du comportement dans l'utilisation des ressources

Les individus divergent dans leur niveau de prise de risque (réaction face à une situation risquée), d'exploration (réaction face à une situation nouvelle), d'activité, d'agressivité (réaction agonistique face à un conspécifique) et de sociabilité (réaction à la présence ou à l'absence d'un conspécifique) (Réale et al., 2007). Lorsque ces traits sont corrélés entre eux, ils forment des syndromes comportementaux (Sih et al., 2004). Par exemple, les individus prenant des risques face aux prédateurs sont aussi souvent agressifs envers leurs conspécifiques et ont un taux d'activité élevé (Bell, 2005; Bell & Sih, 2007; Huntingford, 1976). Les différences comportementales influencent l'aptitude (i.e. fitness) des individus, entre autres sur leur succès reproducteur (Dingemanse et al., 2004; Dingemanse & Réale, 2005; Smith & Blumstein, 2008) et leur survie (Smith & Blumstein, 2008, 2010) et peuvent être héréditaires (Drent et al., 2005; Réale et al., 2007).

Les différences comportementales inter-individuelles sont hautement structurées dans le temps et les situations en plus d'être associées à des compromis importants. La variation engendrée entre les individus se manifeste dans l'utilisation de l'habitat, les patrons d'activité, les préférences alimentaires et les tactiques de chasse (Sih et al., 2004) et peut ainsi influencer la façon dont ils interagissent avec leur environnement et acquièrent des ressources. Par exemple, chez le crapet arlequin

(*Lepomis macrochirus*) les différences comportementales expliquent en partie la répartition des individus entre la zone pélagique et littorale d'un lac (Werner et al., 1981). Ainsi, le comportement influence l'utilisation de l'habitat mais également les interactions entre espèces, où le type pélagique prévient l'utilisation du milieu par le crapet soleil (*Lepomis gibbosus*) et est moins exposé au parasitisme comparativement au type littoral (Wilson, 1998). Similairement, la prise de risque chez les mâles d'une espèce de lézard (*Agama planiceps*) est associée à une superficie d'espace vital et à un taux d'approvisionnement supérieur comparativement aux mâles timides, toutefois ils étaient aussi plus susceptibles à la mortalité dû à la prédation (Carter et al., 2010).

Les implications écologiques et évolutives reliées à la variation comportementale sont nombreuses (Wolf & Weissing, 2012). D'abord, puisque celle-ci est structurée et peut mener à des conséquences autrement inexistantes en présence d'une source de variation moins structurée. Ensuite, puisque la variation comportementale influence le mouvement des individus, résultant en une distribution non-aléatoire des individus et de leurs interactions. Également, puisque le comportement engendre l'émergence d'une panoplie de différences écologiquement pertinentes, comme les traits d'histoire de vie et la physiologie. Finalement, puisque la variation comportementale reflète une certaine dimension de la biodiversité en influençant la résilience, la stabilité et la persistance de populations.

1.4 Les analyses de ratio d'isotopes stables

Les analyses de ratio d'isotopes stables sont de plus en plus utilisées pour comprendre ce que les individus consomment en milieu naturel. Ces analyses consistent à extraire à partir des tissus des organismes la présence relative d'éléments naturels dont la masse moléculaire varie et ne se dégrade pas. Les processus biologiques absorbent préférentiellement l'isotope le plus léger, ainsi le ratio entre deux isotopes correspond à des patrons connus et à partir desquels il est possible d'inférer le contenu de la diète (présente et passée) (Araújo et al., 2007; Brito et al., 2006; Petta et al., 2020), l'utilisation de l'habitat (France, 1995), les déplacements et migrations (Hobson, 1999).

La composition isotopique est souvent exprimée sous forme de déviation (δ) en partie par millier selon un standard établi :

$$\delta X = \left[\left(\frac{\text{Ratio échantillon}}{\text{Ratio standard}} - 1 \right) \times 1000\% \right]$$

Où X est l'élément d'intérêt et chaque ratio est exprimé en fonction de l'isotope lourd sur l'isotope léger. Un ratio élevé témoigne d'une augmentation de l'isotope lourd par rapport au second. Plusieurs réactions altèrent le ratio des isotopes, par exemple les réactions physiques et chimiques causent le fractionnement des isotopes, modifient leur ratio et nous informent sur les processus rencontrés.

Du côté de l'utilisation de ressources, les analyses de ratio d'isotopes stables constituent une méthode alternative aux analyses de contenu stomacal en offrant la possibilité d'obtenir de l'information sur la nourriture assimilée par les individus à plus long terme (Hesslein et al., 1993). La variation isotopique se manifeste au

niveau des plantes et des bactéries lors de l'assimilation de nutriments et de CO₂ (Fry & Sherr, 1989; Peterson & Fry, 1987), puis est ensuite transmise au reste du réseau trophique alors que les animaux accumulent le carbone et l'azote dans leurs tissus à partir de leur diète.

Déterminer la diète des individus est un processus pouvant s'avérer long et ardu, tout en étant parfois très intrusif, cependant en utilisant des analyses d'isotopes stables ces inconvénients peuvent être atténués. Les analyses d'isotopes stables reflètent les éléments assimilés dans la diète et brossent un portrait plus réaliste des besoins alimentaires des organismes, cependant ils omettent les éléments consommés non assimilés.

1.4.1 Isotopes du carbone

Les isotopes de carbone (¹³C/ ¹²C) évoluent dans le temps en fonction de la productivité primaire, de l'enfouissement du carbone et du type de végétation. La norme de référence utilisée pour exprimer ce ratio est le PeeDee Belemnite (PDB). Par exemple, dans les milieux aquatiques comme les lacs le ratio de carbone ($\delta^{13}\text{C}$) peut permettre de déterminer l'utilisation des différents habitats comme la zone littorale est enrichie par rapport à la zone pélagique (France, 1995). Dans les petits cours d'eau, le $\delta^{13}\text{C}$ nous permet de discriminer entre les sources aquatiques autochtones (algues) et terrestres allochtones (débris) de carbone (Peterson & Fry, 1987; Post, 2002). Lors de l'assimilation de ressources alimentaires le carbone subit peu de fragmentation, soit de l'ordre d'environ 1‰ (DeNiro & Epstein, 1978),

ainsi la signature isotopique de carbone des prédateurs demeure similaire à celle de leurs proies.

1.4.2 Isotopes de l'azote

Les isotopes d'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) sont utilisés pour déterminer le niveau trophique des organismes. Ce ratio est amplifié de façon constante à chaque saut de niveau trophique, ainsi la signature isotopique d'azote d'un prédateur tend à être de 2,5 ‰ à 5 ‰ plus élevée comparativement à celle de sa diète (DeNiro & Epstein, 1978).

1.4.3 Rapport carbone-azote

Également, le ratio carbone/azote est souvent utilisé dans les études ayant recours aux analyses d'isotopes stables. Ce ratio représente la quantité totale de carbone et d'azote dans les tissus des organismes et représente un bon complément aux analyses d'isotope stable. Cette mesure nous informe quant à l'équilibre entre les ressources énergétiques (carbone) sous forme de lipides et les nutriments (azote) sous forme de protéines. De façon générale, un ratio faible indique une forte quantité d'azote et ainsi une ressource alimentaire de bonne qualité, tandis qu'un ratio élevé indique une faible quantité d'azote et une ressource alimentaire de faible qualité. L'utilisation du ratio carbone:azote suppose qu'une augmentation du contenu en lipides correspond à un ratio plus élevé, comme les lipides contiennent peu d'azote (Barnes et al., 2007).

1.4.3 Système d'étude : le guppy (*Poecilia reticulata*)

Le guppy est un poisson tropical d'eau douce que l'on retrouve de façon naturelle à l'île de Trinité, Trinité-et-Tobago. On retrouve les guppies dans une multitude d'habitats dont l'assemblage d'espèces est très varié, résultant en différentes pressions de prédation en fonction desquelles les guppies ont évolué différents traits d'histoire de vie (Haskins et al., 1961). Il s'agit d'une espèce sociale, se déplaçant en groupes pour s'alimenter et en réponse à la prédation (Lachlan et al., 1998). Les femelles ont une taille supérieure aux mâles et ces derniers présentent des patrons de coloration complexes variant dans leur intensité et leur forme (Endler, 1978). Cette coloration vive rend les mâles particulièrement susceptibles à la prédation (Lima & Dill, 1990; Magnhagen, 1991). Il s'agit d'une espèce ovovivipare où la reproduction se fait par fertilisation interne. Lors de la copulation, les mâles transfèrent leur sperme aux femelles à l'aide de leur gonopodium, une nageoire anale modifiée. Les mâles ont recours à deux tactiques de reproduction ; soit en performant une série de mouvements sinusoïdaux pour attirer l'attention d'une femelle réceptive ou soit par accouplement sournois (i.e. sneaky mating) où ils copulent avec une femelle non-coopérative. Les femelles se reproduisent tout au long de l'année, en général de 2 à 3 fois et le nombre de descendant est très variable, allant d'un seul à une centaine d'individus. Cette variation est principalement associée à la taille des femelles (Reznick & Endler, 1982). Aucun soin parental n'est prodigué étant donné que les juvéniles sont fonctionnels et indépendants dès la naissance, alors qu'ils sont également susceptibles à la prédation et au cannibalisme.

Sur l'île de Trinité, on retrouve une chaîne de montagne de laquelle s'écoule une série de rivières parallèles. Celles-ci sont caractérisées par plusieurs chutes d'eau agissant comme des barrières qui empêchent la colonisation en amont. Ainsi, en

aval d'une chute d'eau on peut retrouver des guppies en faible densité coexistant avec de larges prédateurs dont *Crenicichla alta*, *Hoplias malabaricus* et *Aequidens pulcher* alors qu'en amont de cette barrière les guppies vivent à forte densité et ont seulement un prédateur superficiel, *Rivulus hartii* (Magurran, 2005) qui exerce le rôle de compétiteur pour les guppies adultes et de prédateurs pour les juvéniles. Les différences de régime de prédation (haute vs faible) entre les populations de guppies situées en aval et en amont des chutes engendrent des différences phénotypiques et génétiques entre ces populations, notamment au niveau de la coloration, la morphologie, le comportement et les traits d'histoire de vie (Reznick & Endler, 1982). Par exemple, dans les localités où la pression de prédation est élevée, les guppies produisent davantage de descendants mais de taille inférieure aux localités où la pression de prédation est moins importante. Ainsi, la diversité d'habitats et de caractéristiques des guppies en font une espèce modèle pour tester des hypothèses en biologie éco-évolutive.

La diète des guppies est majoritairement composée d'invertébrés, de diatomées et d'algues (Dussault & Kramer, 1981). Les préférences alimentaires sont influencées par l'abondance des ressources mais également par le risque de prédation (Murdoch et al., 1975), comme les individus s'approvisionnant dans des zones profitables sont également plus vulnérables au risque de prédation (Godin & Smith, 1988). Il existe peu de différences dans les préférences de diète des mâles et des femelles (Nikolaeva & Kasumyan, 2000), cependant les femelles ont un taux d'approvisionnement nettement supérieur aux mâles, possiblement puisqu'elles ont une croissance indéterminée alors que les mâles cessent de croître une fois la maturité atteinte (Dussault & Kramer, 1981). Les individus issus de localités de haute prédation occupent un niveau trophique supérieur et consomment davantage

d'invertébrés comparativement aux individus issus de localités de faible prédation (Bassar et al., 2010; Zandonà et al., 2017a).

Les guppies présentent des différences inter-individuelles de prise de risque, d'exploration, et d'activité (Budaev, 1997; Godin & Dugatkin, 1996; Jacquin et al., 2016; Smith & Blumstein, 2010) qui diffèrent selon la population (Magurran et al., 1992). Ces différences comportementales ont un effet sur l'aptitude des individus en nature, par exemple les individus chez lesquels la prise de risque, l'activité et l'exploration est plus élevée survivent plus longtemps lorsqu'exposés à un prédateur (Smith & Blumstein, 2010). Les différences individuelles comportementales sont influencées par le régime de prédation et également par l'exposition au parasitisme (Jacquin et al., 2016).

1.5 Objectifs

L'objectif de ce mémoire est d'évaluer si les différences de prise de risque et d'exploration influencent les interactions trophiques entre espèces et la diète des individus dans un milieu aquatique.

Pour ce faire, nous avons étudié une population naturelle de guppies (*Poecilia reticulata*) sur l'île de Trinidad, à Trinité-et-Tobago. Nous avons échantillonné six sites compris dans deux rivières (Marianne et Aripo), dont le régime de prédation varie entre haute et faible prédation. Nous avons quantifié l'association entre le comportement de prise de risque et d'exploration des individus et leur diète à l'aide d'analyses de ratio d'isotopes stables, soit le ratio d'isotopes de carbone, le ratio d'isotopes d'azote et le ratio carbone:azote. Nous avons également quantifié

l'association entre la variation de taille, de sexe ainsi que du régime de prédation pour mieux comprendre la proportion de variation expliquée par chaque variable.

CHAPITRE II

THE IMPORTANCE OF INTRASPECIFIC BEHAVIORAL VARIATION TO THE DIET OF GUPPY (*POECILIA RETICULATA*)

2.1 Summary

Intraspecific variation is widespread across animal populations and ecologically relevant traits can shape ecological communities. Behavioral traits have the potential to influence such processes, but their effects in natural settings are still poorly understood. In this study, we aim to quantify the association between behavioral and morphological intraspecific variation and the diet of guppies (*Poecilia reticulata*). We collected fish and invertebrate samples in six streams from high and low predation regime in two rivers (Marianne and Aripo) of the Northern Mountain Range of Trinidad, conducted behavioral assays and extracted stable isotope ratios for each individual. We used linear mixed-effects models to determine the effect of behavior and morphology on the carbon isotope ratio, nitrogen isotope ratio and their C:N ratio. We found that boldness and exploration influenced the isotopic profile of preys consumed by guppies and that body-size mediated the direction of these effects. Exploration in high predation sites was associated with higher trophic levels whereas the opposite was found in low predation sites. Finally, exploration and sex helped predict the nitrogen content of fish diet, where explorative males had nitrogen-deprived diet compared to females. These results emphasize the relevance of behavior in resource acquisition but also the importance of body-size and predation regime in mediating their effects. Quantifying the association between behavior, morphology and predation allowed us to find evidence that behavior plays an important role in the way individuals interact with their surroundings.

Keywords: stable isotopes analysis, animal behavior, intraspecific variation, trophic interactions, resource acquisition, food web

2.2 Introduction

Animal populations are assemblages of heterogeneous individuals, differing in their size, morphology, physiology, or behavior (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2011; Dall et al., 2012; Des Roches et al., 2018; Post et al., 2008). This intraspecific variation shapes how species and populations affect the structure of ecological communities and the functions of ecosystems (Bolnick et al., 2011; Bolnick & Svanbäck, 2003). The effects of intraspecific variation on ecological processes can be as important as those caused by interspecific variation (Bassar et al., 2010; Des Roches et al., 2018). A major component that varies within species is resource use, individuals in natural populations often utilize only a subset of the resources available to them (Bolnick & Svanbäck, 2003). This variation can thus determine the effect of a predator on its prey, or the contribution of a species to ecosystem functions such as decomposition. For example, differences in gill rakers size and spacing of alewife fish can influence the abundance, biomass and diversity of zooplankton populations (Howeth et al., 2013; Palkovacs & Post, 2009). Selective individuals eliminated large-bodied zooplankton and decreased the abundance of medium sizes, while non-selective individuals did not cause such an effect. Ultimately, in ecosystems dominated by size-selective individuals, small-bodied zooplankton might thrive and cause cascading trophic effects such as reduced primary production, diversity, average body-size, species richness and total biomass (Palkovacs & Post, 2009). Hence, differences among individuals in resource use can have direct effects on prey community which indirectly alter ecosystem functions. Thus, it is important to have a more fundamental understanding of the importance of intraspecific variation in shaping ecological communities. Then, we will be able to make more accurate predictions about the dynamics of interspecific interactions and

develop realistic biological models of the structure of ecological communities or the function of ecosystems (Araújo et al., 2011; Ingram et al., 2018).

Differences in resource use are often driven by morphological and sex differences among individuals, for instance predator body-size is positively correlated to preysize (Brose et al., 2006) and is associated with trophic status (Woodward et al., 2005) and diet width (Woodward & Hildrew, 2002). Sex differences in resource use often reflect size dimorphism but can also originate from different reproductive strategies. Fitness maximization strategies differ between males and females, because they face differing trade-offs between foraging and other activities (e.g. predator avoidance, mate acquisition, parental care; (Clutton-Brock & Parker, 1992; Trivers, 1972)).

Individual differences in resource use are also associated with continuous consistent differences in behavior among individuals (Carter et al., 2010; Mittelbach et al., 2014; Patrick & Weimerskirch, 2014; Quinn et al., 2011; Sih et al., 2012; Tan et al., 2018; Toscano et al., 2016; Wolf & Weissing, 2012). The position of an individual on the boldness-shyness continuum can influence how it reacts to a variety of situations, for instance bold individuals have a higher tolerance towards risk compared to shy ones across different contexts (Sih et al., 2004; Wilson & Stevens, 2005). Bold individuals may therefore forage in open areas that are prone to predation risk but also have richer food patches (Coleman & Wilson, 1998; Ehlinger & Wilson, 1988; Werner & Hall, 1988). Less explorative individuals may be more thorough foragers and perform tasks more precisely (Tan et al., 2018). These results highlight the role of behavior in resource use within a population. As an example, the pace-of-life syndrome (POLS) suggests that ‘fast’ or proactive individuals tend to be associated with ‘risk-prone’ behavior, defined by higher

levels of boldness, exploration and aggressiveness (Réale et al., 2010). Consequently, a proactive lifestyle might require high energetic inputs, leading to a positive correlation between proactive traits and resting metabolic rate (Careau et al., 2008). For instance, bold three-spined sticklebacks consume on average more food and represent a higher mortality risk for their prey (Ioannou et al., 2008).

The use of stable isotope analysis enables us to infer information about the foraging habits and preferences of individuals over multiple weeks. Stable isotopes are transferred across the food web in a predictable way; hence we are able to infer what type of prey is consumed by an individual (Hobson, 1999) and provide a long-term integrative assessment of feeding habit, whereas traditional gut content analysis only reflect the past few hours (Hesslein et al., 1993). The ratio of nitrogen stable isotopes ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), expressed as $\delta^{15}\text{N}$, is used as a proxy for trophic position (DeNiro & Epstein, 1978). In the food web the $\delta^{15}\text{N}$ of a consumer increases with trophic level, that is a herbivore has a lower $\delta^{15}\text{N}$ compared to a carnivore. This isotopic signature is enriched by a constant value, from 2,5‰ to 5‰ (DeNiro & Epstein, 1978), with each increase in trophic level (Post, 2002). For instance, individuals who feed primarily on algae occupy lower trophic position than individuals who feed mostly on invertebrates. In aquatic environments, the ratio of carbon stable isotopes ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), expressed as $\delta^{13}\text{C}$, represents the major source of available energy, where littoral areas are enriched in $\delta^{13}\text{C}$ compared to pelagic areas (France, 1995). In streams, $\delta^{13}\text{C}$ helps researchers discriminate between autochthonous (algae) and allochthonous (terrestrial detritus) sources of carbon (Peterson & Fry, 1987; Post, 2002). During food assimilation, carbon undergoes little fragmentation and thus, differences in $\delta^{13}\text{C}$ among individuals, regardless of trophic position, reflect the primary source of carbon energy. The carbon to nitrogen ratio (C:N) is indicative of the amount of carbohydrates relative to proteins in the diet.

In this study, we are using Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*) in their natural environment to investigate the relationship between inter-individual differences in behavior, body-size and sex and their diet, using stable isotopes content. We aim to quantify the relation between individual's boldness, exploration, body-size, and sex on their $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signature and carbon to nitrogen ratio (C:N). Guppies are a good study system to answer such questions, as they have a varied diet, ranging from algae, detritus and invertebrates and occur through different habitats. We predict that differences in behavior (boldness, exploration) will be associated with differences in stable isotope content and, ultimately, to differences in diet. In this system, we hypothesize that bold and/or explorative guppies spend more time foraging, exploit riskier areas and use a larger array of food items, therefore their stable isotope ratios will differ when compared to shy individuals. Thus, $\delta^{15}\text{N}$ signatures should increase with boldness, since bold individuals are more likely to forage in open areas where invertebrates occupy a higher trophic level compared to benthic invertebrates or algae and detritus. Foraging in open areas could also translate in lower values of $\delta^{13}\text{C}$, since terrestrial detritus are less important in those areas. Then, $\delta^{13}\text{C}$ should decrease with boldness. We also predict that bold and explorative individuals will have a nitrogen-enriched diet, represented by a low C:N ratio in order to meet their metabolic demands and higher reproductive investment. This study will enable us to explore the association between intraspecific variation in behavior and guppy diet as well as estimate its relative effects compared to sex and body-size differences through different predation contexts.

2.3 Material and methods

2.3.1 Study system

The guppy is a small live-bearing freshwater fish on the island of Trinidad (Magurran 2005). Wild populations are sexually dimorphic, where females are larger than males, and males have complex patterns of spots and patches of varying colors (Endler, 1978). Females grow continuously throughout their lifespan whereas males have determinate growth (Reznick & Endler, 1982a). Guppies are distributed in populations among different rivers, many partitioned by barrier waterfalls, resulting in different community structure and predation risk (commonly referred to as high and low predation regimes). High predation localities have a rich fish assemblage, increasing predation pressures on guppies and causing differences in morphology, life history and behavior when compared to low predation localities (Magurran, 2005; Reznick, 1982; Reznick et al., 2001; Reznick & Endler, 1982b; Reznick, 1997; Reznick et al., 2004). In low predation localities, by contrast, guppies are primarily found with *Rivulus hartii*, a “less severe” predator occasionally preying on small guppies and competing with adults (Gilliam et al., 1993; Walsh & Reznick, 2009). Predation regime designations refer only to fish predators, however the reality is more complex and there are also avian and invertebrate predators (Magurran, 2005). Guppies show consistent inter-individual differences in boldness, activity and exploration levels (Godin & Dugatkin, 1996; Jacquin et al., 2016).

Guppies are primarily benthic feeders, and their diet is mainly composed of algal remains, diatoms and invertebrates (Dussault & Kramer, 1981). Males and females have similar food preferences (Nikolaeva & Kasumyan, 2000), but they face

different trade-offs between foraging and other activities. Females feed at a higher rate than males and feeding rate is correlated to size in females but not for males (Dussault & Kramer, 1981). Gut content analysis from guppies in wild settings and mesocosms showed that low predation guppies fed more on algae and less on invertebrates compared to high predation guppies (Bassar et al., 2010) and that males consumed more algae than females (Palkovacs et al., 2009). Using stable isotope analysis, Zandonà et al., (2017) found that HP guppies occupied higher trophic position than guppies from LP sites and that in general invertebrates are a more important source of carbon and nitrogen than epilithon although the latter is consumed in larger amounts. Moreover, they found that stable isotope and gut content analysis gave similar results when estimating trophic position and the proportion of diet items in guppies, although it is not always the case for other species (Petta et al., 2020).

2.3.2 Fish collection and husbandry

We collected 169 guppies in Trinidad during the dry season between February 25th and March 15th 2016. We captured adult guppies in six different sites with varying predation regimes across two streams (3 sites in Aripo and 3 sites in Marianne) in northern Trinidad (Table I). Predation regimes were determined by observations by ourselves and others over multiple years. All fish samples within a site were collected on the same day. We caught fish using butterfly nets, placed them in a bucket to separate adults from juveniles, transferred the adults to plastic containers and immediately transported them to our laboratory in Trinidad. To sample the entire site, we made sure no guppies were present after the water went back to being undisturbed. All guppies were processed within the next 24-48 hours. In the

meantime, they were held in mixed-sex (15 - 25 gallons) aquariums containing (20-30) individuals, under a 12:12h light:dark light regime. While in the laboratory, we fed the fish using TetraMin flakes.

2.3.3 Invertebrate and algae collection

For each site where fish collection occurred, we sampled the invertebrate community on the bottom of the streambed by using a Surber net at five sampling stations located at least 10 m apart from each other over a transect of 50 m for a total of 30 stations. To ensure that we sampled all microhabitats, we randomly selected three stations and then selected an additional two stations where the water flow was among the lowest and highest at that site. In the lab, we let the invertebrates stand in water for ~6 h to ensure that they cleared their gut content. We then separated invertebrates into fractions based on body size using sieves. We then identified all invertebrates larger than 250 μ m to the lowest possible taxonomic level and separated them into functional feeding groups based on the classification suggested by Cummins and Merritt (1996, see also Zandonà et al., 2011). The functional feeding groups were separated into four groups (shredders, filterers, grazers and predators) before preparing them for SIA analysis (see below). Shredders tend to consume decomposing vascular plants, filterers consume decomposing detrital particles such as algae, bacteria and feces, grazers consume periphyton, non-filamentous algae and associated detritus, microflora and fauna and predators consume prey-living animals (Cummins et al., 2005).

At each sampling station, we also sampled the algal standing stock (including debris) on the substrate by scraping all organic and mineral material over 1 inch² on five randomly selected rocks with a toothbrush. We then dried the slurry until constant mass (for 48h at 60°C) before preparing a sample of the collected material for SIA analysis (see below). Note that this procedure does not distinguish between algal material and other organic matter, such as fungi and bacteria; it also includes the biomass of senescent material (Steinman et al. 2007).

2.3.4 Behavioral assays

Each individual was removed from its holding tank by gently scooping it with a fine mesh net, placed in a tank (30 X 15 cm) with a grid drawn on the bottom and a GoPro camera mounted at the top to record the assay. The tank contained water (depth of 10 cm), and a refuge (a ½ inch PVC pipe elbow) and a natural object (a pile of rocks) located in opposite corners of the tank. Each trial began with a boldness assay. We introduced the fish inside the refuge and then followed and measured the time required for the fish to leave the refuge (time of emergence): a high score, expressed as a function of time, meant that the fish remained inside the refuge longer and was considered shy (Brown & Irving, 2014; Burns, 2008; Jacquin et al., 2016; Krause et al., 1998). If the fish did not emerge from the refuge within 5 minutes (42 fish), we gave it the maximum score and gently removing the refuge from the tank to initiate the exploration assay (we placed the refuge back immediately after the fish exited). We then measured exploration as the time spent within one body length of two novel objects for 5 minutes. For standardisation purposes, we gave each individual a boldness and exploration score ranging from 0 to 1 by dividing an individual's value by the highest value recorded across all

individuals. Each trial lasted for 15 minutes. Behavioral measures were repeatable in these populations (personal data, unpublished).

2.3.5 Sex and size measurements

We measured morphological features immediately after the behavioral assay. We first anesthetized the fish using a solution of 0.02% Tricaine Methanesulfonate (MS-222) buffered to a neutral pH using NaHCO_3 . We determined the sex, measured the standard-length using calipers (to the closest 0.05mm) and weighed (to the closest 1mg) each fish. All the procedures in our experiments were in accordance with ethical norms and approved by the McGill University Animal Use Committee in the protocol No. 2012-7257.

2.3.6 Stable isotopes

Following measurements, we immediately euthanized the fish with MS-222, removed the viscera and the head, and froze the bodies.

Following identification of invertebrates and the resting period, we combined all invertebrates within each functional group for each site (total of 49 samples) to ensure sufficient sample mass for SIA analyses. We then dried fish, invertebrate, and algae/debris samples at 50 – 60°C until they reached constant mass. We ground all samples to fine powder with a mortar and pestle and put ~1 mg of each sample

(~3mg for algae samples) in 4 x 6 mm tin capsules (5 x 9 mm for algae samples). Capsules were sent to the University of California at Davis Stable Isotope Facility (Davis, California, USA) for SIA. There, the samples were analysed using a PDZ Europa ANCA-GSL elemental analyzer interfaced to a PDZ Europa 20-20 isotope ratio mass spectrometer (Sercon Ltd., Cheshire, UK). Isotopic ratios are expressed as parts per thousand deviation relative to Vienna Pee Dee Belemnite and Air $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively.

2.3.7 Statistical analysis

To analyse the stable isotope ratios and stoichiometry of food items, we ran ANOVAs and post-hoc pairwise Tukey tests to test whether $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, C:N ratio differed between rivers, sites, predation regimes and functional feeding groups (FFG).

All statistical analysis were performed using the software program R, version 3.6.1. To investigate the relationship between stable isotope content and behavior, we ran linear mixed-effect models (LMMs) with a normal error distribution using the lme4 package. We ran three models with different response variables; i) the ratio of carbon $\delta^{13}\text{C}$ (sources of carbon), ii) the ratio of nitrogen $\delta^{15}\text{N}$ (trophic level), and iii) the carbon to nitrogen ratio C:N (diet quality). In all models we used the site as a random effect.

To account for differences between individuals within the same site and across different sites, we transformed the numerical variables (boldness, exploration and length) into intra-site and inter-site variables following Van de Pol & Verhulst (2006). We calculated intra-site scores as the deviance of the individual from the site mean, and inter-site scores as the deviance of the site mean from the stream mean. For instance, if an individual has a high intra-site score for boldness, then this individual is bolder when compared to the average fish in the same site. However, if this individual has a low inter-site score for boldness it means that its site is less bold compared to the average of all the sites in the same stream.

We used model selection by AIC to remove variables with little to no effect in a stepwise manner and kept the most parsimonious model. The initial models included intra-site and inter-site boldness, exploration and body length, as well as sex and predation regime. We also used the interactions between intra-site boldness and intra-site length, sex and predation regime, between intra-site exploration and intra-site length, sex and predation regime as well as the interactions between intra-site length, sex and predation regime. Numerical variables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, C:N ratio, boldness, exploration and length) were z-transformed.

2.4 Results

2.4.1 Invertebrate samples across streams, sites and functional feeding groups

We did not find any differences between the streams for their overall $\delta^{13}\text{C}$ content and C:N ratio (Table I). However, we found that samples from Aripo and Marianne

differed in their overall $\delta^{15}\text{N}$ content ($F_{1,39} = 6.384$; p-value = 0.016); specifically, samples from the Aripo had on average higher trophic levels (Tukey's test p-value = 0.016).

Similarly, our results showed that sites also differed in their overall $\delta^{15}\text{N}$ content ($F_{4,39} = 6.016$; p-value < 0.001). Samples from A04 had lower trophic levels than A01, A02 and M10 (respectively, Tukey's test p-value = 0.016; 0.004, and 0.036).

Finally, we found differences in isotopic content for $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ and C:N among FFG ($\delta^{13}\text{C}$: $F_{4,39} = 12.661$; p-value < 0.001; $\delta^{15}\text{N}$: $F_{4,39} = 5.005$; p-value = 0.002; C:N: $F_{4,39} = 7.265$; p-value < 0.001). For the $\delta^{13}\text{C}$ content of our samples, shredders had lower values than detritus/diatoms, filterers, grazers and predators (Tukey's test p-value < 0.001 for all). For the $\delta^{15}\text{N}$ content, shredders had lower values than grazers and predators (respectively, Tukey's test p-value = 0.033; 0.002). Lastly, for the C:N content, detritus/diatoms had higher values than filterers, predators and shredders (respectively, Tukey's test p-value = 0.001; 0.002; 0.002).

2.4.2 Differences across streams, sites, predation regime and sex

We found that boldness levels were different between streams, guppies in Aripo were bolder than those in Marianne ($F_{1,162} = 15.286$, p-value < 0.001) and between sites ($F_{3,162} = 14.064$, p-value < 0.001), where guppies in site A02 were shyer than guppies in A01, A04, M10 and M14 (Tukey's test p-value < 0.001; < 0.001; 0.005; < 0.001) and guppies in site M16 were shyer than guppies in A01, A04 and M14

(Tuckey's test p-value = 0.001; 0.03; 0.03). Boldness levels did not vary between predation regime and sex.

Exploration levels varied between streams, where guppies in Aripo were more exploratory than in Marianne ($F_{1,162} = 50.388$, p-value < 0.001). They also varied between sites ($F_{3,162} = 19.535$, p-value < 0.001), guppies in A02 were less exploratory than guppies in A01, A04 and M14 (Tuckey's test p-value < 0.001 for all), guppies in A04 and M14 were more exploratory than guppies in M10 and M16 (respectively per site, Tuckey's test p-value = 0.009; 0.004; 0.003; 0.002). We also found that exploration levels were different between LP sites, which had more exploratory guppies, and HP sites ($F_{1,162} = 35.077$, p-value < 0.001). We found no difference between males and females.

Body-size did differ between streams, sites, predation regime and sex. Guppies in Aripo were smaller than in Marianne ($F_{1,162} = 22.67$, p-value < 0.001). In the site M16, guppies were found to be larger than in any other site (Tuckey's test p-value = 0.003; < 0.001; < 0.001; < 0.001; < 0.001). We also found that guppies in site A01 were larger than in sites A04, M10 and M14 (Tuckey's test p-value < 0.001 for all) and that guppies in M10 were larger than in A02 (Tuckey's test p-value < 0.001). In LP sites, guppies were larger than in HP sites ($F_{1,162} = 68.59$, p-value < 0.001). Finally, females were bigger than males ($F_{1,162} = 128.25$, p-value < 0.001).

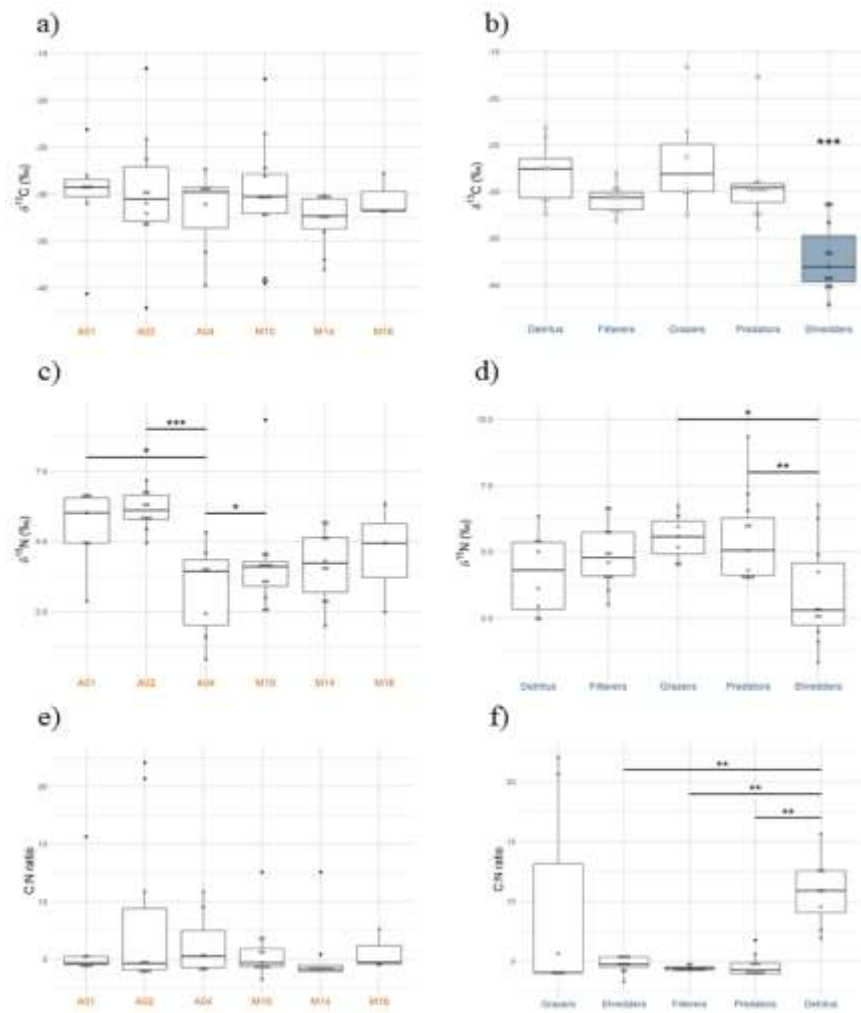


Figure 2.1 Differences in carbon isotopes, nitrogen isotopes and C:N ratio between sites (for all invertebrate samples a, c and e) and functional feeding groups (for each FFG b, d and f), (n=49).

2.4.3 Carbon isotopes of fish samples

When considering fish of average body size, we found that intra-site boldness did not predict carbon isotope ratio (main effect: 0.03 ± 0.08 , $t = 0.432$, 95% CI [-0.11, 0.18], see table I). However, we found that bold fish tended to have a higher carbon ratio than shy fish when we considered heavier individuals (two-way interaction: 0.22 ± 0.10 , $t = 2.071$, 95% CI [0.01, 0.42], figure 2 a), orange line and dotted line). Still in fish with an average body size, we also observed a higher carbon isotope ratio in more exploratory individuals at the intra-site level (main effect: 0.19 ± 0.09 , $t = 2.194$, 95% CI [0.02, 0.36], figure 2 b), green line). However, exploration and size interacted such that in heavier individuals, more exploratory individuals exhibited a lower carbon isotope ratio (two-way interaction: -0.34 ± 0.13 , $t = -2.591$, 95% CI [-0.59, -0.09], figure 2 b), orange line and dotted line). Fish with an intermediate body size did not differ in their carbon isotopic ratio between high and low predation regimes (main effect: -0.66 ± 1.05 , $t = -0.629$, 95% CI [-1.66, 0.33]). However, body-size and predation regime interacted such that individuals with a larger body size (relative to the average of their site) had decreasing carbon ratios in high predation sites whereas they increased in low predation (two-way interaction: -0.57 ± 0.16 , $t = -3.513$, 95% CI [-0.89, -0.26]). The sex, and the site average boldness, exploration, or body size did not predict carbon isotope ratio. Collectively, body size, sex, exploration, boldness, and predation regimes accounted for 21% of the variation in carbon isotope ratio (marginal $r^2 = 0.21$) these variables and the unexplained variation among sites and rivers collectively accounted for 69% of this variation (conditional $r^2 = 0.69$).

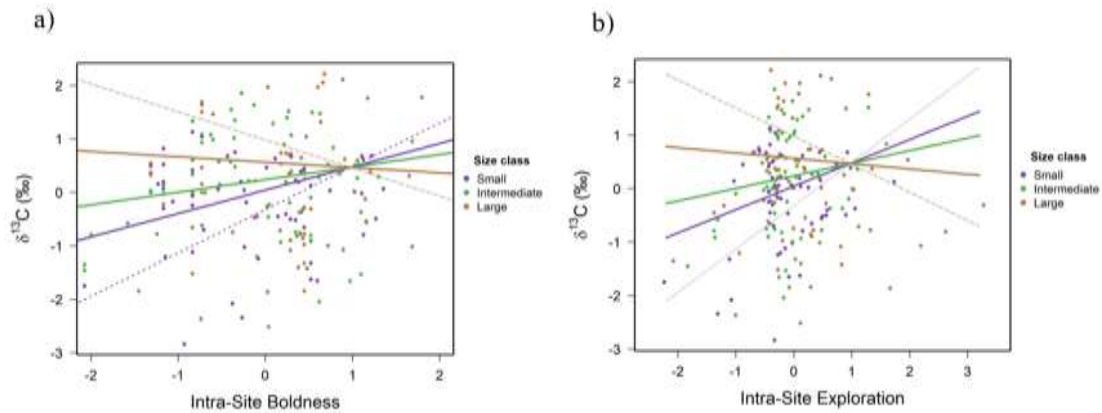


Figure 1.2 Predicted values of the mixed-effect model on carbon stable isotopes for each size class, which were calculated using the inferior, intermediate and superior third of the size distribution. Dotted lines represent the predicted values for either the smallest or the largest individual. A) effect of intra-site boldness (-0.34 ± 0.13 , $t = -2.591$, 95% CI $[-0.59, -0.09]$) and b) effect of intra-site exploration (0.19 ± 0.09 , $t = 2.194$, 95% CI $[0.02, 0.36]$). Number of observations = 169 across 6 sites within 2 streams.

2.4.4 Nitrogen isotopes of fish samples

For average sized individuals, boldness did not predict the nitrogen isotope ratio (main effect: -0.12 ± 0.07 , $t = -1.754$, 95% CI $[-0.25, 0.01]$, see Table I). However, individuals in sites where guppies were bigger on average showed a higher nitrogen isotopic ratio (main effect: 0.88 ± 0.56 , $t = 1.564$, 95% CI $[0.35, 1.42]$). Individuals from high predation sites had higher nitrogen ratios compared to individuals from low predation sites (main effect: 1.13 ± 0.83 , $t = 1.362$, 95% CI $[0.35, 1.91]$).

In high predation sites, bolder individuals (relative to the site average) showed increased nitrogen isotope ratio (two-way interaction: 0.22 ± 0.09 , $t = 2.317$, 95% CI [0.03, 0.40], figure 3). Together, variation in exploration (within and among sites), boldness (among sites), length (among sites), and sex explained 40% of the variation in nitrogen isotope ratio of guppies (r^2 marginal = 0.40). Taken with unexplained differences among sites and rivers, these variables explained 80% of the variation in nitrogen stable isotopic ratio (r^2 conditional = 0.80).

2.4.5 Carbon to nitrogen ratio of fish samples

We did not detect any effect of individual boldness on C:N ratio (-0.14 ± 0.09 , $t = -1.614$, 95% CI [-0.32, 0.03], see Table I). We found that males had higher C:N ratio (0.71 ± 0.18 , $t = 3.913$, 95% CI [0.36, 1.06]) and also that more explorative males had higher ratios compared to less explorative males (two-way interaction: 0.65 ± 0.29 , $t = 2.259$, 95% CI [0.11, 1.22], figure 4). Larger individuals had higher C:N ratio (0.41 ± 0.12 , $t = 3.443$, 95% CI [0.18, 0.65]). Body size and exploration interacted such that individuals with high exploration scores had even higher ratios (two-way interactions: 0.54 ± 0.22 , $t = 2.489$, 95% CI [0.13, 0.97]). Fish found in high predation sites had lower C:N ratios (-0.88 ± 0.14 , $t = -6.206$, 95% CI [-1.14, -0.62]). Boldness (within and among sites), exploration (among sites), body-size (within and among sites), predation and sex explained 25% of the variation in nitrogen isotope ratio of guppies (r^2 marginal = 0.249). Unexplained differences among

sites and rivers taken with these variables do not increase the predictive power of our model (r^2 conditional = 0.25).

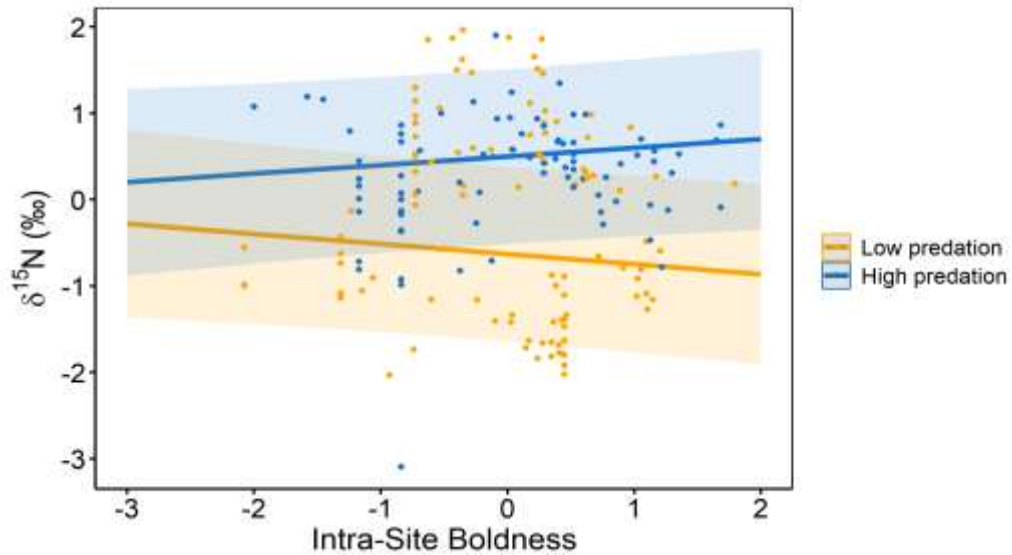


Figure 2.2 Predicted values of the mixed-effects model on nitrogen stable isotope, effect of intra-site boldness in interaction with predation regime, (0.22 ± 0.09 , $t = 2.32$, CI 95% [0.03;0.40]). Number of observations = 169 across 6 sites within 2 streams.

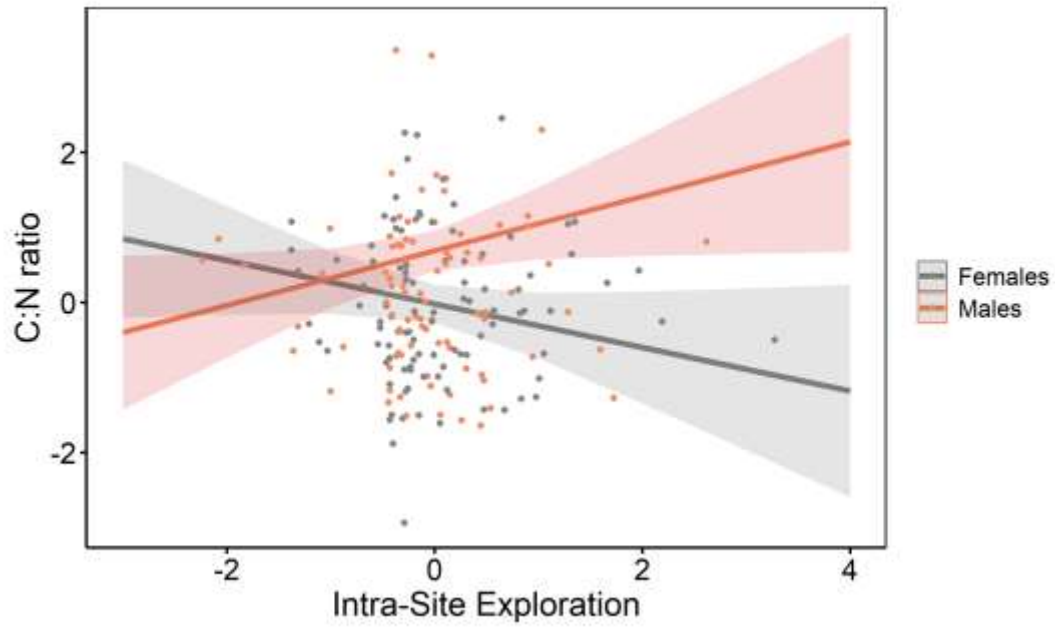


Figure 2.3 Predicted values of the mixed-effects model for the C:N ratio, effect of intra-site exploration in interaction with sex (0.65 ± 0.29 , $t = 2.259$, 95% CI [0.11, 1.22]). Number of observations = 84 and 85 for males and females respectively, across 6 sites within 2 streams.

Table 2.1 Summary of stable isotope variables of fish with predation regime and number of fish caught for each site (\pm S.D).

Site	Predation regime	Nbr of fish	Mean length (mm)	Mean boldness score	Mean exploration score	Mean $\delta^{13}\text{C}$	Mean $\delta^{15}\text{N}$	Mean C:N
A01	HP	28	15.35 (2.28)	0.79 (0.32)	0.30 (0.26)	-28.64 (1.12)	8.96 (0.50)	3.32 (0.08)
A02	HP	34	13.88 (2.72)	0.33 (0.35)	0.09 (0.13)	-27.34 (1.17)	8.20 (0.97)	3.26 (0.10)
A04	LP	28	15.68 (2.15)	0.82 (0.32)	0.50 (0.22)	-28.57 (1.39)	6.27 (0.71)	3.37 (0.09)
M10	LP	27	14.69 (2.14)	0.52 (0.41)	0.01 (0.09)	-27.23 (1.29)	6.94 (0.37)	3.40 (0.18)
M14	HP	23	12.73 (1.99)	0.46 (0.41)	0.11 (0.1)	-27.33 (0.91)	8.02 (0.50)	3.31 (0.09)
M16	LP	30	21.12 (4.90)	0.29 (0.29)	0.01 (0.10)	-25.41 (1.72)	8.65 (0.42)	3.41 (0.13)

Table 2.2 ANOVA of the effects of river, site and functional feeding group on the diet components ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, C:N) performed separately.

Diet component		D.f	Sum of Squares	Mean Squares	F value	P-value
$\delta^{13}\text{C}$	River	1	6.0	5.99	0.465	0.499
	Site	4	59.8	14.95	1.161	0.343
	FFG	4	652.3	163.07	12.661	< 0.001
	Residuals	39	502.3	12.88		
$\delta^{15}\text{N}$	River	1	9.56	9.563	6.384	0.016
	Site	4	36.05	9.012	6.016	< 0.001
	FFG	4	29.99	7.498	5.005	0.002
	Residuals	39	58.42	1.498		
C:N	River	1	38.2	38.16	3.480	0.070
	Site	4	27.8	6.95	0.634	0.641
	FFG	4	318.7	79.68	7.265	< 0.001
	Residuals	39	427.7	10.97		

Table 2.3 Summary of linear mixed effect models on $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ and C:N ratios as a function of boldness, exploration, body-size, sex and predation regime (All numerical variables were z-transformed, n=169). Initial models included within and among-site boldness, exploration, body-size and sex, predation regime, interactions between within-site boldness×body-size, boldness×predation, boldness×sex, exploration×body-size, exploration×predation, exploration×sex, body-size×predation, body-size×sex. Bold text represent significant results.

Model		Coefficient (\pm s.e)	t-value	Lower CI	Upper CI
$\delta^{13}\text{C}$	<i>Fixed effects</i>				
	Intercept	0.28 (0.65)	0.432		
	Within-site boldness	0.03 (0.08)	0.435	-0.11	0.18
	Within-site exploration	0.19 (0.09)	2.194	0.02	0.36
	Within-site length	0.33 (0.09)	3.514	0.15	0.51
	Among-site boldness	-0.67 (1.83)	-0.365	-2.40	1.07
	Among-site exploration	-0.36 (1.61)	-0.226	-1.89	1.16
	Among-site body-size	0.14 (0.72)	0.193	-0.54	0.82
	Predation (HP)	-0.66 (1.05)	-0.629	-1.66	0.33
	Within-site boldness× Within-site body-size	0.22 (0.10)	2.071	0.01	0.42
	Within-site exploration× Within-site body-size	-0.34 (0.13)	-2.591	-0.59	-0.09
	Within-site body-size×Predation	-0.57 (0.16)	-3.513	-0.89	-0.26
	<i>Random effects</i>				
	Site	0.85			
Residuals	0.54				
$\delta^{15}\text{N}$	<i>Fixed effects</i>				
	Intercept	-0.63 (0.52)	-1.219		
	Within-site boldness	-0.12 (0.07)	-1.754	-0.25	0.01
	Within-site body-size	-0.06 (0.09)	-0.619	-0.22	0.14
	Among-site boldness	0.86 (1.45)	0.593	-0.50	2.22
	Among-site exploration	-1.04 (1.27)	-0.819	-2.24	0.15
	Among-site body-size	0.88 (0.56)	1.564	0.35	1.42
	Predation (HP)	1.13 (0.83)	1.362	0.35	1.91
	Sex (M)	-0.21 (0.12)	-1.744	-0.43	0.04
	Within-site boldness×Predation	0.22 (0.09)	2.317	0.03	0.40
	Within-site body-size×Sex (M)	-0.20 (0.20)	-0.969	-0.62	0.17
	<i>Random effects</i>				
	Site	0.53			
	Residuals	0.27			
C:N	<i>Fixed effects</i>				
	Intercept	0.02 (0.13)	-0.142		
	Within-site boldness	-0.14 (0.09)	-1.614	-0.32	0.03
	Within-site exploration	-0.29 (0.18)	-1.649	-0.63	0.04
	Within-site body-size	0.41 (0.12)	3.443	0.18	0.65
	Predation	-0.88 (0.14)	-6.206	-1.14	-0.62
	Sex (M)	0.71 (0.18)	3.913	0.36	1.06
	Within-site exploration× Within-site body-size	0.54 (0.22)	2.489	0.13	0.97
	Within-site exploration×Sex (M)	0.65 (0.29)	2.259	0.11	1.22
	<i>Random effects</i>				
	Site	0.002			
	Residuals	0.75			

2.5 Discussion

In this study, we show that behavioral differences among individual guppies were associated with the stable isotope ratios of carbon, nitrogen and C:N ratios. However, the patterns we found on diet components relative to behavior, body-size and predation regime are complex. Individual's exploration level was related to both $\delta^{13}\text{C}$ and C:N ratios, and boldness level was related to $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Predation regime, the body-size and sex of individuals also seemed to be related to the different diet components of guppies whereas the interaction between those variables and behavioral traits often changed the direction or the magnitude of the association of exploration and boldness alone. We first discuss the potential mechanisms behind this variation for each diet component, and their ecological and evolutionary relevance.

2.5.1 Sources of carbon

Stable carbon isotope ratios are used to discriminate between terrestrial and aquatic primary sources of energy in stream food webs. Terrestrial organic inputs come both from the hanging riparian vegetation in forested areas and terrestrial insect falling into the stream, they can be the primary source of carbon in headwater streams. Across our sites, sources of carbon were similar and only differed between functional feeding groups (Figure 1 a) and b)). Shredders had lower carbon isotope ratio values compared to other groups. We found no statistically

significant differences between other samples. Detritus samples contained mostly inorganic debris and algae, but it is impossible to rule out that they could have included terrestrial organic material (i.e. leaves) and diatoms, which could not be separated due to their very small size. Our debris samples had overall higher carbon isotopic ratios, suggesting that they did indeed contain terrestrial organic matter. Interestingly, grazers also exhibited higher carbon isotopic ratios suggesting that they feed more on debris. In contrast, shredders and filterers had the lowest $\delta^{13}\text{C}$ values among invertebrates, therefore they are probably exploiting aquatic sources of carbon to a greater extent than grazers. Since the isotopic signature of predators is higher than that of shredders, it is improbable that shredders represent an important food item for predator invertebrates.

We witnessed important variation in the carbon isotopic ratio among guppies. The range of $\delta^{13}\text{C}$ values over all individuals varied from -23.60 to -31.95 (mean = -27.26; SD = 1.65), suggesting that there is enough variation for individuals to exploit alternative sources of carbon. A significant portion of the variation in $\delta^{13}\text{C}$ among guppies was associated with their exploration, boldness, body-size and with the predation regime (21%).

In our models, we observed that individual behavior (boldness and exploration) interacted with body size to predict the carbon isotopic ratio of individual guppies. Among average-sized individuals, we found that more explorative individuals exploited resources derived from terrestrial

sources of carbon more intensely than less explorative ones. Based on our invertebrate samples, this suggests that explorative individuals had diets containing more shredders and filterers compared to grazers and detritus. However, we observed different associations depending on body-size. An increased boldness level was associated with a higher carbon isotopic ratio in smaller individuals, but a lower carbon isotopic ratio in larger individuals. It is surprising to find opposite effects regarding exploration and boldness since these traits are usually positively correlated, as our data corroborates. These effects might be counter-balanced in nature and could be less important than our data suggests. In this case, body-size only could be a good predictor of $\delta^{13}\text{C}$. Here, large individuals have enriched- $\delta^{13}\text{C}$ compared to smaller fish, although we find the opposite effect in high predation regimes. Therefore, depending on their size, individuals feed differently in HP sites than in LP sites.

2.5.2 Trophic level

Among sites, invertebrate samples from A04 occupied the lowest trophic level and were different from other sites within the Aripo river (A01, A02) as well as M10 from the Marianne river (Figure 1c). Among functional feeding groups, shredders were found at lower trophic positions compared to predators and grazers (Figure 1d). Interestingly, detritus and diatoms did not exhibit the lowest values, as we expected since they represent the most basal resources in the system. Perhaps they

contained all sorts of debris ranging from aquatic, terrestrial but also animal, making the interpretation of this data difficult. Predators and grazers occupied the highest trophic level which suggests that they feed on preys of similar trophic levels. As for filterers and detritus, their isotopic signature is not different from the other samples.

The association between boldness and trophic level supports our hypothesis that bold individuals would occupy higher trophic positions for HP sites but not for LP sites. In HP sites, bold guppies occupied higher trophic levels compared to shy fish. As predators affect guppy habitat use by forcing them to occupy different areas of a pool, such as the margins (Fraser & Gilliam, 1992), they are limiting the access to all available food resources. Bold individuals might mitigate these limitations by being more tolerant towards risk and still manage to forage in areas which contain higher trophic level food resources (i.e. the water column or less protected areas in the streams), or feeding at higher trophic levels is perhaps what makes fish bolder. We might not see this effect in LP sites since individuals are less restricted to specific areas and face a higher level of competition for food among guppies, thus reducing differences between bold and shy individuals. Therefore, it seems that in HP sites, bold individuals feed preferably on predators and grazers whereas shy individuals might be restricted to preying on invertebrates at lower trophic level (e.g. shredders) and detritus.

Guppies in HP sites generally exhibited a higher nitrogen isotopic ratio. Our invertebrate samples from HP sites have a higher $\delta^{15}\text{N}$ baseline compared to LP sites, suggesting that the differences in trophic level might simply originate from differences in prey signatures rather than

from a difference in fish diet. Interestingly our results do not support similar experiment in Trinidadian guppies where LP guppies occupied higher trophic levels (Zandonà et al., 2017). However, the Zandonà et al. study was conducted in the wet season, our samples were collected during the dry season, this suggests that seasonality has the potential to affect the isotopic signatures of food resources considerably. For instance, changes in food availability might influence individual's feeding habits or needs. Surprisingly, fish from sites that contained larger guppies on average (Among-site body-size) had higher nitrogen isotopic ratios, whereas body size did not affect trophic level within sites. If we consider the baseline of sites with larger guppies, $\delta^{15}\text{N}$ levels are not different from other sites, thus suggesting that the higher trophic positions occupied by guppies are not attributable to site differences.

2.5.3 Diet quality

The C:N ratio of food items represents the relative proportion of carbohydrates (energy) to nitrogen (nutrients, proteins). C:N ratios did not vary among-sites, however we did find some differences between functional feeding groups (Figure e and f). Detritus samples had a higher ratio when compared to filterers, shredders and predators, suggesting that they might be a less profitable food item. Grazers samples exhibited a lot of variation around the mean, it seems that the value of this food item is difficult to predict. Overall, it is not surprising to find that invertebrates in general contain more proteins than detritus.

Our results show that boldness (within and among-sites), body-size (within and among-sites), exploration (among-sites), predation regime and sex can predict 40% of the C:N ratio. Males had lower body composition and thus potentially a diet that was richer in carbon relative to nitrogen compared to females. This is in accordance with the sexual differences in life history in this species. Since females have indeterminate growth and need to invest more heavily in their reproduction than males, we expect them to feed on items that are richer in nitrogen. Female fecundity increases with body-size (Zandonà et al., 2011), thus acquiring high quality food is a way to promote both growth and reproduction. Because females invest in continuous growth, they require a diet that contains nitrogen for proteins, which is not the case for males who cease to grow at maturity. Their reproductive investment involves mainly harassing females for copulations, which probably requires more energy, more in the form of carbohydrates than proteins. Interestingly, exploration had opposite effects on the C:N ratio of individuals depending on their sex. More explorative females contained more nitrogen relative to their carbon, suggesting that they fed on filterers, predators and shredder invertebrates. In contrast, more explorative males contained more carbon relative to their nitrogen, suggesting that they feed on detritus and grazer invertebrates. Exploration seems to serve different functions in each sex. Males might explore their environment to gain mating opportunities. In contrast, females might explore their environment to forage. Explaining the sex differences we observed here would require additional work, analysing the consequences of exploration for mating and foraging success.

However, a lower C:N ratio can limit reproductive investment or growth rates (Jensen & Verschoor, 2004; Sorensen et al., 2009; Sterner, 1993). Therefore, exploration levels could be under selection and lead to fitness differences among individuals in our natural populations.

Large individuals tended to have a nitrogen-deprived diet, suggesting that they feed mostly on detritus and invertebrate grazers. This pattern is enhanced by exploration levels, where large explorative individuals seem to ingest smaller amounts of nutritious food items. According to the pace-of-life syndrome hypothesis, individuals who lean toward the “slow” axis also tend to be thorough explorers, meaning that they may be less active but investigate their environment more thoroughly (Réale et al., 2010). For this reason, we might expect exploration to be associated with nitrogen- deprived diets because individuals simply do not take the time to acquire the most nutritious resource available. Meanwhile, less explorative individuals, being more thorough, manage to identify and consume nitrogen-enriched resources.

Our results indicate that guppies in HP sites fed more on invertebrates and less on organic debris and algae than LP individuals. Similarly, Zandonà et al. (2017) found that fish from high predation environments ate more invertebrates (as opposed to detritus and algae) and selected invertebrate taxa that had a higher relative nitrogen content, resulting in a higher quality diet. Moreover, Bassar et al. (2010) found the same pattern in artificial streams. As fish in LP are usually encountered at

higher densities, strong competition might reduce resources availability, resulting in individuals consuming lower quality resources.

In conclusion, we highlight the importance of integrating inter-individual differences in behavior and morphology to community ecology. However, we want to emphasize that our results do not allow us to distinguish the effects of behavior on diet from those of diet on behavior. Food web analysis often focus on body-size, here we support the importance of such morphological metrics while incorporating behavior as both a driver and modulator for similar experiments. Our study demonstrates that inter-individual differences in behavior, such as boldness and exploration, have the potential to modify resource utilization, ultimately affecting community structures. We found that behavior can be associated with how individuals exploit energy sources, trophic interactions and food items in natural populations. Further work will have to determine the magnitude of the effect of intraspecific behavioral differences on species abundance, community structures and ecological processes in natural settings.

2.6 References

- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, *14*(9), 948-958.
- Bassar, R. D., Marshall, M. C., López-Sepulcre, A., Zandonà, E., Auer, S. K., Travis, J., Pringle, C. M., Flecker, A. S., Thomas, S. A., Fraser, D. F., Reznick, D. N., & Post, E. (2010). Local Adaptation in Trinidadian Guppies Alters Ecosystem Processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(8), 3616-3621.
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., & Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(4), 183-192.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyc, J.A., Yang, L. H., Davis, J. M., Husley C. D., & Forister, M. L. (2003). The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, *161*(1), 1-28.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E. L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., Blanchard, J. L., Brey, T., Carpenter, S. R., Blandenier, M.-F. C., Cushing, L., Dawah, H. A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Ledger, M. E., Martinez, N. D., Memmott, J., ... Cohen, J. E. (2006). Consumer–Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology*, *87*(10), 2411-2417.
- Brown, C., & Irving, E. (2014). Individual personality traits influence group exploration in a feral guppy population. *Behavioral Ecology*, *25*(1), 95-101.
- Burns, J. G. (2008). The validity of three tests of temperament in guppies (*Poecilia reticulata*). *Journal of Comparative Psychology*, *122*(4), 344.
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M., & Réale, D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, *117*(5), 641-653.
- Carter, A. J., Goldizen, A. W., & Tromp, S. A. (2010). Agamas exhibit behavioral syndromes: Bolder males bask and feed more but may suffer higher predation. *Behavioral Ecology*, *21*(3), 655-661.
- Clutton-Brock, T. H., & Parker, G. A. (1992). Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology*, *67*(4), 437-456.
- Coleman, K., & Wilson, D. S. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: Individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, *56*(4), 927-936.

Cummins, K. W., Merritt, R. W., & Andrade, P. C. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 69-89.

Dall, S. R. X., Bell, A. M., Bolnick, D. I., & Ratnieks, F. L. W. (2012). An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology Letters*, 15(10), 1189-1198.

DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5), 495-506.

Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Schweitzer, J. A., & Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1), 57-64.

Dussault, G. V., & Kramer, D. L. (1981). Food and feeding behavior of the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Canadian Journal of Zoology*, 59(4), 684-701.

Ehlinger, T. J., & Wilson, D. S. (1988). Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 85(6), 1878-1882.

Endler, J. A. (1978). A predator's view of animal color patterns. In *Evolutionary biology* (pp. 319-364). Springer, Boston, MA.

France, R. L. (1995). Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*, 40(7), 1310-1313.

Fraser, D. F., & Gilliam, J. F. (1992). Nonlethal Impacts of Predator Invasion: Facultative Suppression of Growth and Reproduction. *Ecology*, 73(3), 959-970.

Gilliam, J., Fraser, D. F., & Alkenskoo, M. (1993). Structure of a Tropical Stream Fish Community: A Role for Biotic Interactions. *Ecology*, 74(6), 1856-1870.

Godin, J. G., & Dugatkin, L. A. (1996). Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(19), 10262-10267.

Hesslein, R. H., Hallard, K. A., & Ramlal, P. (1993). Replacement of Sulfur, Carbon, and Nitrogen in Tissue of Growing Broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in Response to a Change in Diet Traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(10), 2071-2076.

Hobson, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: A review. *Oecologia*, 120(3), 314-326.

Ingram, T., Costa-Pereira, R., & Araújo, M. S. (2018). The dimensionality of individual niche variation. *Ecology*, 99(3), 536-549.

- Ioannou, C. C., Payne, M., & Krause, J. (2008). Ecological consequences of the bold–shy continuum: The effect of predator boldness on prey risk. *Oecologia*, *157*(1), 177.
- Jacquin, L., Reader, S. M., Boniface, A., Mateluna, J., Patalas, I., Pérez-Jvostov, F., & Hendry, A. P. (2016). Parallel and nonparallel behavioural evolution in response to parasitism and predation in Trinidadian guppies. *Journal of Evolutionary Biology*, *29*(7), 1406-1422.
- Jensen, T. C., & Verschoor, A. M. (2004). Effects of food quality on life history of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas. *Freshwater Biology*, *49*(9), 1138-1151.
- Keiser, C. N., Slyder, J. B., Carson, W. P., & Pruitt, J. N. (2015). Individual differences in predators but not producers mediate the magnitude of a trophic cascade. *Arthropod-Plant Interactions*, *9*(3), 225-232.
- Krause, J., Loader, S. P., McDermott, J., & Ruxton, G. D. (1998). Refuge use by fish as a function of body length–related metabolic expenditure and predation risks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *265*(1413), 2373-2379.
- Magurran, A. E. (2005). *Evolutionary ecology: The Trinidadian guppy*. Oxford University Press on Demand.
- Mittelbach, G. G., Ballew, N. G., & Kjelson, M. K. (2014). Fish behavioral types and their ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *71*(6), 927-944.
- Nikolaeva, E. V., & Kasumyan, A. O. (2000). Comparative analysis of taste preferences and behavioral response to taste stimuli in females and males of the guppy *Poecilia reticulata*. *Vopr. Ikhtiol.*, *40*(4), 560-565.
- Palkovacs, E. P., Marshall, M. C., Lamphere, B. A., Lynch, B. R., Weese, D. J., Fraser, D. F., Reznick, D. N., Pringle, C. M., & Kinnison, M. T. (2009). Experimental evaluation of evolution and coevolution as agents of ecosystem change in Trinidadian streams. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1523), 1617-1628.
- Palkovacs, E. P., & Post, D. M. (2009). Experimental evidence that phenotypic divergence in predators drives community divergence in prey. *Ecology*, *90*(2), 300-305.
- Patrick, S. C., & Weimerskirch, H. (2014). Personality, Foraging and Fitness Consequences in a long lived Seabird. *PloS one*, *9*(2), e87269.
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual review of ecology and systematics*, *18*(1), 293-320.

- Petta, J. C., Shipley, O. N., Wintner, S. P., Cliff, G., Dicken, M. L., & Hussey, N. E. (2020). Are you really what you eat? Stomach content analysis and stable isotope ratios do not uniformly estimate dietary niche characteristics in three marine predators. *Oecologia*, 1-16.
- Post, D. M. (2002). Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.
- Post, D. M., Palkovacs, E. P., Schielke, E. G., & Dodson, S. I. (2008). Intraspecific Variation in a Predator Affects Community Structure and Cascading Trophic Interactions. *Ecology*, 89(7), 2019-2032.
- Quinn, J. L., Cole, E. F., Patrick, S. C., & Sheldon, B. C. (2011). Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *Journal of Animal Ecology*, 80(5), 918-928.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P. O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4051-4063.
- Reznick, D. (1982). The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies: genetic basis of observed life history patterns. *Evolution*, 36(6), 1236-1250.
- Reznick, D., Butler IV, M. J., & Rodd, H. (2001). Life-history evolution in guppies. VII. The comparative ecology of high-and low-predation environments. *The American Naturalist*, 157(2), 126-140.
- Reznick, D., & Endler, J. A. (1982). The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 160-177.
- Reznick, D. N., Shaw, F. H., Rodd, F. H., & Shaw, R. G. (1997). Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science*, 275(5308), 1934-1937.
- Reznick, David N, Bryant, M. J., Roff, D., Ghalambor, C. K., & Ghalambor, D. E. (2004). Effect of extrinsic mortality on the evolution of senescence in guppies. *Nature*, 431(7012), 1095-1099.
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 372-378.
- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, 15(3), 278-289.

Sorensen, M. C., Hipfner, J. M., Kyser, T. K., & Norris, D. R. (2009). Carry-over effects in a Pacific seabird: Stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 78(2), 460-467.

Sterner, R. W. (1993). Daphnia Growth on Varying Quality of Scenedesmus: Mineral Limitation of Zooplankton. *Ecology*, 74(8), 2351-2360.

Tan, M. K., Chang, C. C., & Tan, H. T. (2018). Shy herbivores forage more efficiently than bold ones regardless of information-processing overload. *Behavioural Processes*, 149, 52-58.

Toscano, B. J., Gownaris, N. J., Heerhartz, S. M., & Monaco, C. J. (2016). Personality, foraging behavior and specialization: Integrating behavioral and food web ecology at the individual level. *Oecologia*, 182(1), 55-69.

Trivers, R. L. (1972). Sexual selection and parental investment. *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*, 136-179.

Van de Pol, M., & Verhulst, S. (2006). Age-Dependent Traits: A New Statistical Model to Separate Within- and Between-Individual Effects. *The American Naturalist*, 167(5), 766-773.

Walsh, M. R., & Reznick, D. N. (2009). Phenotypic Diversification Across an Environmental Gradient: A Role for Predators and Resource Availability on the Evolution of Life Histories. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(12), 3201-3213.

Werner, E. E., & Hall, D. J. (1988). Ontogenetic Habitat Shifts in Bluegill: The Foraging Rate-Predation Risk Trade-off. *Ecology*, 69(5), 1352-1366.

Wilson, A. D., & Stevens, E. D. (2005). Consistency in Context-specific Measures of Shyness and Boldness in Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology*, 111(9), 849-862.

Wolf, M., & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: Consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(8), 452-461.

Woodward, G., & Hildrew, A. G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 1063-1074.

Woodward, G., Speirs, D. C., & Hildrew, A. G., & Hal, C. (2005). Quantification and Resolution of a Complex, Size-Structured Food Web. *In Advances in Ecological Research*, 36, 85-135.

Zandonà, E., Auer, S. K., Kilham, S. S., Howard, J. L., López-Sepulcre, A., O'Connor, M. P., Bassar, R. D., Osorio, A., Pringle, C. M., & Reznick, D. N. (2011).

Diet quality and prey selectivity correlate with life histories and predation regime in Trinidadian guppies. *Functional Ecology*, 25(5), 964-973.

Zandonà, E., Dalton, C. M., El-Sabaawi, R. W., Howard, J. L., Marshall, M. C., Kilham, S. S., Reznick, D. N., Travis, J., Kohler, T. J., Flecker, A. S., Thomas, S. A., & Pringle, C. M. (2017). Population variation in the trophic niche of the Trinidadian guppy from different predation regimes. *Scientific Reports*, 7(1), 1-11.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Nous avons évalué l'association entre le comportement et la diète dans six populations naturelles de guppies. L'objectif de ce mémoire était de quantifier l'association entre les traits comportementaux comme la prise de risque et l'exploration et les ratios d'isotopes stables de carbone et d'azote. Il s'agit de la première étude s'intéressant à l'association entre le comportement et la signature isotopique chez cette espèce. De plus, cette étude visait à comparer les associations entre la diète et comportement à celles reliées aux différences de sexe, de taille et de régime de prédation. Cette étude visait à déterminer l'importance de la variation intraspécifique dans la diète des individus en milieu naturel, et ultimement à faire le lien entre le comportement des individus et les processus écologiques de leur environnement.

3.1 Effets de la variation comportementale sur la diète

Notre étude révèle que la variation intraspécifique comportementale a le potentiel d'influencer la diète des individus, et vice-versa. Plus précisément, nous avons démontré que les différences comportementales entre les individus au niveau de la prise de risque et l'exploration étaient en partie associées aux ratios d'isotopes stables. Dans chacun de nos modèles, une partie de la variation dans les données était effectivement expliquée soit par la prise de risque, soit par

l'exploration ou soit par les deux. De plus, nous discuterons plus loin que la relation entre le comportement et la signature isotopique varie selon la taille, le sexe et le régime de prédation.

Nous avons vu que la prise de risque était associée au type de proies que les guppies consommaient et au niveau trophique auquel ils s'alimentaient. L'interaction entre la taille des individus et leur niveau de prise de risque révèle qu'à de faibles niveaux de prise de risque, les petits individus exploitent davantage des sources de carbone terrestres, comme les brouteurs et détritus, alors qu'à de hauts niveaux de prise de risque ce sont les gros individus qui exercent ce rôle. Également, nous avons vu que l'effet de la prise de risque variait selon le régime de prédation dans lequel les individus se trouvent, par exemple en haute prédation les individus qui prennent des risques occupent des positions trophiques plus élevées, alors qu'en faible prédation la prise de risque est associée à une position trophique plus faible. Ces résultats impliquent que la prise de risque a le potentiel d'influencer les relations trophiques dans un écosystème. Par exemple, une population dominée par des individus explorateurs en haute prédation pourrait exercer une plus grande pression de prédation sur les niveaux trophiques élevés alors que le contraire serait observable pour la même population en faible prédation. Ainsi, les communautés d'invertébrés ne subiraient pas la même force de sélection en raison des différences inter-individuelles chez les prédateurs. Dépendamment de la distribution et la fréquence des profils comportementaux dans un milieu, ou si la sélection mène à une sur-représentation d'un profil en particulier, il se peut également qu'une source de carbone soit davantage exploitée qu'une autre et ainsi impacte les processus écologiques comme la productivité ou le recyclage des

nutriments. Par exemple, si la sélection vient à favoriser les individus de petite taille, alors les sources de carbone terrestre, comme les brouteurs et détritus, seraient davantage exploitées. Cela pourrait provoquer une baisse de la disponibilité de cette ressource pour les autres espèces, provoquant une hausse de compétition, une baisse du recyclage et de la décomposition et avoir des effets de bas en haut de la chaîne trophique.

Ensuite, l'exploration était associée au type de proies consommé par les guppies et à la qualité de leur diète. L'interaction entre la taille des individus et leur niveau d'exploration démontre qu'à de faibles niveaux d'exploration, les gros individus exploitent davantage de sources de carbone terrestre, comme les brouteurs et les détritus, alors qu'à de hauts niveaux d'exploration ce sont les petits individus qui exercent ce rôle. L'exploration semble également jouer un rôle important dans la qualité de la diète, à ce sujet nous avons démontré que l'exploration favorise l'acquisition d'une diète riche en azote chez les femelles mais pas chez les mâles. De nouveau, nous remarquons une interaction entre la taille des individus et leur niveau d'exploration où à de faibles niveaux d'exploration les gros individus ont une diète riche en azote alors qu'à de hauts niveaux d'exploration ce sont les petits individus qui ont une diète riche en azote.

La complexité des résultats de notre étude témoigne de l'importance de considérer plusieurs facteurs lors de l'élaboration d'hypothèses. Les nombreuses interactions démontrent qu'en nature chaque trait n'agit pas de façon unidirectionnelle mais peut être modulé par d'autres caractéristiques de l'individu. Par exemple, en considérant seulement

l'effet du sexe pour prédire la qualité de la diète des individus, on ne remarque pas de différence entre les mâles et les femelles. En revanche, en incluant des variables comportementales nous avons pu voir que, chez les individus explorateurs, les mâles avaient une diète de faible qualité comparativement aux femelles. Ainsi, il est possible de détecter des effets importants lorsque l'on considère les interactions dans nos modèles. Comme les individus sont généralement constants dans leurs réponses comportementales (Dingemanse et al., 2002; Fraser et al., 2001; Sih et al., 2003; Wilson et al., 1994), nos résultats suggèrent que l'effet du comportement est hautement dépendant de leur taille et, dans un seul cas, de leur sexe.

Les différences comportementales entre individus n'ont pas les mêmes conséquences sur la façon dont ils interagissent avec leur environnement, pouvant ainsi influencer les relations trophiques et les processus écosystémiques au même titre que pourrait le faire une autre espèce. Ici, nous avons démontré que les différences comportementales entre les individus étaient associées à leur signature isotopique, celle-ci étant accumulée sur plusieurs semaines. Il est tout aussi probable que la façon dont les individus s'alimentent ait un effet sur leur comportement, ou qu'un autre phénomène non mesuré influence les deux. Dans tous ces cas, l'association entre le comportement et la diète démontre que peu importe la source de variation il existe des différences entre individus par rapport à la façon dont ceux-ci s'alimentent et possiblement exercent différentes pressions de sélection sur la communauté de proie. Cela démontre que la variation intraspécifique comportementale est importante à considérer, et qu'elle pourrait avoir des effets similaires à ceux causés par la variation interspécifique.

3.2 Effets du sexe, de la taille et du régime de prédation sur la diète

Outre les données comportementales, notre étude a également confirmé que le sexe, la taille des individus et le régime de prédation sont aussi associés à des différences dans la diète des guppies. Ainsi, en plus d'apporter un élément nouveau à notre système d'étude, nous sommes en mesure de confirmer ou d'infirmer les résultats se trouvant déjà dans la littérature.

Les différences entre les mâles et les femelles étaient uniquement présentes dans le contenu en azote de la diète, où les mâles ont une diète appauvrie en azote comparativement aux femelles. Cela suggère que, selon leur sexe, les individus iraient consommer des ressources convenant à leurs besoins nutritifs, et ce, peu importe la source de carbone ou le niveau trophique y étant associé. Ce résultat confirme que les besoins énergétiques des deux sexes diffèrent, notamment en raison de leur taux de croissance. Par exemple, il a été démontré en laboratoire que les guppies consommant une diète d'invertébrés ont un plus haut taux de croissance que les individus consommant des algues (Dussault & Kramer, 1981). Cela expliquerait pourquoi les femelles ont une diète riche en azote (invertébrés), soit pour avoir les ressources nécessaires à la croissance et à la fertilité.

La taille des individus semble jouer un rôle important dans la diète des guppies. Effectivement, cet effet expliquait une partie de la variation

pour chacune des composantes de la diète. En plus des résultats décrits précédemment, nous avons vu que les individus de grande taille allaient s'alimenter vers des sources de carbone terrestres et qu'ils avaient une diète de moins bonne qualité. De plus, les guppies issus des sites ayant en moyenne des individus de taille élevée allaient s'alimenter à un niveau trophique plus élevé comparativement aux individus des autres sites. De façon imparfaite, la taille des guppies est indicatrice de l'âge et il se pourrait que les effets observés soient aussi causés par ces deux variables. La taille des individus est importante dans un contexte de prédation où par exemple en faible prédation les petits individus sont davantage à risque comparativement à leurs congénères de grande taille. Ainsi, les notions de haute versus faible prédation ne s'appliquent pas uniformément sur l'ensemble des individus d'une population. Par exemple, on s'attendrait à ce qu'il y ait moins de différences entre les petits guppies selon le régime de prédation qu'entre les gros guppies. C'est ce que l'on a observé pour les isotopes de carbone où les différences entre régime de prédation étaient plus marquées entre les individus de grande taille qu'entre les individus de petite taille.

En haute prédation, les gros individus exploitent davantage des sources de carbone aquatiques, comme les déchetiers et les filtreurs, tandis qu'en faible prédation nous avons la relation contraire, soit que les gros individus iront plutôt vers des sources terrestres comme les brouteurs et détritus. La position trophique semble fortement influencée par le régime de prédation, les guppies s'alimentent à des niveaux trophiques plus élevés en haute prédation qu'en faible prédation. Ces résultats vont à l'encontre de ceux rapportés par Zandonà et al., (2017) durant la saison humide. Nous ignorons toutefois si cette différence est dû à la

saisonnalité ou non. Finalement, les guppies issus des sites de haute prédation avaient une diète riche en azote comparativement aux individus en faible prédation. Ce résultat semble indiquer que les ressources sont plus abondantes et plus riches en présence de prédateurs (Reznick et al., 2001).

3.3 Limitations de l'étude

Lors de la collecte de données, les individus sont capturés à l'aide de filets à papillon directement dans les cours d'eau, où il est plus facile de repérer les individus se déplaçant sous la surface de l'eau. Donc, les individus preneurs de risque et actifs sont plus susceptibles d'être capturés et d'être surreprésentés comparativement aux individus timides dans le jeu de données. Ensuite, comme le processus de tests comportementaux est long et méthodique, les individus ont été testés seulement une fois. Or, il aurait été intéressant d'avoir des données répétées pour avoir une meilleure estimation de la plasticité de ces comportements. Il se peut que la plasticité comportementale réduise les différences entre individus et atténue l'ampleur de nos résultats, ainsi davantage d'études reliant le comportement et la diète des individus sont nécessaires pour répondre à cette question.

De plus, il est primordial de minimiser le stress subi lors de la capture, de la manipulation et des procédures subies par les poissons, ce qui peut avoir un impact sur la réponse de ceux-ci lors des tests comportementaux. Malheureusement, il est impossible de réduire complètement ce stress compte tenu de la distance considérable entre les

sites sur le terrain et le laboratoire et de la rigueur des tests comportementaux.

Dans un autre ordre d'idée, une meilleure connaissance des paramètres selon lesquels les sites et les rivières diffèrent aurait permis de comprendre quelles sont les contraintes rencontrées par les individus. D'abord pour ce qui est des populations elles-mêmes, la densité de guppies par rapport à celle de leurs prédateurs nous aurait informé sur le niveau de risque réel relié à la prédation et sur la compétition pour les ressources. Bien que l'on connaisse assez bien les processus sélectifs et évolutifs causés par les différents régimes de prédation, connaître l'abondance des prédateurs, leur diversité spécifique et leur mode de chasse apporterait un niveau de réalisme allant au-delà de la simple catégorisation haute versus faible prédation. Par exemple, cela nous aurait permis d'établir le niveau de risque précis dans le temps, le type d'individus le plus vulnérable selon le mode de chasse, les zones les plus risquées dans le milieu, etc.

La structure de la population, comme le sexe-ratio et l'âge nous aurait offert une nouvelle perspective sur l'état de ces populations en milieu naturel. De plus, pour mieux comprendre l'accessibilité des ressources nous aurions bénéficié d'un échantillonnage plus complet des communautés d'invertébrés et de leur abondance. Ainsi, nos résultats s'appuient sur des extrapolations conditionnelles à la disponibilité et la consommation de ces ressources. Il aurait été intéressant d'avoir des données abiotiques sur les différents sites, comme par exemple leur superficie, leur productivité, la chimie de l'eau et les processus biologiques y ayant lieu pour être en mesure d'expliquer les patrons de

variation dans la signature isotopique des guppies mais également des invertébrés.

À Trinidad, les saisons affectent considérablement l'écologie des guppies. Durant la saison humide, de mai à décembre, la disponibilité des ressources est grandement réduite. La montée des eaux et l'augmentation du débit causé par les fortes précipitations causent le déplacement des populations de guppies vers les zones de faible débit, affectent la communauté d'invertébrés et augmentent la turbidité de l'eau, ce qui rend l'acquisition de ressources plus difficile (Reznick, 1989). Puisque nos résultats ont été collectés durant la saison sèche, ils ne reflètent probablement qu'une partie des processus ayant lieu tout au long de l'année. Les résultats obtenus seraient alors probablement différents si l'étude avait été conduite en saison humide, comme démontré dans une étude similaire (Zandonà et al., 2011).

Lors de la capture des guppies, trois autres sites avaient été échantillonnés au départ, soit dans la rivière Paria. Faute de temps, nous n'avons pas d'échantillons d'invertébrés correspondant à ces sites et avons dû les mettre de côté pour les analyses. Évidemment, une plus grande taille d'effectifs aurait augmenté le pouvoir statistique de nos modèles en plus de confirmer si les patrons observés ont lieu dans plusieurs rivières. En ayant plus d'échantillons d'invertébrés par site, il aurait été possible d'estimer les associations entre le comportement et la signature isotopique pour chacun des sites au lieu de les regrouper tous ensemble. Malgré le fait que certains organismes soient présents dans plusieurs sites, il se peut très bien que leur signature isotopique soit influencée par plusieurs paramètres de leur milieu. Chaque rivière a un historique évolutif différent selon leur assemblage d'espèces, la présence

de parasites, les perturbations anthropomorphiques etc. ainsi, augmenter le nombre de rivières nous aurait permis de capturer la variation générée par ces paramètres. Les rivières Marianne et Aripo se situent de part et d'autre d'une chaîne de montagne, tandis que la rivière Paria se situe du côté Nord, tout comme Marianne. Ainsi, en incluant Paria nous aurions pu vérifier s'il existe un effet géographique entre les populations.

Les analyses de ratio d'isotopes stables offrent plusieurs avantages quant à la collecte de données en milieu naturel mais comportent aussi leur lot d'inconvénients. D'abord, cette technique nous permet de savoir ce qui a été assimilé par l'organisme et non ce qui a été consommé. Ainsi, il est probable que les individus consomment des aliments qu'ils n'assimilent pas en totalité et excrètent ces surplus ce qui rend l'analyse des résultats ardue compte tenu qu'une partie de la diète est absente. De plus, les analyses de ratio d'isotopes ne permettent pas de connaître l'abondance des ressources consommées. Il faut donc être conscient que les résultats présentés ne représentent pas l'entièreté de ce qui est consommé par les individus, mais bien une fraction jugée suffisante pour répondre à nos questions. Somme toutes, il s'agissait de la technique la plus appropriée dans le contexte de notre système d'étude.

Ensuite, il est important de se demander ce que les comportements mesurés veulent véritablement dire en nature. Les tests standardisés sont pratiques pour les scientifiques mais ne représentent pas nécessairement le comportement réel, en fait ils représentent tout simplement la réponse aux tests que l'on utilise ensuite comme proxy. La prise de risque, ou le temps de latence d'émergence d'un refuge, n'est peut-être pas un

indicateur parfait de la réponse d'un individu face à un prédateur. Les individus utilisent souvent une multitude de signaux (visuels, auditifs, olfactifs) pour étudier leur environnement et pourraient alors produire une réponse différente en nature et en laboratoire. Ces tests comportementaux misent sur la nouveauté, or en nature il est possible que les individus connaissent bien leur environnement et se trouvent face à de nouvelles situations moins souvent qu'on le suppose. Par exemple, l'exploration en laboratoire est mesurée à l'aide de nouveaux items qui sont moins susceptibles d'être rencontrés en nature. Ainsi, nous mesurons une réponse à une situation devant laquelle les individus font peut-être très rarement face.

3.4 Directions futures

Maintenant que nous savons que la variation comportementale intraspécifique chez les guppies est associée à des différences dans la signature isotopique des individus, il serait intéressant d'investiguer ce phénomène de façon plus précise en testant l'effet réel des différences comportementales entre individus en milieu naturel. Par exemple, en conduisant une étude où les guppies sont regroupés et isolés avec des congénères dont le profil comportemental est semblable et où les processus écologiques (productivité, abondance des ressources) sont suivis à moyen terme. Également, dans un contexte plus général, il serait intéressant de mener des études reliant le comportement à la diète dans lesquelles nous observons le type exact de proies sélectionné par les individus et leur utilisation de l'espace et le temps.

Comme nous avons détecté plusieurs différences dues à la taille des individus, il aurait été intéressant de valider quel est l'effet de la masse et de la condition (relation entre la masse et la taille) sur la signature isotopique. Analyser nos données sous cet angle nous aurait permis de déterminer si certaines composantes de la diète sont associées à une bonne ou une mauvaise condition mais également de mieux comprendre quels sont les besoins énergétiques des individus.

Dans le but de mieux comprendre comment la diète est associée aux différences comportementales, nous pourrions caractériser l'espace utilisé par chaque profil comportemental, par exemple à savoir dans quelle section d'un cours d'eau se trouvent les individus qui prennent plus de risques et à quelles ressources alimentaires cette section correspond. Ainsi, connaître la distribution des individus selon leur comportement nous permettrait de mieux comprendre si le comportement influence la diète des individus directement ou s'il influence d'abord l'utilisation de l'espace et donc, indirectement, la diète.

Finalement, il serait pertinent de valider si les résultats obtenus dans l'étude présente sont reproductibles lors de la saison humide, ou bien si la saisonnalité dans notre système d'étude modifie l'effet des différentes variables étudiées

RÉFÉRENCES

Afik, D., & Karasov, W. H. (1995). The trade-offs between digestion rate and efficiency in warblers and their ecological implications. *Ecology*, *76*(7), 2247-2257.

Angerbjörn, A., Hersteinsson, P., Lidén, K., & Nelson, E. (1994). Dietary variation in arctic foxes (*Alopex lagopus*)-an analysis of stable carbon isotopes. *Oecologia*, *99*(3-4), 226-232.

Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, *14*(9), 948-958.

Araújo, M. S., Bolnick, D. I., Machado, G., Giaretta, A. A., & dos Reis, S. F. (2007). Using $\delta^{13}\text{C}$ stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia*, *152*(4), 643-654.

Barnes, C., Sweeting, C. J., Jennings, S., Barry, J. T., & Polunin, N. V. C. (2007). Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation. *Functional Ecology*, *21*(2), 356-362.

Bassar, R. D., Marshall, M. C., López-Sepulcre, A., Zandonà, E., Auer, S. K., Travis, J., Pringle, C. M., Flecker, A. S., Thomas, S. A., Fraser, D. F., Reznick, D. N., & Post, E. (2010). Local Adaptation in Trinidadian Guppies Alters Ecosystem Processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(8), 3616-3621. JSTOR.

Belgrad, B. A., & Griffen, B. D. (2016). Predator–prey interactions mediated by prey personality and predator hunting mode. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1828), 20160408.

Bell, A. M. (2005). Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of evolutionary biology*, *18*(2), 464-473.

- Bell, A. M., & Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology letters*, *10*(9), 828-834.
- Berg, M. P., & Ellers, J. (2010). Trait plasticity in species interactions: A driving force of community dynamics. *Evolutionary Ecology*, *24*(3), 617-629.
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., & Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(4), 183-192.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, *161*(1), 1-28.
- Brito, E. F., Moulton, T. P., De Souza, M. L., & Bunn, S. E. (2006). Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecology*, *31*(5), 623-633.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E. L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., Blanchard, J. L., Brey, T., Carpenter, S. R., Blandenier, M.-F. C., Cushing, L., Dawah, H. A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Ledger, M. E., Martinez, N. D., Memmott, J., ... Cohen, J. E. (2006). Consumer-Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology*, *87*(10), 2411-2417.
- Carter, A. J., Goldizen, A. W., & Tromp, S. A. (2010). Agamas exhibit behavioral syndromes: Bolder males bask and feed more but may suffer higher predation. *Behavioral Ecology*, *21*(3), 655-661.
- Charette, C., & Derry, A. M. (2015). Climate alters intraspecific variation in copepod effect traits through pond food webs. *Ecology*, *97*(5), 1239-1250.
- Clark, J. S. (2010). Individuals and the Variation Needed for High Species Diversity in Forest Trees. *Science*, *327*(5969), 1129-1132.
- Collins, J. P., Zerba, K. E., & Sredl, M. J. (1993). Shaping intraspecific variation: Development, ecology and the evolution of morphology and life history variation in tiger salamanders. *Genetica*, *89*(1-3), 167.
- Crutsinger, G. M., Collins, M. D., Fordyce, J. A., Gompert, Z., Nice, C. C., & Sanders, N. J. (2006). Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *science*, *313*(5789), 966-968.

- Dall, S. R., Bell, A. M., Bolnick, D. I., & Ratnieks, F. L. (2012). An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology Letters*, *15*(10), 1189-1198.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *42*(5), 495-506.
- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Schweitzer, J. A., & Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology & Evolution*, *2*(1), 57-64.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., & Tinbergen, J. M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *271*(1541), 847-852.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., van Oers, K., & van Noordwijk, A. J. (2002). Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, *64*(6), 929-938.
- Dingemanse, N. J., & Réale, D. (2005). Natural selection and animal personality. *Behaviour*, *142*(9-10), 1159-1184.
- Drent, P. J., van Noordwijk, A. J., van Oers, K., de Jong, G., & Kempenaers, B. (2005). Contribution of genetics to the study of animal personalities: A review of case studies. *Behaviour*, *142*(9-10), 1185-1206.
- Duarte, R. C., Flores, A. A., Vinagre, C., & Leal, M. C. (2017). Habitat-dependent niche partitioning between colour morphs of the algal-dwelling shrimp *Hippolyte obliquimanus*. *Marine Biology*, *164*(11), 215.
- Duffy, M. A. (2010). Ecological consequences of intraspecific variation in lake *Daphnia*. *Freshwater Biology*, *55*(5), 995-1004.
- Dussault, G. V., & Kramer, D. L. (1981). Food and feeding behavior of the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Canadian Journal of Zoology*, *59*(4), 684-701.
- Ehlinger, T. J., & Wilson, D. S. (1988). Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *85*(6), 1878-1882.
- Endler, J. A. (1978). A predator's view of animal color patterns. In *Evolutionary biology* (p. 319-364). Springer, Boston, MA.

Estes, J. A., Riedman, M. L., Staedler, M. M., Tinker, M. T., & Lyon, B. E. (2003). Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, 144-155.

Fleming, N. E., Harrod, C., Newton, J., & Houghton, J. D. (2015). Not all jellyfish are equal: Isotopic evidence for inter-and intraspecific variation in jellyfish trophic ecology. *PeerJ*, 3, e1110.

France, R. L. (1995). Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*, 40(7), 1310-1313.

Fraser, D. F., Gilliam, J. F., Daley, M. J., Le, A. N., & Skalski, G. T. (2001). Explaining Leptokurtic Movement Distributions: Intrapopulation Variation in Boldness and Exploration. *The American Naturalist*, 158(2), 124-135.

Fridley, J. D., & Grime, J. P. (2010). Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. *Ecology*, 91(8), 2272-2283.

Fry, B., Joern, A., & Parker, P. L. (1978). Grasshopper food web analysis: Use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology*, 59(3), 498-506.

Fry, B., Mumford, P. L., Tam, F., Fox, D. D., Warren, G. L., Havens, K. E., & Steinman, A. D. (1999). Trophic position and individual feeding histories of fish from Lake Okeechobee, Florida. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(4), 590-600.

Fry, B., & Sherr, E. B. (1989). $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. In *Stable isotopes in ecological research* (p. 196-229). Springer, New York, NY.

Genung, M. A., Bailey, J. K., & Schweitzer, J. A. (2012). Welcome to the neighbourhood: Interspecific genotype by genotype interactions in *Solidago* influence above- and belowground biomass and associated communities: Interspecific genotype \times genotype interactions. *Ecology Letters*, 15(1), 65-73.

Godin, J. G., & Dugatkin, L. A. (1996). Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(19), 10262-10267.

Godin, J. G. J., & Smith, S. A. (1988). A fitness cost of foraging in the guppy. *Nature*, 333(6168), 69-71.

Goss-Custard, J. D., & Durell, S. L. V. D. (1983). Individual and age differences in the feeding ecology of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* wintering on the Exe Estuary, Devon. *Ibis*, *125*(2), 155-171.

Grant, P. R., & Price, T. D. (1981). Population variation in continuously varying traits as an ecological genetics problem. *American Zoologist*, *21*(4), 795-811.

Harding, H. R., Gordon, T. A., Eastcott, E., Simpson, S. D., & Radford, A. N. (2019). Causes and consequences of intraspecific variation in animal responses to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*, *30*(6), 1501-1511.

Harmon, L. J., Matthews, B., Des Roches, S., Chase, J. M., Shurin, J. B., & Schluter, D. (2009). Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning. *Nature*, *458*(7242), 1167-1170.

Hart, S. P., Schreiber, S. J., & Levine, J. M. (2016). How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology letters*, *19* (8), 825-838.

Haskins, C. P., Haskins, E. F., McLaughlin, J. J. A., & Hewitt, R. E. (1961). Polymorphism and population structure in *Lebistes reticulatus*, an ecological study. *Vertebrate speciation*, *320*, 395.

Hesslein, R. H., Hallard, K. A., & Ramlal, P. (1993). Replacement of Sulfur, Carbon, and Nitrogen in Tissue of Growing Broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in Response to a Change in Diet Traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *50*(10), 2071-2076.

Hobson, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: A review. *Oecologia*, *120*(3), 314-326.

Howeth, J. G., Weis, J. J., Brodersen, J., Hatton, E. C., & Post, D. M. (2013). Intraspecific phenotypic variation in a fish predator affects multitrophic lake metacommunity structure. *Ecology and Evolution*, *3*(15), 5031-5044.

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.

Jacquin, L., Reader, S. M., Boniface, A., Mateluna, J., Patalas, I., Pérez-Jvostov, F., & Hendry, A. P. (2016). Parallel and nonparallel behavioural evolution in response to parasitism and predation in Trinidadian guppies. *Journal of Evolutionary Biology*, *29*(7), 1406-1422.

- Keiser, C. N., Slyder, J. B., Carson, W. P., & Pruitt, J. N. (2015). Individual differences in predators but not producers mediate the magnitude of a trophic cascade. *Arthropod-Plant Interactions*, *9*(3), 225-232.
- Kingsolver, J. G., & Pfennig, D. W. (2007). Patterns and Power of Phenotypic Selection in Nature. *BioScience*, *57*(7), 561-572.
- Lachlan, R. F., Crooks, L., & Laland, K. N. (1998). Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*, *56*(1), 181-190.
- Lichstein, J. W., Dushoff, J., Levin, S. A., & Pacala, S. W. (2007). Intraspecific Variation and Species Coexistence. *The American Naturalist*, *170*(6), 807-818.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, *68*(4), 619-640.
- Lloyd-Smith, J. O., Schreiber, S. J., Kopp, P. E., & Getz, W. M. (2005). Superspreading and the effect of individual variation on disease emergence. *Nature*, *438*(7066), 355-359.
- Madhavi, R., & Anderson, R. M. (1985). Variability in the susceptibility of the fish host, *Poecilia reticulata*, to infection with *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea). *Parasitology*, *91*(53), 1-544.
- Magnhagen, C. (1991). Predation risk as a cost of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*, *6*(6), 183-186.
- Magurran, A. E. (2005). *Evolutionary ecology: The Trinidadian guppy*. Oxford University Press on Demand.
- Magurran, A. E., Seghers, B. H., Carvalho, G. R., & Shaw, P. W. (1992). Behavioural consequences of an artificial introduction of guppies (*Poecilia reticulata*) in N. Trinidad: Evidence for the evolution of anti-predator behaviour in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *248*(1322), 117-122.
- Maret, T. J., & Collins, J. P. (1997). Ecological origin of morphological diversity: A study of alternative trophic phenotypes in larval salamanders. *Evolution*, *51*(3), 898-905.
- Murdoch, W. W., Avery, S., & Smyth, M. E. (1975). Switching in predatory fish. *Ecology*, *56*(5), 1094-1105.

- Nikolaeva, E. V., & Kasumyan, A. O. (2000). Comparative analysis of taste preferences and behavioral response to taste stimuli in female and male guppy, *Poecilia reticulata*. *Vopr. Ikhtiol*, 40(4), 560-565.
- Okuyama, T. (2008). Individual behavioral variation in predator–prey models. *Ecological Research*, 23(4), 665-671.
- Palkovacs, E. P., & Post, D. M. (2009). Experimental evidence that phenotypic divergence in predators drives community divergence in prey. *Ecology*, 90(2), 300-305.
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 293-320.
- Petta, J. C., Shipley, O. N., Wintner, S. P., Cliff, G., Dicken, M. L., & Hussey, N. E. (2020). Are you really what you eat? Stomach content analysis and stable isotope ratios do not uniformly estimate dietary niche characteristics in three marine predators. *Oecologia*, 1-16.
- Polis, G. A. (1984). Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: Can age groups function as ecological species? *The American Naturalist*, 123(4), 541-564.
- Post, D. M. (2002). Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position : Models, Methods, and Assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.
- Post, D. M., Palkovacs, E. P., Schielke, E. G., & Dodson, S. I. (2008). Intraspecific Variation in a Predator Affects Community Structure and Cascading Trophic Interactions. *Ecology*, 89(7), 2019-2032.
- Price, T. (1987). Diet variation in a population of Darwin's finches. *Ecology*, 68(4), 1015-1028.
- Raffard, A., Santoul, F., & Cucherousset, J., & Blanchet, S. (2019). *The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: A meta-analysis*. *Biological Reviews*, 94(2), 648-661.
- 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.
- Reznick, D., Butler IV, M. J., & Rodd, H. (2001). Life-history evolution in guppies. VII. The comparative ecology of high-and low-predation environments. *The American Naturalist*, 157(2), 126-140.

- Reznick, D., & Endler, J. A. (1982). The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, *36*(1), 160-177.
- Reznick, D. N. (1989). Life-History Evolution in Guppies: 2. Repeatability of Held Observations and the Effects of Season on Life Histories. *Evolution*, *43*(6), 1285-1297.
- Roughgarden, J. (1972). Evolution of niche width. *The American Naturalist*, *106*(952), 683-718.
- Roughgarden, J. (1974). Niche width: Biogeographic patterns among Anolis lizard populations. *The American Naturalist*, *108*(962), 429-442.
- Rudman, S. M., Rodriguez-Cabal, M. A., Stier, A., Sato, T., Heavyside, J., El-Sabaawi, R. W., & Crutsinger, G. M. (2015). Adaptive genetic variation mediates bottom-up and top-down control in an aquatic ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1812), 20151234.
- Schirmer, A., Herde, A., Eccard, J. A., & Dammhahn, M. (2019). Individuals in space: Personality-dependent space use, movement and microhabitat use facilitate individual spatial niche specialization. *Oecologia*, *189*(3), 647-660.
- Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual review of ecology and systematics*, *2*(1), 369-404.
- Schulte-Hostedde, A. I., & Millar, J. S. (2004). Intraspecific variation of testis size and sperm length in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*): Implications for sperm competition and reproductive success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *55*(3), 272-277.
- Schweitzer, J. A., Fischer, D. G., Rehill, B. J., Wooley, S. C., Woolbright, S. A., Lindroth, R. L., Whitham, T. G., Zak, D. R., & Hart, S. C. (2011). Forest gene diversity is correlated with the composition and function of soil microbial communities. *Population Ecology*, *53*(1), 35-46.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, *64*(4), 419-461.
- Shine, R. (1991). Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *The American Naturalist*, *138*(1), 103-122.
- Siefert, A., & Ritchie, M. E. (2016). Intraspecific trait variation drives functional responses of old-field plant communities to nutrient enrichment. *Oecologia*, *181*(1), 245-255.

- 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.
- Sih, A., Kats, L. B., & Maurer, E. F. (2003). Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish–salamander system. *Animal Behaviour*, 65(1), 29-44.
- Skúlason, S., & Smith, T. B. (1995). Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in ecology & evolution*, 10(9), 366-370.
- Smith, B. R., & Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality: A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19(2), 448-455.
- Smith, B. R., & Blumstein, D. T. (2010). Behavioral types as predictors of survival in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology*, 21(5), 919-926.
- Smith, Thomas B., & Skúlason, S. (1996). Evolutionary Significance of Resource Polymorphisms in Fishes, Amphibians, and Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 111-133.
- Smith, Thomas Bates. (1987). Bill size polymorphism and intraspecific niche utilization in an African finch. *Nature*, 329(6141), 717-719.
- Steingrund, P., & Fernö, A. (1997). Feeding behaviour of reared and wild cod and the effect of learning: Two strategies of feeding on the two-spotted goby. *Journal of Fish Biology*, 51(2), 334-348.
- Stitt, B. C., Burness, G., Burgomaster, K., Currie, S., McDermid, J. L., & Wilson, C. C. (2014). Intraspecific Variation in Thermal Tolerance and Acclimation Capacity in Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*): Physiological Implications for Climate Change. *Physiological and biochemical zoology*, 87, 15-29.
- Tan, M. K., Chang, C. C., & Tan, H. T. (2018). Shy herbivores forage more efficiently than bold ones regardless of information-processing overload. *Behavioural Processes*, 149, 52-58.
- Toscano, B. J., & Griffen, B. D. (2012). Predatory crab size diversity and bivalve consumption in oyster reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 445, 65-74.
- Toscano, B. J., & Griffen, B. D. (2014). Trait-mediated functional responses: Predator behavioural type mediates prey consumption. *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1469-1477.

Van Valen, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 99(908), 377-390.

Werner, E. E., Mittelbach, G. G., & Hall, D. J. (1981). The Role of Foraging Profitability and Experience in Habitat Use by the Bluegill Sunfish. *Ecology*, 62(1), 116-125.

Wilson, A. D., & Godin, J. G. J. (2009). Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology*, 20(2), 231-237.

Wilson, D. S. (1998). Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1366), 199-205.

Wilson, David Sloan, Clark, A. B., Coleman, K., & Dearstyne, T. (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(11), 442-446.

Wilson-Rankin, E. E. (2015). Level of experience modulates individual foraging strategies of an invasive predatory wasp. *Behavioral ecology and sociobiology*, 69(3), 491-499.

Wimberger, P. H. (1994). Trophic polymorphisms, plasticity, and speciation in vertebrates. *Theory and application in fish feeding ecology*, 1.

Wolf, M., & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: Consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(8), 452-461.

Woodward, G., & Hildrew, A. G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 1063-1074.

Woodward, G., Speirs, D. C., Hildrew, A. G., & Hal, C. (2005). Quantification and Resolution of a Complex, Size-Structured Food Web. In *Advances in Ecological Research*, 36, 85-135.

Zandonà, E., Auer, S. K., Kilham, S. S., Howard, J. L., López-Sepulcre, A., O'Connor, M. P., Bassar, R. D., Osorio, A., Pringle, C. M., & Reznick, D. N. (2011). Diet quality and prey selectivity correlate with life histories and predation regime in Trinidadian guppies. *Functional Ecology*, 25(5), 964-973.

Zandonà, E., Dalton, C. M., El-Sabaawi, R. W., Howard, J. L., Marshall, M. C., Kilham, S. S., Reznick, D. N., Travis, J., Kohler, T. J., Flecker, A. S., Thomas, S. A., & Pringle, C. M. (2017). Population variation in the trophic

niche of the Trinidadian guppy from different predation regimes. *Scientific Reports*, 7(1), 1-11.