

Université de Montréal

**Résolution de problème individuelle et coopérative chez le
diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)**

Par

Rim Bouchoucha

Département des Sciences biologiques, Université de Montréal

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de Maîtrise ès sciences (M. Sc.) en
Sciences biologiques, option Recherche en biologie

Décembre 2023

© Rim Bouchoucha, 2023

Université de Montréal

Département des Sciences biologiques, Faculté des arts et des sciences

Ce mémoire intitulé

**Résolution de problème individuelle et coopérative chez le
diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)**

Présenté par

Rim Bouchoucha

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Sandra Binning

Présidente-rapporteuse

Frédérique Dubois

Directrice de recherche

Iulia Badescu

Membre du jury

Résumé

La résolution de problème est souvent utilisée comme outil de mesure des capacités cognitives individuelles chez les animaux non-humains, puisqu'elle permet d'étudier leurs capacités d'apprentissage opérant et d'innovation. Les capacités cognitives diffèrent selon les espèces et les individus, et leur permettent de maximiser leur aptitude. Par exemple, chez les oiseaux et les mammifères, les espèces avec de plus gros cerveaux relatifs possèderaient de meilleures capacités d'apprentissage sociale et d'innovation, qui leur permettent de mieux s'adapter à un environnement nouveau. Malgré l'utilisation répandue des diamants mandarins dans la recherche en écologie comportementale, l'impact du sexe sur la performance de résolution de problème et la répétabilité des performances ont souvent été négligés, et aucune étude, à notre connaissance, ne s'est intéressée à leur performance en contexte de résolution de problème coopérative. Dans le cadre de notre étude, nous avons décidé d'aborder ces différents aspects pour améliorer notre compréhension des capacités cognitives et de la coopération chez cette espèce modèle. Nous avons confronté des diamants mâles et femelles à trois tests de résolution de problème individuelle (test de la ficelle, test de la barre et test du couvercle) et un test de résolution de problème coopérative. Pour ce dernier, nous avons séparé les individus en deux groupes : couples sociaux et couples expérimentaux, afin de manipuler le lien social entre individus. Les couples sociaux étaient composés d'un mâle et d'une femelle ayant cohabité pendant 7 jours, alors que les couples expérimentaux étaient composés d'un mâle et d'une femelle ne s'étant jamais rencontrés auparavant. Bien que nous nous attendions à ce que le sexe n'ait pas d'impact sur la performance de résolution, nos résultats ont révélé que, en moyenne, les mâles étaient plus rapides pour résoudre un test de résolution de problème

individuelle. Ces résultats étaient principalement attribuables à leur performance sur le deuxième test de résolution de problème individuelle (test de la barre). Nous pensons que cette différence pourrait être due à un niveau de persistance plus élevé chez les mâles et/ou à l'impact de la sélection sexuelle sur les performances cognitives, et que ces aspects devraient être davantage explorés dans de futures études. Ensuite, en accord avec nos attentes, nos résultats ont confirmé l'hypothèse de la répétabilité contextuelle, selon laquelle les performances de résolution sont constantes entre différentes tâches impliquant le même processus cognitif. Enfin, nous nous attendions à ce que les couples sociaux soient plus performants que les couples expérimentaux sur le test de résolution de problème coopérative, puisque nous les pensions davantage capables de synchronisation et de coordination comportementale. Or, nous avons trouvé des résultats suggérant le contraire, et nous avons constaté que la performance du couple au test de résolution de problème coopérative, était principalement expliquée par les performances de résolution individuelle de chaque partenaire. Des questions subsistent quant aux raisons pour lesquelles les couples expérimentaux ont mieux performé que les couples sociaux. Est-ce qu'une différence de motivation pourrait être à l'origine de ces résultats ? De futures études seront nécessaires pour nous éclairer. Malgré les questions en suspens, nos résultats contribuent à enrichir nos connaissances sur les capacités cognitives individuelles, la résolution de problème ainsi que la coopération.

Mots-clés : Cognition, coopération, résolution de problème spontanée, résolution de problème coopérative, variabilité individuelle, différences intersexuelles, répétabilité, lien social, espèces monogames, diamant mandarin.

Abstract

Problem solving is often used as a tool for measuring individual cognitive abilities in non-human animals, since it enables us to study their operant learning and innovation capacities. Cognitive capacities differ between species and individuals, enabling them to maximize their abilities. For example, in birds and mammals, species with larger relative brains are said to have better social learning and innovation capacities, enabling them to adapt better to new environments. Despite the widespread use of zebra finches in behavioral ecology research, the impact of sex on problem-solving performance and the repeatability of performance have often been overlooked and, to our knowledge, no studies have investigated their performance in cooperative problem-solving contexts. In our study, we decided to address these different aspects to improve our understanding of cognitive abilities and cooperation in this model species. We tested male and female zebra finches in three individual problem-solving tests (string test, bar test and lid test) and one cooperative problem-solving test. For the latter, we separated the individuals into two groups: social pairs and experimental pairs, to manipulate the social bond between individuals. Social pairs were made up of a male and a female who had cohabited for 7 days, while experimental pairs were made up of a male and a female who had never met before. While we expected sex to have no impact on solving performance, our results revealed that, on average, males were faster at solving individual problem-solving tests. These results were mainly attributable to their performance on the second individual problem-solving test (bar test). We believe that this difference could be attributable to a higher level of persistence in males and/or the impact of sexual selection on cognitive performance, and that these aspects should be explored in future studies. Secondly, in line with our expectations, our

results confirmed the contextual repeatability hypothesis, according to which solving performance is consistent across trials requiring the same cognitive process. Finally, we expected social pairs to perform better than experimental pairs on the cooperative problem-solving test, since we expected them to be more capable of synchronisation and behavioral coordination. . However, we found results suggesting the opposite, and the performance of the pairs on the cooperative problem-solving task was mainly explained by the ability of each partner to solve a problem. Questions remain as to why the experimental pairs performed better than the social pairs. Could a difference in motivation be behind these results? Future studies are needed to shed light on this. Despite the outstanding questions, we believe that our results contribute to our knowledge of individual cognitive abilities, problem solving and cooperation.

Keywords : Cognition, cooperation, spontaneous problem solving, cooperative problem solving, individual variability, intersexual differences, repeatability, social bond, monogamous species, zebra finch.

Table des matières

Résumé et abstract	3
Table des matières	7
Liste des figures et tableaux	9
Liste des sigles et abréviations	11
Remerciements	12
Chapitre 1 : Introduction générale	14
La cognition animale	15
La résolution de problème.....	17
La coopération.....	18
Objectifs et hypothèses de travail.....	21
Chapitre 2 : Predictors of performance in a cooperative problem-solving task	26
Abstract	27
Introduction	28
Methods	32
Results	40
Discussion	43
References	51
Appendices	59

Chapitre 3 : Conclusions générales	64
Résolution de problème individuelle : impact du sexe et répétabilité des performances	67
Résolution de problème coopérative : impact du lien social et de la performance individuelle.....	69
Bibliographie	75

Liste des figures et tableaux

Chapitre 2 : Predictors of performance in a cooperative problem-solving task

Methods

- **Figure 1: String test.** Photograph of the experimental set-up. In a) we are at the beginning of the test. In b) the tested female grasped the string in her beak. By pulling on it, the string moves closer to the cage divider.
- **Figure 2: Bar test.** Photograph of the experimental set-up. In a) we are at the start of the test. In b) the male under test grasped one of the bars in his beak. By sliding it sideways, he clears a gap between the bars.
- **Figure 3: Lid test.** Photograph of the experimental set-up. In a) we are at the start of the test. In b) the tested female grasped the lid in her beak and allowed access to the food.
- **Figure 4: Cooperative test.** Photograph of the experimental set-up. In a) we are at the start of the test. In b) the tested pair successfully moved the platform to the other side of the Plexiglas partition.

Appendix 1

- **Table 1. Results of Wilcoxon tests exploring the difference in neophobia between males and females on individual problem-solving tests.**
- **Table 2. Distribution of individual problem-solving times, before removing the latency time before first physical contact with the device.**
- **Table 3. Distribution of individual problem-solving times, after removing the latency time before first physical contact with the device.**

Appendix 2

- **Table 4. Distribution of average individual problem-solving times, by sex.** Latency times prior to individuals' first contact with the experimental device have been removed from the resolution times.
- **Table 5. Distribution of resolution times on the string test, by sex.** The latency times before the individuals' first contact with the experimental device have been removed from the resolution times.
- **Table 6. Distribution of resolution times for the bar test, by sex.** The latency times before the individuals' first contact with the experimental device have been removed from the resolution times.

- **Table 7. Distribution of resolution times for the lid test, by sex.** The latency times before the first contact of the individuals with the experimental device have been removed from the resolution times.
- **Table 8. Results of Wilcoxon tests exploring the difference in performance between males and females on individual problem-solving tests.** For these tests, the latency times before the individuals' first contact with the experimental device were removed from the resolution times.

Appendix 3

- **Table 9. Results of pairwise correlation tests between individual problem-solving times.** For these correlations, the latency times before the individuals' first contact with the experimental device have been removed from the resolution times.

Appendix 4

- **Table 10. Results of Wilcoxon tests exploring the difference in performance between females in the "Social Pairs" treatment and those in the "Experimental Pairs" treatment on individual problem-solving tests.** For these tests, the latency times before the individuals' first contact with the experimental set-up were removed from the solving times.
- **Table 11. Results of Wilcoxon tests exploring the difference in performance between males in the "Social Pairs" treatment and those in the "Experimental Pairs" treatment on individual problem-solving tests.** For these tests, the latency times before the individuals' first contact with the experimental device were removed from the solving times.

Appendix 5

- **Table 12. Results of the partial correlation test exploring the relationship between problem solving time in the string test and cooperative problem solving time, controlling for the performance of the individual of the opposite sex.** For this test, the latency times before the first contact of the individuals with the experimental device were removed from the resolution times.
- **Table 13. Results of the partial correlation test exploring the relationship between problem solving time on the bar test and cooperative problem solving time, controlling for the performance of the individual of the opposite sex.** For this test, the latency times before the first contact of the individuals with the experimental device were removed from the resolution times.
- **Table 14. Result of the partial correlation test exploring the relationship between the problem solving time in the lid test and the cooperative problem solving time, controlling for the performance of the individual of the opposite sex.** For this test, the latency times before the first contact of the individuals with the experimental device were removed from the resolution times.

Liste des sigles et abréviations

°C : degré Celsius

% : pourcentages

cm : centimètres

ex. : exemple

h : heures

c.-à-d. / i.e. : c'est-à-dire (français) / that is to say (anglais)

p : p-value

s : secondes

Remerciements

Arrivée au terme de mon mémoire, je tiens à exprimer ma gratitude envers toutes les personnes ayant contribué de près ou de loin à sa rédaction. J'ai eu la chance d'être très bien entourée et d'apprécier chaque étape de ma maîtrise.

Tout d'abord, je souhaite remercier ma directrice de recherche, Frédérique Dubois. En m'engageant auprès d'elle il y a deux ans, je savais que je faisais le bon choix, mais je ne mesurais pas à quel point. Merci infiniment pour ton accompagnement, ta bienveillance et ton soutien indéfectible. Ta patience et tes conseils ont été des éléments cruciaux dans l'aboutissement de ce projet de recherche. Merci également de m'avoir fait confiance et de m'avoir soutenue financièrement tout au long de ma maîtrise.

Merci aux professeures Sandra Binning et Iulia Badescu, pour leurs précieux commentaires lors de la présentation de mon projet au comité-conseil et pour avoir accepté de faire partie du jury d'évaluation de ce mémoire. Merci également à Marie Barou Dagues pour son accueil et ses conseils lors de l'élaboration de mon projet, ainsi qu'à Noa Danthony pour les moments de qualité partagés dans l'animalerie et son soutien qui persiste malgré la distance qui nous sépare aujourd'hui.

Une pensée particulière à mes ami·es, sans qui je ne serais pas la même. Leur présence et leurs mots réconfortants m'ont permis d'avancer en confiance et de ne jamais me sentir seule. Merci à celles et ceux avec qui je partage mes activités d'impro, de chant, de natation synchronisée et de rugby, pour avoir été de réelles bouffées d'oxygène pendant les mois d'expériences où je me rendais à l'animalerie 7j/7 et pendant la rédaction.

Un grand merci à ma famille, pour avoir cru en moi et m'avoir soutenue chaque jour depuis mon départ de la France vers le Canada. Merci d'être qui vous êtes et de m'avoir donné les outils nécessaires pour affronter les épreuves. Un remerciement particulier pour mon grand-père, André, qui m'a transmis l'émerveillement et la curiosité de tout. Bientôt 99 ans et tu continues de m'inspirer chaque jour.

Enfin, merci à Hugo, ma nouvelle famille, pour le soutien quotidien, l'amour infailible et nos belles aventures à vélo ou en forêt, qui me rappellent pourquoi j'aime tant la biologie.

Chapitre 1

Introduction générale

La cognition animale

Les capacités cognitives désignent les processus neuronaux grâce auxquels les individus reçoivent, traitent, conservent et utilisent les informations provenant de leur environnement (Shettleworth, 2009). Elles concernent entre autres la mémoire, l'apprentissage (individuel ou social), ainsi que la prise de décision (Shettleworth, 2009). Elles influencent l'écologie et l'évolution des espèces à travers différents aspects tels que la migration, la dispersion, l'évitement des prédateurs, le choix du partenaire ou encore la recherche et le stockage de nourriture (Dukas, 1998). Les capacités cognitives diffèrent selon les espèces et les individus et leur permettent de maximiser leur aptitude. Par exemple, chez les oiseaux et les mammifères, les espèces avec de plus gros cerveaux par rapport à la taille du corps possèderaient de meilleures capacités d'apprentissage sociale et d'innovation, qui leur permettent de mieux s'adapter à un environnement nouveau (Sol et al., 2005 ; Sol et al., 2008 ; Reader & Laland, 2002). Un autre exemple : chez certaines espèces d'oiseaux étroitement liées, les capacités cognitives diffèrent de manière adaptative entre les espèces stockeuses (ex : mésanges noires) et les espèces non stockeuses de nourriture (ex : mésanges charbonnières), ces dernières ayant une moins bonne mémoire spatiale (Krebs et al., 1990). Dans le cadre de notre étude, nous avons décidé d'explorer les différences de capacités cognitives au sein d'une espèce spécifique, souvent mesurées en laboratoire grâce à des tests de mémoire, d'apprentissage ou de résolution de problème (Amy et al., 2012 ; White et al., 2017 ; Bousquet et al., 2015 ; Werdenich & Huber, 2006 ; Foerder et al., 2011 ; Taylor et al., 2010 ; Cussen, 2017) qui permettent d'évaluer les performances individuelles dans un environnement contrôlé.

Plusieurs études ont montré qu'il est possible d'observer des différences de capacités cognitives entre individus d'une même espèce, confrontés à la même situation (ex: Thornton & Samson, 2012 ; White et al., 2017 ; Vonk & Povinelli, 2011 ; Keagy et al., 2009). Par exemple, selon une étude publiée en 2011 ayant confronté des mésanges charbonnières sauvages à deux tâches de résolution de problème, les capacités de résolution varient d'un individu à l'autre et demeurent constantes au fil du temps (Cole et al., 2011). La cohérence des habiletés cognitives individuelles, tout comme celle des traits de personnalité (Kortet & Hedrick, 2007 ; Hedrick, 2000 ; Sih et al., 2004a ; Sih et al., 2004b ; Carere & Eens, 2005), permettrait d'expliquer au moins en partie l'hétérogénéité des comportements au sein même des populations. L'étude de la répétabilité des performances cognitives (c.-à-d. la mesure de la cohérence des performances cognitives à travers le temps et/ou les contextes) est un domaine émergent, dont les résultats sont encore trop limités pour établir des conclusions robustes. Néanmoins, les résultats d'une méta-analyse récente, suggèrent l'existence de différences individuelles constantes à travers le temps et les contextes chez les animaux non-humains (Cauchoix et al., 2018). D'un point de vue évolutif et écologique, les différences individuelles sont primordiales puisqu'elles fournissent à la sélection naturelle du matériel sur lequel agir et qu'elles permettent aux espèces de mieux s'adapter aux changements environnementaux (Darwin, 1876 ; Dingemanse & Réale, 2005 ; Adriaenssens & Johnsson, 2013 ; Bolnick et al., 2003). Par exemple, la présence d'individus plus innovateurs au sein d'une population pourrait permettre d'exploiter de nouvelles ressources ou bien d'envahir une nouvelle niche écologique (Amici et al., 2019). Cependant, ces individus, étant souvent plus explorateurs et plus audacieux (Amici et al., 2019), pourraient avoir une espérance de vie réduite dans

certains contextes, notamment lorsque la prise de risque augmente le taux de prédation (Hulthén, 2014 ; Blake et al., 2018 ; Pruitt et al., 2012).

Plusieurs facteurs peuvent influencer les habiletés cognitives individuelles et leur mesure en laboratoire. De plus en plus d'études s'intéressent notamment à l'impact de la personnalité sur les capacités cognitives et supposent que ces deux éléments sont loin d'être indépendants. Par exemple, les individus les plus néophobes (c.-à-d. craignant davantage un objet, un lieu ou un aliment simplement parce qu'il est nouveau) auraient de moins bonnes capacités d'apprentissage et d'innovation (Tebbich et al., 2012 ; Webster & Lefebvre, 2001 ; Greenberg, 2003 ; Miller et al., 2022). Les preuves d'une covariation entre personnalité et capacités d'apprentissage ont également été trouvées dans une méta-analyse menée en 2018 (Dougherty & Guillette, 2018). Cependant, les résultats indiquent que la direction de cette relation est hautement variable selon les études et de futures recherches seront nécessaires pour mieux comprendre cette covariation (Dougherty & Guillette, 2018). D'autres paramètres tels que l'âge (Kendal et al., 2005), le sexe (Thornton & Samson, 2012), l'expérience passée (van Horik et al., 2018) ou encore le niveau de motivation (Madden & Van Horik, 2016) peuvent aussi exercer une influence et doivent être contrôlés lorsque l'on mène une étude expérimentale sur la cognition animale.

La résolution de problème

La résolution de problème est un bon moyen d'étudier l'innovation et l'apprentissage opérant, une forme d'apprentissage associatif dans lequel les comportements qui produisent les résultats souhaités augmentent en fréquence tandis que ceux qui ne les

produisent pas diminuent en fréquence (Griffin et Guez, 2014). Elle est fréquemment utilisée pour mesurer les capacités cognitives des individus (Werdenich & Huber, 2006 ; Hopper et al., 2014 ; Griffin et al., 2014 ; Griffin & Diquelou, 2015 ; Foerder et al., 2011 ; Cole et al., 2011 ; Webster & Lefebvre, 2001 ; Griffin et Guez, 2014). Elle permet d'étudier les différences individuelles et leur répétabilité à travers le temps et les contextes (Cauchoix et al., 2018). La résolution de problème peut également être utilisée afin d'étudier les interactions entre individus. Chez de nombreuses espèces vivant en communauté, les individus sont amenés à multiplier les interactions entre eux et parfois à être confrontés à des problèmes qui requièrent la participation de plusieurs individus simultanément. Par exemple, on retrouve cela avec la chasse coopérative chez les chimpanzés (Boesch & Boesch, 1989 ; Packer & Ruttan, 1988) ou encore l'élevage coopératif chez certains oiseaux (Arnold & Owens, 1999). Dans un contexte de résolution de problème coopérative, des études sur différentes espèces d'oiseaux et de singes ont montré que les individus sont capables de mieux coopérer lorsque le niveau de tolérance est élevé avec leur partenaire de résolution (Melis et al., 2006 ; Massen et al., 2015 ; Seed et al., 2008 ; Kaigaishi et al., 2019 ; Péron et al., 2011). De ce fait, la résolution de problème semble être un bon outil pour mesurer l'interaction entre les capacités cognitives, le lien social et la coopération.

La coopération

La coopération peut être définie comme un comportement effectué par un individu, apportant un bénéfice à un autre individu (Stevens et al., 2005). Dans la nature, il est possible d'en observer différents types entre les individus appartenant à la même espèce

ou bien à des espèces différentes (Barker et al., 2017). Elle englobe plusieurs catégories de comportements telles que le mutualisme, la sélection de parentèle ou encore la réciprocité (Stevens et al., 2005). Par exemple, le mutualisme désigne des interactions réciproquement positives entre deux individus. Dans ce cas-ci, les deux coopérateurs obtiennent des bénéfices directs, qui peuvent être quantifiés en termes de fitness (Bronstein, 2009). L'apparition de la coopération peut être facilitée par différents facteurs tels que la répétition des interactions, qui va permettre la mise en place d'une réciprocité entre individus non apparentés. Dans ce cas, même si le coopérateur subit un coût à court terme, il pourra être compensé par le bénéfice d'obtenir une coopération à long terme avec un partenaire (Stevens et al., 2005 ; Shettleworth, 2009). Certaines capacités cognitives sont également nécessaires pour que la coopération puisse être maintenue au sein d'une population. Par exemple, c'est le cas de la reconnaissance spécifique des individus. Cette dernière désigne la capacité d'un individu à distinguer les membres de son espèce de ceux d'une autre espèce, ainsi que celle de catégoriser les individus comme progénitures, partenaires, rivaux, voisins etc. (Yorzinski, 2017). Elle implique un individu émetteur d'un signal (ex : acoustique, visuelle, chimique) et un individu récepteur, capable d'identifier l'émetteur et de présenter une réponse comportementale sur la base des informations qu'il aura perçues (Yorzinski, 2017). La reconnaissance des individus va permettre à la fois l'évolution de la coopération entre individus génétiquement proches et la mise en place d'une relation de réciprocité entre individus non apparentés (Stevens et al., 2005). Aussi, l'établissement de la coopération nécessite que les individus soient capables de mémoriser les interactions précédentes afin de pouvoir choisir de coopérer ou non avec leurs congénères pour maximiser leur bénéfice à long terme (Stevens et al., 2005). De nombreuses études portées

sur la coopération ont su montrer que les animaux ne coopèrent pas de façon indiscriminée avec tous leurs congénères. Par exemple, chez les chimpanzés, les individus vont être plus ou moins enclin à s'engager dans une action collective coûteuse selon le nombre et l'identité des individus déjà engagés dans l'action. Ils vont davantage coopérer avec les individus auxquels ils sont apparentés ou bien ceux avec qui ils partagent un lien social plus fort (Samuni et al., 2021).

Pour manipuler expérimentalement le lien social entre individus, les espèces d'oiseaux monogames semblent être de bons candidats. Chez de nombreuses espèces d'oiseaux et plus particulièrement chez les espèces nidicoles, où les petits naissent sans plumes et aveugles (Nalepa et al., 2008), la période d'incubation des œufs, l'approvisionnement en nourriture et la protection des deux parents est nécessaire à la survie des oisillons (DuRant et al., 2013 ; Gardner & Smiseth, 2011). Chez une grande majorité d'espèces, ce contexte particulier autour de la période de reproduction a engendré l'émergence de soins biparentaux, soit l'investissement égal des deux parents dans le développement des petits (Wesolowski, 1994 ; Cockburn, 2006). Dans ce cadre-ci l'investissement et la coordination des deux parents constituent une sorte de coopération mutualiste puisque les deux individus peuvent retirer un bénéfice direct en améliorant la survie de leur descendance. En plus des soins parentaux, chez de nombreuses espèces d'oiseaux, les partenaires de reproduction joignent leurs forces dans la création et la protection du nid, la recherche de nourriture ou encore les cris d'alarmes afin de se protéger des prédateurs (Black, 1996). Ces différentes constatations semblent en faire des modèles idéaux dans l'étude de la coopération (Black, 1996). Dans notre étude, ceci nous permettra de comparer la performance de résolution de problème coopérative entre des couples sociaux, ayant créé de forts liens sociaux, et des

couples expérimentaux, ne s'étant jamais rencontrés avant le test de résolution de problème coopérative.

Objectifs et hypothèses de travail

Dans la présente étude, nous avons choisi d'utiliser le diamant mandarin comme espèce modèle et la résolution de problème en laboratoire comme outil de mesure des capacités cognitives et de la coopération. Le diamant mandarin est un oiseau granivore occupant la majorité du territoire australien. Du fait de sa robustesse et de son maintien facile en captivité, il est l'un des oiseaux de cage les plus populaires à travers le monde (Zann, 1996). Il est un sujet de choix dans le milieu de la recherche en laboratoire et sur le terrain, et ce dans un large panel de disciplines associées à la biologie (Zann, 1996). Il existe déjà de nombreuses études s'étant intéressées à différents aspects tels que leur physiologie (Brzęk et al., 2010 ; Ewenson et al., 2001), leurs traits de personnalité et/ou leurs interactions sociales (St. Lawrence et al., 2021 ; St-Pierre et al., 2009 ; Chia & Dubois, 2017 ; McCowan et al., 2015 ; Belthoff & Gauthreaux, 1991) ainsi que leur performance de résolution de problème individuelle (Schmelz et al., 2015 ; Barrett, 2022). Cette variété de connaissances en fait une espèce modèle de choix puisqu'elle permet à notre étude, ainsi qu'à celles qui seront menées après nous, de s'appuyer sur la littérature pour contextualiser les nouveaux résultats et en avoir une meilleure interprétation. Dans le cadre de notre projet de recherche, nous avons pu nous appuyer sur de précédentes études pour choisir la résolution de problème comme outil de mesure des capacités cognitives, puisque nous savions que les diamants mandarins étaient capables de résoudre spontanément différents problèmes de

complexité variable. De plus, la littérature nous a permis de nous appuyer sur des modèles préexistants pour la construction de nos dispositifs expérimentaux (Schmelz et al., 2015 ; Barrett, 2022).

Pour la première partie de notre étude, nous avons décidé de confronter les diamants mandarins à trois tâches de résolution de problème individuelle : test de la ficelle, test de la barre et test du couvercle. Nous avons choisi de nous intéresser à l'impact du sexe sur la résolution de problème individuelle ainsi que sur la répétabilité des performances. En milieu naturel, les mâles et les femelles diamants mandarins se partagent la recherche de nourriture, la construction des nids et les soins parentaux (Zann, 1996), ce qui ne semble pas propice à l'évolution et au maintien de différentes capacités cognitives entre les sexes (Lucon-Xiccato, 2022). Malgré le peu d'étude ayant abordé le sujet, les diamants mandarins ne semblent pas présenter de différence significative dans leur niveau d'exploration en contexte de recherche de nourriture (Schuett & Dall, 2009) ni dans leurs performances d'apprentissage (Lambert et al., 2022). Ainsi, comme cela a déjà été observé chez de nombreuses espèces d'oiseaux (Cauchard et al., 2013 ; Audet et al., 2018 ; Audet et al., 2016 ; Cole et al., 2011 ; Madden & Van Horik, 2016 ; Griffin & Diquelou, 2015 ; Kozlovsky et al., 2015 ; Papp et al., 2015), nous supposons qu'aucune différence de performance ne devrait être observée entre les mâles et les femelles. Cet aspect ayant souvent été mis de côté dans les études portant sur la performance de résolution de problème du diamant mandarin, soit en n'analysant pas cette potentielle différence dans les résultats (Schmelz et al., 2015 ; Howell et al., 2019 ; Barrett et al., 2022) soit en ne testant que des mâles (Templeton et al., 2014 ; Chantal et al., 2016 ; Howell et al., 2020), nous pensons pouvoir apporter des connaissances pertinentes sur cette espèce modèle. Nous

pensons également pouvoir fournir du matériel intéressant pour l'avancée des recherches sur la répétabilité des habiletés cognitives chez les animaux non-humains. Nous souhaitons tester l'hypothèse de la répétabilité contextuelle, supposant que les performances de résolution de problème individuelle sont cohérentes dans le temps lorsque mesurées par des dispositifs explorant le même processus cognitif (Cauchoix et al., 2018). Pour cela, nous nous attendons à ce que les individus les plus performants sur le test de la ficelle soient également les plus performants sur le test de la barre, puisqu'un processus cognitif assez proche est mesuré : tirer sur une ficelle ou une barre pour accéder à de la nourriture.

Pour la seconde partie de notre étude, nous avons décidé de confronter les diamants mandarins à un test de résolution de problème coopérative selon deux traitements : avec leur partenaire social (couples sociaux) ou avec un partenaire inconnu (couples expérimentaux). À notre connaissance, des dispositifs de résolution de problème ont déjà été utilisés pour étudier les capacités cognitives et de coopération chez plusieurs espèces (grands corbeaux : Massen et al., 2015 ; corbeaux freux : Seed et al., 2008 ; chimpanzés : Melis et al., 2006 ; hyènes tachetées : Drea & Carter, 2009 ; chiens : Ostojić & Clayton, 2014) mais jamais chez le diamant mandarin. Nous pensons que cette espèce modèle est pourtant le candidat idéal pour étudier la coopération en contexte de résolution de problème. À l'état sauvage, les diamants mandarins vivent dans des colonies, dont la taille peut varier d'une quinzaine à une centaine d'individus (Zann, 1996). Les mâles et femelles s'apparient rapidement, en période de reproduction ou non, pour former des couples monogames, aussi appelés couples sociaux. Les diamants mandarins ont tout intérêt à choisir un partenaire de bonne qualité puisqu'ils forment des couples à long terme (Zann, 1996). Les femelles vont être davantage sélectives que les mâles et s'appuyer sur divers

traits morphologiques et comportementaux, tels que la couleur du bec et la diversité de chant, pour choisir leur partenaire (Price & Burley, 1994 ; Collins et al., 1994 ; Zann, 1996). Néanmoins, les mâles comme les femelles pourront s'apparier avec des partenaires de moins bonne qualité si le nombre de partenaires disponibles dans la colonie est faible (Zann, 1996). En raison de leur nature opportuniste en matière de reproduction, il est possible de former expérimentalement un couple social en captivité. Le lien entre nouveaux partenaires se concrétise dans les quelques jours suivant la première rencontre, avec des comportements caractéristiques qui se manifestent principalement entre les partenaires de reproduction : toilettage, non-agressivité, regroupement (Silcox & Evans, 1982 ; Desjardins & Dubois, 2015 ; St-Pierre et al., 2009 ; Zann, 1996).

Une fois formés, les couples de diamants mandarins construisent, partagent et défendent leur nid de repos régulier puis leur nid de reproduction. Les deux partenaires se partagent aussi l'incubation, la couvaison ainsi que le toilettage des jeunes (Zann, 1996). Ils sont, la majorité du temps, inséparables et ce quelle que soit la période de l'année. Ils forment des couples stables dans le temps, qui ne sont changés que si l'un des deux membres disparaît de la colonie (Zann, 1996) et peuvent faire preuve de synchronisation et de coordination comportementale (Mariette & Griffith, 2012 et Mariette & Griffith, 2015 ; Zann, 1996). L'établissement de liens sociaux durables chez les couples de diamants mandarins semble propice à l'évolution et au maintien de la coopération. De plus, ces oiseaux sont capables d'ajuster leur comportement et leur prise de décisions selon le partenaire auquel ils sont confrontés ainsi que leur expérience passée (St-Pierre et al., 2009). Pour notre projet de recherche, nous avons choisi un test de résolution de problème coopérative dans lequel les individus sont en mesure d'identifier leur partenaire de test et la résolution nécessite la

synchronisation et/ou l'alternance des individus sur une action donnée (tirage de ficelle) pour récupérer de la nourriture. Nous pensons que ce test est adapté aux diamants mandarins puisque ces derniers sont capables de résoudre des tests de résolution de problème de complexité variable (Barrett et al., 2022 ; Schmelz et al., 2015) et que, dans la nature, ils peuvent faire preuve de coopération en contexte de recherche de nourriture, en s'alternant pour arracher les têtes de graines et picorer ensemble sur le sol (Zann, 1996). Dans le cadre de notre étude, étant donné le lien établi entre les couples sociaux et le fait que ces oiseaux ne coopèrent pas de façon indiscriminée avec tous leurs congénères (St-Pierre et al., 2009), nous pensons que les couples sociaux auront une meilleure performance que les couples expérimentaux grâce à leur capacité de coordination.

Chapitre 2

Predictors of performance

in a cooperative problem-solving task

Predictors of performance in a cooperative problem-solving task

Rim Bouchoucha & Frédérique Dubois

Department of Biological Sciences, Université de Montréal, Monreal Qc, Canada

Abstract

Problem solving is often used as a tool for measuring individual cognitive abilities in non-human animals. Despite the widespread use of zebra finches in behavioral ecology research, the impact of sex on problem-solving performance and the repeatability of performance have often been overlooked and, to our knowledge, no studies have investigated their performance in cooperative problem-solving contexts. In our study, we decided to address these different aspects by testing male and female zebra finches in three individual problem-solving tests and one cooperative problem-solving test. For the latter, we separated the individuals into two groups: social pairs and experimental pairs, to manipulate the social bond between individuals. While we expected sex to have no impact on solving performance, our results revealed that, on average, males were faster at solving individual problem-solving tests. We believe that this difference could be attributable to a higher level of persistence in males and/or the impact of sexual selection on cognitive performance, and that these aspects should be explored in future studies. Secondly, in line with our expectations, our results provided support for the contextual repeatability hypothesis, in which resolution performance is consistent across trials requiring the same

cognitive process. Finally, we expected social pairs to perform better than experimental pairs on the cooperative problem-solving test, since we believed them to be more capable of synchronisation and behavioral coordination. However, we found results suggesting the opposite, and the performance of the pair on the cooperative problem-solving task was mainly explained by the ability of each partner to solve a problem. Questions remain as to why the experimental pairs performed better than the social pairs. Could a difference in motivation be behind these results? Future studies are needed to shed light on this.

Introduction

Cognitive abilities refer to the neural processes by which individuals receive, process, store and use information from their environment (Shettleworth, 2009). They include memory, learning (individual and social) and decision-making (Shettleworth, 2009) and influence the ecology and evolution of species through aspects such as migration, dispersal, predator avoidance, mate choice and foraging (Dukas, 1998). It is possible to observe differences in cognitive abilities between individuals of the same species, faced with the same situation (ex: Cole et al., 2011 ; Thornton & Samson, 2012 ; White et al., 2017 ; Vonk & Povinelli, 2011 ; Keagy et al., 2009). The study of the repeatability of individual cognitive performance is an emerging field, the results of which are still too limited to establish robust conclusions. Nevertheless, the results of a recent meta-analysis suggest the existence of consistent individual differences over time and contexts in non-human animals (Cauchoix et al., 2018). From an evolutionary and ecological point of view, individual differences are primordial as they provide natural selection with material on which to act

individual differences are crucial, since they provide natural selection with material on which to act and enable species to better adapt to environmental change (Darwin, 1876; Dingemanse & Réale, 2005; Adriaenssens & Johnsson, 2013; Bolnick et al., 2003).

Cognitive abilities at both individual and species level also play a role in social interactions and in the establishment of cooperation. For example, individual recognition, (i.e. an individual's ability to discriminate between members of its own species) enables both the recognition of relatives and thus the evolution of cooperation between genetically close individuals, and the establishment of a reciprocal relationship (Stevens et al., 2005). Establishing cooperation also requires individuals to be able to remember previous interactions, in order to determine how to act in future interactions and decide whether to cooperate with their conspecifics to maximize their long-term benefits (Stevens et al., 2005). Numerous studies on cooperation have shown that non-human animals do not cooperate indiscriminately with all their conspecifics. In chimpanzees, for example, individuals will be inclined to engage in costly collective actions, depending on the number and identity of the individuals already involved. They are more likely to cooperate with individuals to whom they are related or with whom they share a stronger social bond (Samuni et al., 2021).

One of the tools for exploring both the cognitive abilities of individuals and the social ties that bind them is problem-solving. It enables the study of innovation and operant learning, a form of associative learning in which behaviors that produce desired outcomes increase in frequency while those that do not, decrease in frequency (Griffin & Guez, 2014). It is frequently used to measure individuals' cognitive abilities (Werdenich & Huber, 2006; Hopper et al., 2014; Griffin et al., 2014; Griffin & Diquelou, 2015; Foerder et al., 2011;

Cole et al., 2011; Webster & Lefebvre, 2001; Griffin & Guez, 2014). It also enables the study of individual differences and their repeatability over time and contexts (Cauchoix et al., 2018). When using this tool, several parameters need to be controlled such as the level of motivation (Madden & Van Horik, 2016) and the level of neophobia, which can negatively influence solving performance (Tebbich et al., 2012; Webster & Lefebvre, 2001; Greenberg, 2003; Miller et al., 2022). Problem-solving can also be used to study social ties between individuals of the same species. In the context of cooperative problem-solving, studies on different species of birds and monkeys have shown that individuals cooperate in different ways, depending on the partner they are paired with (Melis et al., 2006 ; Massen et al., 2015 ; Seed et al., 2008 ; Kaigaishi et al., 2019 ; Péron et al., 2011).

In our study we decided to challenge male and female zebra finches with three different individual problem-solving tasks (1. String Test, 2.Bar Test, 3.Lid Test) and one cooperative problem-solving task (Cooperative Test). We know that these birds can solve problem-solving tasks of varying complexity, and we were able to draw on pre-existing studies in developing our experimental setups (Schmelz et al., 2015; Barrett, 2022). We also know that in zebra finches, as in many monogamous bird species, pairs can demonstrate synchronization and behavioral coordination (Mariette & Griffith, 2012 and Mariette & Griffith, 2015) and establish lasting social bonds conducive to the evolution and maintenance of cooperation (Zann, 1996; St-Pierre et al., 2009).

Concerning individual cognitive abilities, we would like to address the influence of sex on solving performance since this aspect has often been left out of previously conducted studies (Schmelz et al., 2015; Howell et al., 2019; Barrett et al., 2022; Templeton et al., 2014; Chantal et al., 2016; Howell et al., 2020). In the wild, male and female zebra finches

share foraging, nest building and parental care (Zann, 1996), which doesn't seem to be conducive to the evolution and maintenance of different cognitive abilities between the sexes (Lucon-Xiccato, 2022). Despite the few studies that have addressed the subject, they do not seem to show any significant difference in their level of exploration in foraging contexts (Schuett & Dall, 2009), nor in their learning performance (Lambert et al., 2022). So, as has already been observed in many bird species (Cauchard et al., 2013; Audet et al., 2018; Audet et al., 2016; Cole et al., 2011; Madden & Van Horik, 2016; Griffin & Diquelou, 2015; Kozlovsky et al., 2015; Papp et al., 2015), we assume that no difference in performance should be observed between males and females. We would also like to contribute to the advancement of knowledge concerning the repeatability of individual cognitive performance and wish to test the contextual repeatability hypothesis, assuming that individual problem-solving performance is consistent across trials requiring the same cognitive process (Cauchoix et al., 2018). To this end, we expect individuals that perform best on the string test to also perform best on the bar test, since a similar cognitive process is being measured (i.e. pulling on a string or bar to access food).

Finally, in the second part of our study we would like to confront zebra finches with a cooperative problem-solving device since, to our knowledge, devices of this type have already been used to study cooperation in several species (great crows: Massen et al., 2015; rooks: Seed et al., 2008; chimpanzees: Melis et al., 2006; spotted hyenas: Drea & Carter, 2009; dogs: Ostojić & Clayton, 2014) but never in zebra finches. We would like to manipulate the social bond between tested individuals by separating individuals into two treatments (i.e. social pairs and experimental pairs), to understand the interaction between cognitive abilities, social bond, and cooperation. For this purpose, the social pairs will be

made up of a male and a female who have lived together for 7 days in a cage reserved for them, and the experimental pairs of a male and a female who have never met before the test. We expect the former to outperform the latter, since social pairs in this species form a strong social bond and can demonstrate synchronization and behavioral coordination (Mariette & Griffith, 2012 and Mariette & Griffith, 2015; Zann, 1996).

Methods

We used 33 unrelated adult zebra finches (16 males and 17 females) from a breeding farm. On arrival, the birds were separated and placed in same-sex cages. During a 14-day acclimatization period, their health was assessed by a veterinarian, they received antiparasitic treatment and were ringed. Their body condition was measured, and they were weighed at the beginning of each test week to monitor changes in their health. The birds were housed in three types of cages over the weeks (cage 1: 49*46*48cm; cage 2: 59*29*37cm; cage 3: 48*38*39cm). There were from 1 to 3 individuals in each cage, and none of them were acoustically or visually isolated from the rest of their group. In their housing cages, the zebra finches had continuous access to mixed seeds, millet, and cuttlefish bones, as well as pieces of fruit and vegetables around three times a week. They were subjected to a photoperiod of 14 hours during the day and 10 hours at night, with a temperature around 23°C.

Experiments

The birds were subjected to four problem-solving tests: three individual problem-solving tests (String Test, Bar Test and Lid Test) and one cooperative problem-solving test

(Cooperative Test). Individuals were first subjected to the individual problem-solving tests, in the same order (1. String Test, 2. Bar Test, 3. Lid Test), with a delay of 7 to 10 days between each test. For each test, the birds had a maximum of 3 one-hour trials to solve it, with a 24-hour delay between two consecutive trials. Before the start of each test, the birds were deprived of food for around 14 hours. In addition, to ensure that they were motivated to solve the problem, and that they were in good health, a small amount of effortlessly accessible food was placed near the birds at the start of each test day. The day before the test, the birds were transferred from their housing cage to their test cage (29*26*37cm) to reduce the level of neophobia. Each test cage was divided into two sections (housing section and test section) separated by a grid called a "cage divider".

Individual problem-solving tests

String test

For this test, we used a string approximately 25 cm long, with a piece of millet attached on one end. The end of the string with the piece of millet was placed in the *test section*, visible but inaccessible to the individual, and the other end was placed in the *housing section*, so that the string protruded about 10 cm on either side of the cage partition. To feed, the bird had to pull on the string, so the food passed between the bars of the cage divider and ended up in the same part of the cage as the bird. The test was considered complete when the subject fed.

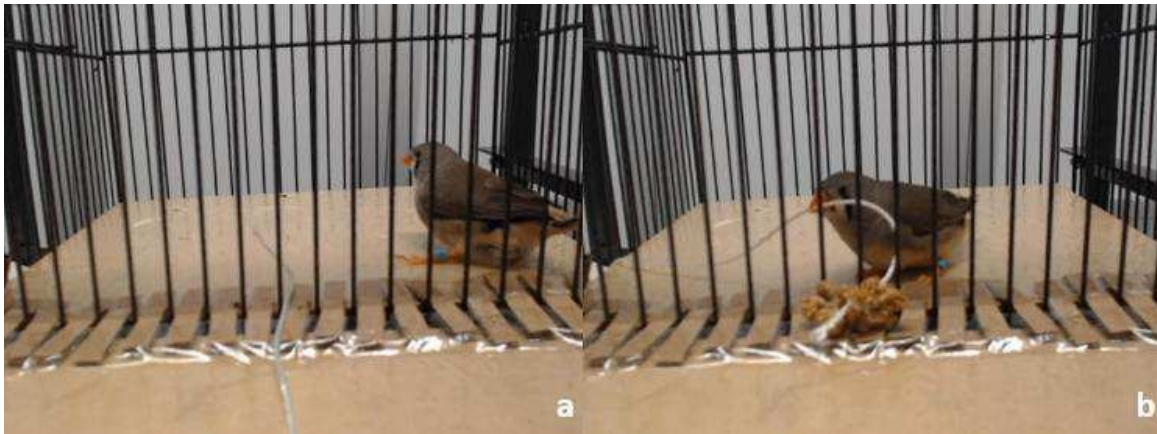


Figure 1: String test. Photograph of the experimental set-up. In a) we are at the beginning of the test. In b) the tested female grasped the string in her beak. By pulling on it, the string moves closer to the cage divider. The results of this test could not be considered for the first female tested (ring 4) due to a protocol problem which was subsequently rectified. She was not tested for the rest of the individual problem-solving tests.

Bar test

The device consisted of a transparent polycarbonate container (9*9*2.5 cm). On the two longer sides of the container, 7 holes were drilled to pass 7 aluminum bars covered with heat-shrink tubing. Each bar protrudes approximately 1.9 cm from each side of the container. The gaps between the bars were too small for the birds to feed directly in the container. At least one bar had to be removed for the test bird to feed. The container was filled with a mixture of seeds to a height of around 1 cm (figure 2), just before the start of the test. A cardboard platform (30*8*8cm) was placed under the container, allowing the device to be positioned high enough to facilitate contact with the birds. The test was considered complete when the individual fed.



Figure 2: Bar test. Photograph of the experimental set-up. In a) we are at the start of the test. In b) the male under test grasped one of the bars in his beak. By sliding it sideways, he clears a gap between the bars.

Lid test

The device consists of a transparent polycarbonate cylinder, 5.5 cm high and 4 cm in diameter, covered by a white cardboard lid (figure 3). Just before the start of the test, the cylinder was filled with a mixture of seeds (up to about 0.5 cm from the top of the cylinder). For the tested bird, the food was visible from the side of the container. To perch at the right height and reach the lid, the bird had two options: either an HDPE (high-density polyethylene) platform creating a 4.5 cm space around the cylinder, or a wooden perch (35 cm long) placed at the height of the lid. The test was considered complete when the test bird had turned the lid over with its beak or head and fed itself.



Figure 3: Lid test. Photograph of the experimental set-up. In a) we are at the start of the test. In b) the tested female grasped the lid in her beak and allowed access to the food.

The results of this test could not be considered for one male due to a suspected injury and for one female due to a problem with the experimental set-up.

Individual performance scores

Subjects were filmed throughout the tests using two webcams placed inside the test cages. We were able to follow the progress of two birds live at the same time, on a computer located in an adjacent room. At the start of a trial, we positioned the string (String Test) or moved the cage divider (Bar Test and Lid Test) to allow the bird access to the device. To control the neophobia factor, we measured the latency before the first physical contact with the device. The maximum score was 10 800 seconds if the individual failed to solve the test after 3 trials.

Pairs formation

After the individual resolution tests, we estimated the average performance of each bird (by subtracting the neophobia time) and then established a ranking, for males and females separately, from the best-performing subject (with the lowest average resolution time) to the worst-performing subject (with the highest average resolution time). We then formed

16 pairs. To ensure that the pairs were relatively similar in terms of combined performance, the first pair formed was made up of the best-performing male and the worst-performing female, the second was made up of the second best-performing male and the second worst-performing female, and so on.

Between the end of the individual problem-solving tests and the pairs formation, one female died. To keep 16 pairs tested, the female who had not been able to complete all the individual tests (see String Test description) was reused. She obtained the lowest score for pair formation.

The pairs were divided into two treatments: 8 "social pairs" and 8 "experimental pairs". For "social pairs", individuals had the same test partner as their social partner. For "experimental pairs", individuals were assigned a different social partner from their test partner, always of the opposite sex. Each individual (from both treatment groups) lived with its social partner in a cage designated for them for 7 days before being submitted to the cooperative test.

Cooperative problem-solving test

The test cage was divided lengthwise by a transparent Plexiglas partition to create an accessible part (30*27*48cm) and an inaccessible part (27*16*48cm) for the birds. The partition was positioned to leave a gap of around 1.5 cm between the glass and the cage floor (allowing the platform to pass through). The part of the cage accessible to the birds was also divided into two equal parts by a Plexiglas partition. In this way, each bird, once introduced into its part, could not have physical contact with its test partner.

Once the individuals had been introduced into the test cage and the webcam switched on, a platform (13.5*3.5*0.5cm) was placed in the part inaccessible to the birds to be parallel to the first Plexiglas partition, 10cm from the part accessible to the birds. It was placed, to be visible but inaccessible to the birds tested, on a base (18*4*0.5cm) serving as rails. Two pieces of string (22cm) already attached to each side of the platform were positioned so that their free ends were accessible to the birds. Each bird had access to one end of the string. Thanks to these strings and the space left under the glass dividing the cage lengthwise, the platform could be pulled to the side accessible to the birds. It was necessary for both ends of the string to be pulled at the same time or alternately so that the platform could be moved. Where the pieces of string were attached, pieces of millet were stuck using double-sided adhesive tape.



Figure 4: Cooperative test. Photograph of the experimental set-up. In a) we are at the start of the test. In b) the tested pair successfully moved the platform to the other side of the Plexiglas partition.

The results of one of the social pairs could not be considered in the cooperative test, as the male managed to pass several times through the small space under the Plexiglas partition.

Once the individuals were exposed to the experimental device, the latency time before the first physical contact with the device of the most neophobic partner (i.e. the second to

approach the device) was noted (to measure the level of neophobia). The birds were again given one hour from the time the device was installed to reach a resolution. As with the individual tests, birds had a maximum of 3 trials lasting one hour each to solve the problem, with a 24-hour delay between two consecutive trials. Results were recorded as resolution time and pass/fail outcomes. The test was considered resolved when the platform had travelled 5 cm (the moment at which the two birds fed could not be used as a resolution criterion, as there would have been very little variance in the results).

Statistical analysis

Given the distribution of our data, we decided to use non-parametric tests for all our analyses. To estimate the effect of neophobia on individual problem-solving times, we performed Spearman correlations analyses between latency times before the first physical contact with the device and problem-solving times for the three individual tests. We also used Wilcoxon tests to investigate the difference between males and females regarding the latency times before the first physical contact with the device for the three individual tests. Subsequently, we removed the latency before first physical contact with the device from the individual problem-solving times (i.e. corrected resolution time). We then used Wilcoxon tests to explore the difference between the corrected individual problem-solving times of females and males. Finally, we performed pairwise Spearman correlation tests between the corrected solving times of the different subjects, to determine whether individual performances were consistent between tests.

As above for individual tests, we used a Spearman correlation test between the latency before the first physical contact of the most neophobic partner and the resolution time of

the cooperative problem-solving test, to determine whether the performance of the pair was affected by the neophobia of the subjects. To explore the difference in performance between social and experimental pairs on the cooperative problem-solving test, a Fisher test was performed between the treatment ("social pairs" and "experimental pairs") and the performance ("pass" or "fail") of the pairs. Wilcoxon tests exploring the difference between females in social pairs and those in experimental pairs on corrected individual problem-solving times were carried out to check that individual performance was evenly distributed between the two treatments. The same was done for males. Finally, we used Spearman partial correlation analyses to assess the relationship between corrected individual female's problem-solving times and cooperative problem-solving times, controlling for the impact of individual male's performance. The same was done for the relationship between male's corrected individual problem-solving times and cooperative problem-solving times, controlling for the impact of female's individual performance.

Results

Individual problem-solving tests

84.37% of birds solved the string test (27 out of 32), 96.87% solved the bar test (31 out of 32) and 90.00% solved the lid test (27 out of 30). In the string test, 56.25% of individuals passed the test on the first trial (18 out of 32), 25% on the second trial (8 out of 32) and, 3.13% on the third trial (1 out of 32). For the bar test, 65.63% passed on the first trial (21 out of 32), 25% on the second (8 out of 32), and 6.25% on the third trial (2 out of 32).

Finally, in the lid test, 70% passed on the first trial (21 out of 30), and 20% on the second trial (6 out of 30).

Problem-solving time for the string test was marginally positively correlated with latency to first physical contact with the device (Spearman correlation test: $S = 3722.200$; $p = 0.076$; coefficient = 0.318), with the most neophobic individuals taking longer to solve the problem. The same trend was found for the bar test (Spearman correlation test: $S = 3834.400$; $p = 0.098$; coefficient = 0.297) but not for the lid test (Spearman correlation test: $S = 4202.400$; $p = 0.732$; coefficient = 0.065). Additionally, for the lid test, we found a marginally significant difference between the latency before first physical contact with the device of males and females (Wilcoxon test: $W = 158.000$; $p = 0.058$), with females exhibiting slightly longer latency times (females' median latency time: 14s and males' median latency time: 7s). No difference between the latency before first physical contact with the device of males and females was detected for the other two tests (see Appendix 1, Table 1). For the rest, we therefore estimated the ability of individuals to solve a problem as the time to resolution, from which we subtracted the latency time before the first contact.

Once corrected, the average individual problem-solving time was 3738s on the string test (median time: 2984s), 3046s on the bar test (median time: 2505s) and 2520s on the lid test (median time: 882s) (see Appendix 1, Table 3).

The average corrected resolution time of males on the three individual tests (median time: 2123s), was lower than that of females (median time: 3228s), with a marginally significant difference (Wilcoxon test: $W = 173.000$; $p = 0.094$) (see Appendix 2, Tables 4 and 8). This difference is mainly attributable to the performance of individuals in the bar test, for which we found a marginally significant difference between the corrected resolution times of

males and females (median time for males: 1548s, median time for females: 3291s, Wilcoxon test: $W = 176.000$; $p = 0.073$), while no difference between the performance of the two sexes was detected for the other two tests (see Appendix 2, Tables 5 to 8).

Individuals who solved the string test the fastest were generally the fastest to solve the bar test, as revealed by a positive correlation between corrected resolution times on these two tests (Spearman correlation test: $S = 3292.000$; $p = 0.025$). However, the other individual performance measures were not correlated with each other (see Appendix 3).

Finally, problem-solving times in the three individual tests were not significantly different between females assigned to the experimental treatment and those assigned to the social treatment (see Appendix 4, Table 10). We did not detect any difference in performances between the treatment for males either (see Appendix 4, Table 11).

Cooperative problem-solving test

The latency before the first physical contact with the device of the most neophobic individual in the pair had no influence on the pair's resolution time (Spearman correlation test: $S = 648.680$; $p = 0.573$; coefficient = -0.158). On the other hand, pair performance differed according to experimental treatment, since of the 8 experimental couples, 7 passed the cooperative problem-solving test (i.e. a success rate of 87.50%), whereas of the 7 social couples, only 3 passed the test (i.e. a success rate of 42.86%). However, this difference is only marginally significant (Fisher test: $p = 0.119$).

Pair resolution time is mainly explained by the individual performance of the female and the male in the string test. Indeed, when removing the effect of the male's performance in

the string test, we found a significant positive effect of the female's resolution time in the string test on the pair's resolution time in the cooperative test (Spearman's partial correlation test: $S = 4.909$; $p < 0.001$; coefficient = 0.829), with pair resolution times being shorter in pairs whose females passed the string test more quickly. Similarly, we found a significant positive effect of the male's resolution time in the string test on pair resolution time when we removed the effect of the female's performance in the string test (Spearman's partial correlation test: $S = 4.062$; $p = 0.002$; coefficient = 0.774).

To a lesser extent, pair performance was explained by the male's performance on the bar test when we removed the effect of the female's performance on the same test, with a marginally significant negative effect (Spearman's partial correlation test; $S = -1.900$; $p = 0.084$; coefficient = -0.496). Thus, pair resolution time tended to be shorter in pairs whose males performed less well (i.e. longer resolution time) in the bar test. Other partial correlation tests revealed no other significant effects of individual performance on cooperative problem-solving performance (see Appendix 5, Tables 13 and 14).

Discussion

Most zebra finches were able to solve all three individual problem-solving tasks spontaneously. We expected the string test (1st test) to be the easiest and the lid test (3rd test) the most difficult to solve (Schmelz et al., 2015). However, the average solving time decreased across all tests for both males and females. These results suggest that individuals' experience increased their solving efficiency when faced with a new individual problem-solving test (Cooke et al., 2021).

As we hypothesized, our results suggest that the most neophobic individuals take longer to solve a spontaneous problem-solving task. These results support the hypothesis that less neophobic individuals show better cognitive performance on problem-solving and learning tests (Seferta et al., 2001; Webster & Lefebvre, 2001; Greenberg, 2003; Bouchard et al., 2007; Overington et al., 2011). Although there is no consensus in the literature (Cole et al., 2011; Morand-Ferron & Quinn, 2011; Griffin et al., 2014; Griffin & Diquelou, 2015; Schmelz et al., 2015), we recommend controlling for neophobia when measuring spontaneous problem-solving performance. Furthermore, we found that the impact of neophobia decreased over the course of the tests, until the relationship between neophobia and performance had almost disappeared for the third individual test. These results could be due to individuals becoming accustomed to the manipulations, test cages and the experimenter. We also found that, for the lid test, females showed a slightly longer latency before approaching the experimental device. These results suggest that habituation did not act in the same way on both sexes. As already observed in the house sparrow, it could be that zebra finches' males habituate more quickly than females to a new stimulus (Ensminger & Westneat, 2012). According to some studies, this difference in habituation could be due to hormonal differences between individuals (Ensminger & Westneat, 2012; Tobler & Sandell, 2007). In the context of our study, we cannot draw any robust conclusions on the subject, but we believe that our results, like those of previous studies, should encourage researchers to take a greater interest in this topic.

We detected a marginally significant difference between the average resolution time of males on individual tests and that of females on the same tests. Contrary to our expectations and results from previous studies (great tit: Cole et al., 2011 and Cauchard et al., 2013;

noisy honeyeater and sad kingfisher: Griffin & Diquelou, 2015; house sparrow: Papp et al., 2015; Gambel's tit: Kozlovsky et al., 2015; pheasant: Madden & Van Horik, 2016; Barbados fox: Audet et al., 2016; Barbados cici verdinere and pèrenoir: Audet et al., 2018), our results suggest that zebra finch males were generally faster than females at solving a spontaneous problem-solving task. Consistent with our finding, a few other studies have found a difference in cognitive abilities between the sexes (non-human primates: Reader & Laland, 2001; meerkats: Thornton & Samson, 2012; spotted hyena: Benson-Amram et al., 2013), sometimes in a direction contrary to our results (great tit: Cauchard et al., 2017). In our study, this difference appears to be specifically attributable to the performance of individuals on the bar test. As already observed in other studies (Barrett et al., 2022; Griffin et al., 2014; Thornton & Samson, 2012; Chow et al., 2016), when running this test, we found that the level of obstinacy/persistence (assessed by the number of physical contacts with the device) played an important role on problem-solving performance. Whereas in the other individual tests only grasping the string or lid in the beak could lead to resolution, in the bar test a high number of movements on the device could generate a progressive sliding of the bars and facilitate resolution, explaining the very high percentage of success in this test. This implies that the higher the number of movements, the greater the chance of solving the problem quickly. In view of these findings, and although this has yet to be tested directly, we could speculate that the difference in performance could be due to a difference in persistence between the sexes.

Intersexual selection may also have generated differences in cognitive abilities between males and females, since in several monogamous bird species, including zebra finches, the cognitive abilities of individuals can be used as a selection criterion when choosing a mate

(Keagy et al., 2009; Chantal et al., 2016; Chen et al., 2019). In zebra finches, males with a better problem-solving performance tend to have higher pairing success, as females use foraging abilities as an indicator of male cognitive skills (Chantal et al., 2016). Females could benefit from their social partner's cognitive skills, as these skills would provide them and their offspring with access to better resources. For example, since problem-solving skills are associated with innovation and operant learning abilities, they could facilitate the exploitation of a new food source (Chantal et al., 2016). Females would also indirectly benefit from the heritability of cognitive abilities, since these could be passed on to their offspring (Croston et al., 2015). Females, generally investing more energy in reproduction (Bateman, 1948), should be more selective than males when it comes to choosing a mate, as has already been observed in pigeons (Burley, 1977). Thus, the difference in performance between the sexes could be due to better reproductive success associated with better resolution performance in males, as has been found in zebra finches and other bird species (Keagy et al., 2009; Chantal et al., 2016; Chen et al., 2019).

As we had assumed with the contextual repeatability hypothesis (Cauchoix et al., 2018), we found that individual performances were constant across the two solving tasks measuring similar cognitive abilities (i.e. pulling on a string and pulling on a bar). Our results showed that the individuals who performed best on the first task tended indeed to perform best on the second. Yet this was not the case when more distant cognitive abilities were compared (i.e. flipping a lid). These findings are in line with the results of a meta-analysis, carried out in 2018 on a wide range of taxa, which demonstrated the existence of low to moderate repeatability between the performances of the same individual on tasks assessing the same cognitive process (Cauchoix et al., 2018). These results suggest that

cognitive abilities, like personality traits (Sih et al., 2003; Cote & Clobert, 2006; Conrad et al., 2011), are unique to each individual and consistent over contexts.

In the cooperative problem-solving test, we found no relationship between the level of neophobia of the pair and its resolution performance. As with the lid test, we assume that these results are due to the individuals' habituation to the manipulations, test cages and the experimenter.

We found results contradicting our hypothesis that social pairs should perform better than experimental pairs on a cooperative problem-solving task, given the social bond they establish (Zann, 1996; St-Pierre et al., 2009). Although our results do not reveal a significant relationship between social bonding and cooperative problem-solving performance, they do suggest a trend towards experimental pairs outperforming social pairs. These results are surprising given that in this species, social pairs can demonstrate synchronization and behavioral coordination, when necessary (Mariette & Griffith, 2012 and Mariette & Griffith, 2015), calling into question the supposed development of a stronger social bond in the social partners in our study.

Yet, based on previous studies (Silcox & Evans, 1982; Desjardins & Dubois, 2015; St-Pierre et al., 2009; Zann, 1996), we had determined that 7 days of cohabitation would be sufficient to increase social bonding and coordination between individuals. A study conducted in 2009 had already shown that a shorter cohabitation period (2 days) would enable us to observe the establishment and maintenance of mutual cooperation in social pairs, which was not observed in experimental pairs (St-Pierre et al., 2009). Furthermore, in our experiments and in line with our predictions, behaviors such as grooming, non-aggression and regrouping (Silcox & Evans, 1982), were observed between all social

partners after only a few hours of cohabitation. Finally, even if the birds could have found a partner more in line with their criteria by choosing each other naturally, we know that, by their opportunistic nature, zebra finches are capable of forming a pair with an individual of lesser genetic quality, and that the bond created between the individuals will remain as long as both individuals are present in the colony (Zann, 1996; Silcox & Evans, 1982). Despite this, we can ask whether the results on the cooperative problem-solving test would have been different with social pairs that had a longer cohabitation, including a period of breeding and rearing nestlings prior to the test. In this scenario, social pairs would have had the opportunity to demonstrate coordination and behavioral synchronization in parental care (Mariette & Griffith, 2012 and Mariette & Griffith, 2015), which could influence their performance on the cooperative test. Given that the treatment effect was very slight, we can also consider another element that might explain these results: individual problem-solving performance.

Our results suggest that there is a very strong relationship between individuals' performance on the string test and their performance on the cooperative test. Indeed, females who performed better on one task generally performed better on the other, irrespective of the treatment (experimental versus social pairs). The same findings apply to male performance. Given that both tasks involve the same cognitive ability (pulling on a string) our results, once again, support the contextual repeatability hypothesis, demonstrating that individual performances are consistent over time when assessing the same cognitive process (Cauchoix et al., 2018). Also, we found a trend suggesting that the best-performing males on the bar test were the worst performers on the cooperative problem-solving test. This is in line with our hypothesis that males might have a higher

rate of obstinacy than females. While this characteristic could confer an advantage on the bar test, in the cooperative test, if one of the individuals pulled on its string much more frequently than its partner, this could lead to a blockage in the device. To solve the test, both pair members had to be able to alternate or synchronize their string pulling. A higher level of obstinacy in males could therefore have played a counterproductive role in this test. We believe that this hypothesis should be tested directly in future studies.

In all cases, our results suggest that individual performance explains most results in the cooperative problem-solving test. As has already been found in some corvid species (Seed et al., 2008; Massen et al., 2015) and monkeys (Petit et al., 1992; Chalmeau et al., 1997), the ability to solve a cooperative problem-solving task is not necessarily synonymous with a full understanding of the need for a partner to solve the problem. This may have prevented us from seeing the real impact of social bonding on pair performance. For future studies on zebra finches, it would be relevant to test individual's understanding of the test, before retesting pairs with different social bonding. We could, for example, confront them with the same device with and without a partner, so that individuals could potentially understand that the test cannot be solved alone.

So far, we've listed several avenues to explore in order to better understand why we didn't observe greater coordination in social pairs. However, we haven't yet discussed the most surprising aspect: the trend whereby experimental pairs seem to outperform social pairs. Even if social couples don't necessarily show a stronger social bond or greater coordination, why didn't we observe equivalent performance between the two treatments? We found little information in the literature to answer this question. Nevertheless, we can formulate a hypothesis that will need to be tested directly in future studies. Could it be that motivation

to solve the cooperative test was greater in the experimental couples? A study conducted in 2016 has already shown that the level of motivation is a crucial element to consider when measuring foraging abilities (Madden & Van Horik, 2016). We therefore hypothesize that in experimental pairs, males may have been more motivated to retrieve food in order to increase their chance of obtaining extra-pair copulation with the test partner. Indeed, although the experimental pairs also had social partners, with whom they had been cohabiting for a week in a housing cage, we know that in this species extra-pair copulations are common (Zann, 1996) and that foraging ability is a criterion of choice for females (Chantal et al., 2016). This could therefore have increased the males' motivation to solve the problem. Furthermore, given that social pairs can divide up the foraging task (Mariette & Griffith, 2015), could it be that in the experimental pairs, the absence of their social partner increased their motivation to access food? This could have led to an increase in motivation in both females and males of the experimental pairs. Future in-depth studies will be needed to test these new hypotheses directly.

References

- Adriaenssens, B., & Johnsson, J. I. (2013). Natural selection, plasticity and the emergence of a behavioural syndrome in the wild. *Ecology Letters*, *16*(1), 47-55.
<https://doi.org/10.1111/ele.12011>
- Audet, J.-N., Ducatez, S., & Lefebvre, L. (2016). The town bird and the country bird : Problem solving and immunocompetence vary with urbanization. *Behavioral Ecology*, *27*(2), 637-644. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv201>
- Audet, J.-N., Kayello, L., Ducatez, S., Perillo, S., Cauchard, L., Howard, J. T., O'Connell, L. A., Jarvis, E. D., & Lefebvre, L. (2018). Divergence in problem-solving skills is associated with differential expression of glutamate receptors in wild finches. *Science Advances*, *4*(3), eaao6369. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aao6369>
- Barrett, L. P., Marsh, J. L., Boogert, N. J., Templeton, C. N., & Benson-Amram, S. (2022). Links between personality traits and problem-solving performance in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Royal Society Open Science*, *9*(6), 212001.
<https://doi.org/10.1098/rsos.212001>
- Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, *2*(3), 349-368.
- Benson-Amram, S., Weldele, M. L., & Holekamp, K. E. (2013). A comparison of innovative problem-solving abilities between wild and captive spotted hyaenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour*, *85*(2), 349-356. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.11.003>
- 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.
<https://doi.org/10.1086/343878>
- Bouchard, J., Goodyer, W., & Lefebvre, L. (2007). Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal Cognition*, *10*(2), 259-266.
<https://doi.org/10.1007/s10071-006-0064-1>
- Burley, N. (1977). Parental investment, mate choice, and mate quality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *74*(8), 3476-3479. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.8.3476>

- Cauchard, L., Angers, B., Boogert, N. J., Lenarth, M., Bize, P., & Doligez, B. (2017). An Experimental Test of a Causal Link between Problem-Solving Performance and Reproductive Success in Wild Great Tits. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2017.00107>
- Cauchard, L., Boogert, N. J., Lefebvre, L., Dubois, F., & Doligez, B. (2013). Problem-solving performance is correlated with reproductive success in a wild bird population. *Animal Behaviour*, 85(1), 19-26. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.005>
- Cauchoix, M., Chow, P. K. Y., van Horik, J. O., Atance, C. M., Barbeau, E. J., Barragan-Jason, G., Bize, P., Boussard, A., Buechel, S. D., Cabirol, A., Cauchard, L., Claidière, N., Dalesman, S., Devaud, J. M., Didic, M., Doligez, B., Fagot, J., Fichtel, C., Henke-von der Malsburg, J., ... Morand-Ferron, J. (2018). The repeatability of cognitive performance : A meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1756), 20170281. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0281>
- Chalmeau, R., Visalberghi, E., & Gallo, A. (1997). Capuchin monkeys, *Cebus apella* fail to understand a cooperative task. *Animal Behaviour*, 54(5), 1215-1225. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0517>
- Chantal, V., Gibelli, J., & Dubois, F. (2016). Male foraging efficiency, but not male problem-solving performance, influences female mating preferences in zebra finches. *PeerJ*, 4, e2409. <https://doi.org/10.7717/peerj.2409>
- Chen, J., Zou, Y., Sun, Y.-H., & ten Cate, C. (2019). Problem-solving males become more attractive to female budgerigars. *Science*, 363(6423), 166-167. <https://doi.org/10.1126/science.aau8181>
- Chow, P. K. Y., Lea, S. E. G., & Leaver, L. A. (2016). How practice makes perfect : The role of persistence, flexibility and learning in problem-solving efficiency. *Animal Behaviour*, 112, 273-283. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.11.014>
- Cole, E. F., Cram, D. L., & Quinn, J. L. (2011). Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Animal Behaviour*, 81(2), 491-498. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.11.025>
- Conrad, J. L., Weinersmith, K. L., Brodin, T., Saltz, J. B., & Sih, A. (2011). Behavioural syndromes in fishes : A review with implications for ecology and fisheries management.

Journal of Fish Biology, 78(2), 395-435. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x>

Cooke, A. C., Davidson, G. L., van Oers, K., & Quinn, J. L. (2021). Motivation, accuracy and positive feedback through experience explain innovative problem solving and its repeatability. *Animal Behaviour*, 174, 249-261.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.01.024>

Cote, J., & Clobert, J. (2006). Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 383-390.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3734>

Croston, R., Branch, C. L., Kozlovsky, D. Y., Dukas, R., & Pravosudov, V. V. (2015). Heritability and the evolution of cognitive traits. *Behavioral Ecology*, 26(6), 1447-1459.

<https://doi.org/10.1093/beheco/arv088>

Darwin, C. (1876). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection; Or, The Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray.

Desjardins, M.-C., & Dubois, F. (2015). The hawk-dove game played between mating partners : Theoretical predictions and experimental results. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(4), 563-570. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1867-8>

Dingemanse, N. J., & Réale, D. (2005). Natural selection and animal personality. *Behaviour*, 142(9-10), 1159-1184.

Dukas, R. (1998). *Cognitive Ecology : The Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*. University of Chicago Press.

Drea, C. M., & Carter, A. N. (2009). Cooperative problem solving in a social carnivore. *Animal Behaviour*, 78(4), 967-977. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.030>

Ensminger, A. L., & Westneat, D. F. (2012). Individual and Sex Differences in Habituation and Neophobia in House Sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology*, 118(11), 1085-1095.

<https://doi.org/10.1111/eth.12009>

- Foerder, P., Galloway, M., Barthel, T., Iii, D. E. M., & Reiss, D. (2011). Insightful Problem Solving in an Asian Elephant. *PLOS ONE*, 6(8), e23251. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023251>
- Greenberg, R. S. (2003). The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. *Animal innovation*.
- Griffin, A. S., & Diquelou, M. C. (2015). Innovative problem solving in birds : A cross-species comparison of two highly successful passerines. *Animal Behaviour*, 100, 84-94. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.11.012>
- Griffin, A. S., Diquelou, M., & Perea, M. (2014). Innovative problem solving in birds : A key role of motor diversity. *Animal Behaviour*, 92, 221-227. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.04.009>
- Griffin, A. S., & Guez, D. (2014). Innovation and problem solving : A review of common mechanisms. *Behavioural Processes*, 109, 121-134. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.027>
- Hopper, L. M., Price, S. A., Freeman, H. D., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Kendal, R. L. (2014). Influence of personality, age, sex, and estrous state on chimpanzee problem-solving success. *Animal Cognition*, 17(4), 835-847. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0715-y>
- Howell, C., Anderson, R., & Derryberry, E. P. (2019). Female cognitive performance and mass are correlated with different aspects of mate choice in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Animal Cognition*, 22(6), 1085-1094. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01299-6>
- Howell, C., Anderson, R., & Derryberry, E. P. (2020). Female zebra finches prefer the songs of males who quickly solve a novel foraging task to the songs of males unable to solve the task. *Ecology and Evolution*, 10(18), 10281-10291. <https://doi.org/10.1002/ece3.6690>
- Kaigaishi, Y., Nakamichi, M., & Yamada, K. (2019). High but not low tolerance populations of Japanese macaques solve a novel cooperative task. *Primates*, 60(5), 421-430. <https://doi.org/10.1007/s10329-019-00742-z>
- Keagy, J., Savard, J.-F., & Borgia, G. (2009). Male satin bowerbird problem-solving ability predicts mating success. *Animal Behaviour*, 78(4), 809-817. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.011>

- Kozlovsky, D. Y., Branch, C. L., & Pravosudov, V. V. (2015). Problem-solving ability and response to novelty in mountain chickadees (*Poecile gambeli*) from different elevations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(4), 635-643. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1874-4>
- Lambert, C. T., Balasubramanian, G., Camacho-Alpizar, A., & Guillette, L. M. (2022). Do sex differences in construction behavior relate to differences in physical cognitive abilities? *Animal Cognition*, 25(3), 605-615. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01577-2>
- Lucon-Xiccato, T. (2022). The contribution of executive functions to sex differences in animal cognition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 138, 104705. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104705>
- Madden, J. R., & Van Horik, J. O. (2016). *A problem with problem solving : Motivational traits, but not cognition, predict success on novel operant foraging tasks.* <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.006>
- Mariette, M. M., & Griffith, S. C. (2012). Nest visit synchrony is high and correlates with reproductive success in the wild Zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology*, 43(2), 131-140. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2012.05555.x>
- Mariette, M. M., & Griffith, S. C. (2015). The Adaptive Significance of Provisioning and Foraging Coordination between Breeding Partners. *The American Naturalist*, 185(2), 270-280. <https://doi.org/10.1086/679441>
- Massen, J. J. M., Ritter, C., & Bugnyar, T. (2015). Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Scientific Reports*, 5(1), 15021. <https://doi.org/10.1038/srep15021>
- Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006). Engineering cooperation in chimpanzees : Tolerance constraints on cooperation. *Animal Behaviour*, 72(2), 275-286. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.09.018>
- Miller, R., Garcia-Pelegrin, E., & Danby, E. (2022). Neophobia and innovation in Critically Endangered Bali myna, *Leucopsar rothschildi*. *Royal Society Open Science*, 9(7), 211781. <https://doi.org/10.1098/rsos.211781>

- Morand-Ferron, J., & Quinn, J. L. (2011). Larger groups of passerines are more efficient problem solvers in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(38), 15898-15903. <https://doi.org/10.1073/pnas.1111560108>
- Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2014). Behavioural coordination of dogs in a cooperative problem-solving task with a conspecific and a human partner. *Animal Cognition*, *17*(2), 445-459. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0676-1>
- Overington, S. E., Morand-Ferron, J., Boogert, N. J., & Lefebvre, L. (2009). Technical innovations drive the relationship between innovativeness and residual brain size in birds. *Animal Behaviour*, *78*(4), 1001-1010. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.033>
- Papp, S., Vincze, E., Preiszner, B., Liker, A., & Bókony, V. (2015). A comparison of problem-solving success between urban and rural house sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*(3), 471-480. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1859-8>
- Péron, F., Rat-Fischer, L., Lalot, M., Nagle, L., & Bovet, D. (2011). Cooperative problem solving in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal Cognition*, *14*(4), 545-553. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0389-2>
- Petit, O., Desportes, C., & Thierry, B. (1992). Differential Probability of “Coproduction” in Two Species of Macaque (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*). *Ethology*, *90*(2), 107-120. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1992.tb00825.x>
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2001). Primate Innovation : Sex, Age and Social Rank Differences. *International Journal of Primatology*, *22*(5), 787-805. <https://doi.org/10.1023/A:1012069500899>
- Samuni, L., Crockford, C., & Wittig, R. M. (2021). Group-level cooperation in chimpanzees is shaped by strong social ties. *Nature Communications*, *12*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20709-9>
- Schmelz, M., Krüger, O., Call, J., & Krause, E. T. (2015). A comparison of spontaneous problem-solving abilities in three estrildid finch (*Taeniopygia guttata*, *Lonchura striata* var. *Domestica*, *Stagonopleura guttata*) species. *Journal of Comparative Psychology*, *129*(4), 356-365. <https://doi.org/10.1037/a0039646>

- Schuett, W., & Dall, S. R. X. (2009). Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 77(5), 1041-1050.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.024>
- Seed, A. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2008). Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1641), 1421-1429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0111>
- Seferta, A., Guay, P.-J., Marzinotto, E., & Lefebvre, L. (2001). Learning Differences between Feral Pigeons and Zenaida Doves : The Role of Neophobia and Human Proximity. *Ethology*, 107(4), 281-293. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00658.x>
- Shettleworth, S. J. (2009). *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford University Press.
- St-Pierre, A., Larose, K., & Dubois, F. (2009). Long-term social bonds promote cooperation in the iterated Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1676), 4223-4228. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1156>
- 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. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2025>
- Silcox, A. P., & Evans, S. M. (1982). Factors affecting the formation and maintenance of pair bonds in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 30(4), 1237-1243.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80216-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80216-9)
- Stevens, J. R., Cushman, F. A., & Hauser, M. D. (2005). Evolving the Psychological Mechanisms for Cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 499-518. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.113004.083814>
- Tebbich, S., Stankewitz, S., & Teschke, I. (2012). The Relationship Between Foraging, Learning Abilities and Neophobia in Two Species of Darwin's Finches. *Ethology*, 118(2), 135-146. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.02001.x>
- Templeton, C. N., Laland, K. N., & Boogert, N. J. (2014). Does song complexity correlate with problem-solving performance in flocks of zebra finches? *Animal Behaviour*, 92, 63-71. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.03.019>
- Thornton, A., & Samson, J. (2012). Innovative problem solving in wild meerkats. *Animal Behaviour*, 83(6), 1459-1468. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.018>

- Tobler, M., & Sandell, M. I. (2007). Yolk testosterone modulates persistence of neophobic responses in adult zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Hormones and Behavior*, 52(5), 640-645. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.07.016>
- Vonk, J., & Povinelli, D. (2011). Individual Differences in Long-term Cognitive Testing in a Group of Captive Chimpanzees. *International Journal of Comparative Psychology*, 24(1). <https://doi.org/10.46867/ijcp.2011.24.01.01>
- Webster, S. J., & Lefebvre, L. (2001). Problem solving and neophobia in a columbiform–passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour*, 62(1), 23-32. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1725>
- Werdenich, D., & Huber, L. (2006). A case of quick problem solving in birds : String pulling in keas, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour*, 71(4), 855-863. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.06.018>
- White, S. L., Wagner, T., Gowan, C., & Braithwaite, V. A. (2017). Can personality predict individual differences in brook trout spatial learning ability? *Behavioural Processes*, 141, 220-228. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.08.009>
- Zann, R. A. (1996). *The zebra finch : A synthesis of field and laboratory studies*. Oxford University Press.

Appendices

Appendix 1: Individual problem-solving time, before and after removing the latency time before the first physical contact with the device and results of Wilcoxon tests exploring the difference in neophobia between males and females.

Table 1. Results of Wilcoxon tests exploring the difference in neophobia between males and females on individual problem-solving tests.

Tests	Statistical values	P-value	Effect size
String	110.000	0.509	0.120
Bar	162.000	0.196	0.232
Lid	158.000	0.058	0.351

Table 2. Distribution of individual problem-solving times, before removing the latency time before first physical contact with the device.

Tests	Number of individuals tested	Average time (s)	Median time (s)	Standard deviation (s)	Interquartile range (s)	Success percentage (%)
String	32	4116	3318	3685	4104	84.37
Bar	32	3229	2508	3048	4143	96.87
Lid	30	2553	891	3370	3420	90.00

Table 3. Distribution of individual problem-solving times, after removing the latency time before first physical contact with the device.

Tests	Number of individuals tested	Average time (s)	Median time (s)	Standard deviation (s)	Interquartile range (s)	Success percentage (%)
String	32	3738	2984	3468	3103	84.37
Bar	32	3046	2505	2900	3831	96.87
Lid	30	2520	882	3351	3376	90.00

Appendix 2: Individual problem-solving time according to the sex of individuals and results of Wilcoxon tests exploring the difference in performance between males and females.

Table 4. Distribution of average individual problem-solving times, by sex. Latency times prior to individuals' first contact with the experimental device have been removed from the resolution times.

Sexes	Number of individuals tested	Average time (s)	Median time (s)	Standard deviaton (s)	Interquartile range (s)
Females	16	3731	3228	2645	3351
Males	16	2397	2123	1887	1653

Table 5. Distribution of resolution times on the string test, by sex. The latency times before the individuals' first contact with the experimental device have been removed from the resolution times.

Sexes	Number of individuals tested	Average time (s)	Median time (s)	Standard deviaton (s)	Interquartile range (s)	Success percentage (%)
Females	16	4284	2500	4068	6471	75.00
Males	16	3192	3379	2770	2491	96.75

Table 6. Distribution of resolution times for the bar test, by sex. The latency times before the individuals' first contact with the experimental device have been removed from the resolution times.

Sexes	Number of individuals tested	Average time (s)	Median time (s)	Standard deviaton (s)	Interquartile range (s)	Success percentage (%)
Females	16	3868	3291	3364	5508	93.75
Males	16	2224	1548	2151	2852	100.00

Table 7. Distribution of resolution times for the lid test, by sex. The latency times before the first contact of the individuals with the experimental device have been removed from the resolution times.

Sexes	Number of individuals tested	Average time (s)	Median time (s)	Standard deviaton (s)	Interquartile range (s)	Success percentage (%)
-------	------------------------------	------------------	-----------------	-----------------------	-------------------------	------------------------

Females	15	3214	1948	3666	4402	86.66
Males	15	1827	407	2966	1754	93.33

Table 8. Results of Wilcoxon tests exploring the difference in performance between males and females on individual problem-solving tests. For these tests, the latency times before the individuals' first contact with the experimental device were removed from the resolution times.

Tests	Statistical values	P-value	Effect size
Average performance	173.000	0.094	0.300
String	137.000	0.752	0.060
Bar	176.000	0.073	0.320
Lid	137.000	0.325	0.186

Appendix 3: Results of correlation tests between individual problem-solving times.

Table 9. Results of pairwise correlation tests between individual problem-solving times. For these correlations, the latency times before the individuals' first contact with the experimental device have been removed from the resolution times.

Tests	Method	S	P-value	Coefficient
String - Bar	Spearman	3292.000	0.025	0.397
String - Lid	Spearman	3300.000	0.155	0.266
Lid - Bar	Spearman	4166.000	0.700	0.073

Appendix 4: Results of Wilcoxon tests exploring the difference in individual performance between individuals in the “Social pairs” treatment and those in the “Experimental pairs” treatment.

Table 10. Results of Wilcoxon tests exploring the difference in performance between females in the "Social Pairs" treatment and those in the "Experimental Pairs" treatment on individual problem-

solving tests. For these tests, the latency times before the individuals' first contact with the experimental set-up were removed from the solving times.

Tests	Statistical values	P-value	Effect size
Average performance	27.000	0.805	0.085
String	28.000	0.710	0.120
Bar	15.000	0.259	0.324
Lid	28.000	0.366	0.277

Table 11. Results of Wilcoxon tests exploring the difference in performance between males in the "Social Pairs" treatment and those in the "Experimental Pairs" treatment on individual problem-solving tests. For these tests, the latency times before the individuals' first contact with the experimental device were removed from the solving times.

Tests	Statistical values	P-value	Effect size
Average performance	22.000	0.805	0.085
String	28.000	0.710	0.120
Bar	14.000	0.209	0.359
Lid	23.000	0.836	0.079

Appendix 5: Results of partial correlation tests between individual problem-solving times and cooperative problem-solving times according to the sex of individuals.

Table 12. Results of the partial correlation test exploring the relationship between problem solving time in the string test and cooperative problem solving time, controlling for the performance of the individual of the opposite sex. For this test, the latency times before the first contact of the individuals with the experimental device were removed from the resolution times.

Sexes	Method	Statistical values	P-value	Coefficient
Females	Spearman	4.909	< 0.001	0.829
Males	Spearman	4.062	0.002	0.775

Table 13. Results of the partial correlation test exploring the relationship between problem solving time on the bar test and cooperative problem solving time, controlling for the performance of the individual of the opposite sex. For this test, the latency times before the first contact of the individuals with the experimental device were removed from the resolution times.

Sexes	Method	Statistical values	P-value	Coefficient
Females	Spearman	-0.761	0.463	-0.224
Males	Spearman	-1.900	0.084	-0.496

Table 14. Result of the partial correlation test exploring the relationship between the problem solving time in the lid test and the cooperative problem solving time, controlling for the performance of the individual of the opposite sex. For this test, the latency times before the first contact of the individuals with the experimental device were removed from the resolution times.

Sexes	Method	Statistical values	P-value	Coefficient
Females	Spearman	-0.454	0.661	-0.149
Males	Spearman	-0.667	0.521	-0.217

Chapitre 3

Conclusions générales

Pendant la réalisation de ce mémoire nous nous sommes intéressées aux différents éléments pouvant influencer la performance de résolution de problème individuelle et coopérative chez le diamant mandarin. La majorité des individus ont été capables de résoudre spontanément les trois tâches de résolution de problème individuelle, en améliorant leur performance moyenne au fil des tests, suggérant que l'expérience des individus a amélioré leur efficacité de résolution (Cooke et al., 2021). Cette étude nous a permis de confirmer que le diamant mandarin est une bonne espèce modèle pour étudier la variabilité intraspécifique des capacités cognitives via l'utilisation de la résolution de problème en laboratoire. Nous pensons que nos dispositifs, inspirés par l'étude de Schmelz et al. (2015), pourraient servir de modèles pour de futures études explorant les capacités cognitives des diamants mandarins ou d'autres espèces d'oiseaux.

Sur les deux premiers tests de résolution de problème individuelle, nous avons constaté que les individus les moins néophobes étaient les plus rapides à résoudre le problème, ce qui confirme les tendances observées dans une partie de la littérature (Seferta et al., 2001 ; Webster & Lefebvre, 2001 ; Greenberg, 2003 ; Bouchard et al., 2007 ; Overington et al., 2011). Cependant, cette relation n'a pas été observée pour le test du couvercle et le test coopératif. Nous pensons que, pour ces deux tests, les individus ont pu s'habituer aux cages-test, à l'expérimentatrice et aux manipulations. De plus, dans le cas du test coopératif, comme cela a déjà été observé chez le diamant mandarin, la présence d'un congénère a pu réduire le niveau de néophobie des individus (Coleman & Mellgren, 1994) et ainsi atténuer l'impact de ce trait de personnalité sur les performances de résolution.

Nous avons également pu constater que, pour le test du couvercle, les niveaux de néophobie différaient selon le sexe, les femelles montrant un temps de latence plus long avant de

s'approcher du dispositif expérimental. Ces résultats suggèrent que l'habituation n'a pas agi de la même manière sur les deux sexes. Comme cela déjà été observé chez le moineau domestique, il se pourrait que les mâles diamants mandarins s'habituent plus rapidement que les femelles à un nouveau stimulus et notamment à la perturbation humaine, telle que les manipulations effectuées par l'expérimentatrice (Ensminger & Westneat, 2012). Selon certaines études, cette différence d'accoutumance pourrait être due à des différences hormonales entre les individus (Ensminger & Westneat, 2012 ; Tobler & Sandell, 2007). Dans le cadre de notre étude, nous ne pouvons pas tirer de conclusions robustes sur le sujet, mais nous pensons que nos résultats, tous comme ceux des études précédentes, devraient encourager les chercheurs à s'intéresser davantage à ce sujet.

Malgré l'intérêt croissant des chercheurs pour la relation entre traits de personnalité et capacités cognitives, les résultats ne font pas consensus (Cole et al., 2011 ; Morand-Ferron & Quinn, 2011 ; Griffin et al., 2014 ; Griffin & Diquelou, 2015 ; Schmelz et al., 2015). Par exemple, alors que certaines études suggèrent que les individus les plus sociaux, audacieux, agressifs et explorateurs sont plus performants que les autres sur des tâches d'apprentissage, d'autres études suggèrent le contraire (Dougherty & Guillette, 2018). Nous pensons que les futures études explorant les capacités de résolution de problème chez le diamant mandarin devraient contribuer à l'avancement des connaissances sur le sujet en tenant compte d'autres traits de personnalité en plus du niveau de néophobie. Par exemple, nous suggérons de prendre en compte le niveau de persistance puisque, dans le cadre de notre étude, nous avons pu observer que ce trait de personnalité pouvait avoir un impact sur la performance de résolution.

Résolution de problème individuelle : impact du sexe et répétabilité des performances

Nos expériences ont permis d'observer une différence de performance moyenne entre les mâles et les femelles qui, à notre connaissance, n'avait jamais été décrite chez cette espèce modèle. Nous avons constaté que les études passées traitant de la résolution de problème chez le diamant mandarin ont souvent laissé de côté le sexe des individus, en n'analysant pas ce paramètre dans les résultats ou bien en ne testant que des mâles (Schmelz et al., 2015 ; Howell et al., 2019 ; Barrett et al., 2022 ; Templeton et al., 2014 ; Chantal et al., 2016 ; Howell et al., 2020). D'après les résultats que nous avons obtenus, nous pensons que le sexe des individus devrait toujours être pris en compte dans les études traitant de la résolution de problème et même de la cognition animale en générale.

Alors que nous nous attendions à ce que les deux sexes aient des performances équivalentes (mésange charbonnière : Cole et al., 2011 et Cauchard et al., 2013 ; méliphage bruyant et martin triste : Griffin & Diquelou, 2015 ; moineau domestique : Papp et al., 2015 ; mésange de Gambel : Kozlovsky et al., 2015 ; faisan : Madden & Van Horik, 2016 ; pèrenoir de Barbade : Audet et al., 2016 ; cici verdinère et pèrenoir de Barbade : Audet et al., 2018), les mâles ont montré un meilleur temps de résolution moyen que les femelles. Dans le cadre de notre étude, cette différence semblait spécifiquement attribuable à la performance des individus au test de la barre. D'après nous, deux éléments pourraient être en cause: une différence de persistance/obstination entre les sexes et la sélection intersexuelle.

Premièrement, concernant la différence de persistance, d'autres études avant nous ont pu observer que le niveau de persistance pouvait jouer un rôle important dans la performance de résolution de problème (Barrett et al., 2022 ; Griffin et al., 2014 ; Thornton & Samson, 2012 ; Chow et al., 2016). Or, dans le cas du test de la barre, nous avons constaté qu'un nombre élevé de déplacements sur le dispositif pouvait entraîner un glissement des barres et faciliter la résolution. Cela n'était pas le cas pour les deux autres tests individuels. Nous pensons qu'un niveau de persistance plus élevé chez les mâles pourrait être à l'origine d'une différence de performance et que cela devrait être testé directement dans de futures études. Une partie de nos données d'étude pourraient d'ailleurs être utilisée dans ce but, puisqu'il serait sans doute possible de mesurer le nombre de contact physique des individus avec les dispositifs expérimentaux avant d'arriver à la résolution. Dans tous les cas, comme mentionné plus haut, nous pensons que le niveau de néophobie ne devrait pas être le seul trait de personnalité pris en compte dans le cadre de la résolution de problème.

Deuxièmement, chez plusieurs espèces d'oiseaux monogames, telles que le diamant mandarin, les capacités cognitives des individus peuvent être utilisées comme critère de sélection lors du choix du partenaire (Keagy et al., 2009 ; Chantal et al., 2016 ; Chen et al., 2019). Les femelles pourraient bénéficier des habiletés cognitives de leur partenaire social puisqu'elles leurs assureraient, ainsi qu'à leur progéniture, l'accès à de meilleures ressources. Par exemple, les capacités de résolution de problème étant associées aux capacités d'innovation et d'apprentissage opérant, elles pourraient faciliter l'exploitation d'une nouvelle source de nourriture (Chantal et al., 2016). Les femelles bénéficieraient également indirectement de l'héritabilité des capacités cognitives, puisque celles-ci pourraient être transmises à leur descendance (Croston et al., 2015). Les femelles,

investissant généralement davantage d'énergie dans la reproduction (Bateman, 1948), devraient être plus sélectives que les mâles quand vient le choix du partenaire, comme cela a déjà été observé chez les pigeons (Burley, 1977). Ainsi, la différence de performance entre les sexes, pourrait être due à un meilleur succès reproducteur associé à une meilleure performance de résolution chez les mâles (Keagy et al., 2009 ; Chantal et al., 2016 ; Chen et al., 2019) et les femelles diamants mandarins utiliseraient les capacités de recherche de nourriture, comme indicateur des habiletés cognitives lors de leur choix de partenaire (Chantal et al, 2016). Même si cette hypothèse doit encore être testée directement dans de futures études, elle permettrait d'expliquer, au moins en partie, l'évolution de meilleures capacités cognitives chez les mâles de cette espèce.

Concernant la répétabilité des capacités cognitives, nos résultats appuient l'hypothèse de la répétabilité contextuelle, suggérant que les capacités cognitives des individus sont cohérentes à travers les temps lorsque mesurées par des dispositifs explorant les mêmes processus cognitifs (Cauchoix et al., 2018). Les individus les plus performants au test de la ficelle, étaient également les plus performants au test de la barre, deux dispositifs mesurant des capacités assez proches : tirer sur une ficelle et tirer sur une barre. Nous pensons que ces résultats suggèrent que les capacités cognitives, tout comme les traits de personnalité (Sih et al., 2003 ; Cote & Clobert, 2006 ; Conrad et al., 2011), sont propres à chaque individu et cohérentes dans le temps.

Résolution de problème coopérative : impact du lien social et de la performance individuelle

Nos expériences ont permis de décrire, pour la première fois, les résultats d'un test de résolution de problème coopérative chez le diamant mandarin. Nous avons trouvé des résultats contredisant notre hypothèse de départ, suggérant que les couples sociaux devraient être plus performants que les couples expérimentaux sur un test de coopération, en raison du lien social qui les unit (Zann, 1996 ; St-Pierre et al., 2009 ; Mariette & Griffith, 2012 et Mariette & Griffith, 2015). Bien que nos résultats ne révèlent pas de relation significative, ils suggèrent une tendance selon laquelle les couples expérimentaux seraient plus performants que les couples sociaux. Ces résultats sont surprenants étant donné que chez cette espèce, les couples sociaux peuvent faire preuve de synchronisation et de coordination comportementale lorsque nécessaire (Mariette & Griffith, 2012 et Mariette & Griffith, 2015), remettant en question le développement supposé d'un lien social plus fort chez les partenaires sociaux de notre étude.

Pourtant, en se basant sur des études antérieures (Silcox & Evans, 1982 ; Desjardins & Dubois, 2015 ; St-Pierre et al., 2009 ; Zann, 1996), nous avons déterminé que 7 jours de cohabitation serait suffisant pour accroître le lien social et la coordination entre les individus. Une étude menée en 2009 avait déjà montré qu'une durée de cohabitation plus courte (2 jours) permettrait d'observer la mise en place et le maintien d'une coopération mutuelle chez les couples sociaux, qui n'était pas observée chez les couples expérimentaux (St-Pierre et al., 2009). De plus, dans le cadre de nos expériences et dans le sens de nos prédictions, des comportements tels que le toilettage, la non-agressivité et le regroupement (Silcox & Evans, 1982), ont été observés entre tous les partenaires sociaux après seulement quelques heures de cohabitation. Enfin, même si les oiseaux auraient pu trouver un partenaire correspondant davantage à leurs critères en se choisissant naturellement, nous

savons que de par leur nature opportuniste, les diamants mandarins sont capables de former un couple avec un individu de moins bonne qualité génétique et que le lien créé entre les individus demeurera tant que les deux individus seront présents dans la colonie (Zann, 1996 ; Silcox & Evans, 1982). Malgré cela, nous pouvons nous demander si les résultats au test de résolution de problème coopérative auraient été différents avec des couples sociaux ayant eu une cohabitation plus longue, incluant une période de reproduction et d'élevage d'oisillons avant le test. Dans ce scénario, les couples sociaux auraient eu l'occasion de faire preuve de coordination et de synchronisation comportementale dans le cadre des soins parentaux (Mariette & Griffith, 2012 et Mariette & Griffith, 2015), ce qui aurait peut être influencé leurs performances sur le test coopératif. Étant donné que l'effet du traitement était très léger, nous pouvons également envisager un autre élément pouvant expliquer ces résultats : les performances de résolution de problème individuelle.

Nous avons trouvé une relation très forte entre la performance des individus au test de la ficelle et celle au test de résolution de problème coopérative. Pour les femelles, comme pour les mâles, les individus les plus performants sur le premier test étaient également les plus performants sur le deuxième. Ces résultats appuient une nouvelle fois l'hypothèse de la répétabilité contextuelle (Cauchoix et al., 2018), puisque les deux tests mesuraient la même capacité cognitive (tirer sur une ficelle pour récupérer de la nourriture). Nos résultats ont également montré une tendance suggérant que les mâles les plus performants sur le test de la barre étaient les moins performants sur le test de coopération. Ceci va dans le même sens que notre hypothèse suggérant que les mâles auraient un niveau de persistance plus élevé que les femelles. En effet, alors que la persistance était un atout lors du test de la barre, elle pouvait s'avérer contre-productive pour le test de coopération puisque pour

résoudre le problème il fallait être capable de s'alterner ou de se synchroniser avec son partenaire sur le tirage de la ficelle. Encore une fois, nous pensons que l'hypothèse d'une différence de persistance entre les sexes devraient être creusée dans de futures études.

Dans tous les cas, nos résultats suggèrent que les performances individuelles expliquent la majorité des résultats au test de résolution de problème coopérative. Nous pensons donc que les prochaines études abordant la résolution de problème coopérative devraient systématiquement mesurer les capacités cognitives de chaque individu, afin de s'assurer qu'elles ne sont pas à l'origine de la majorité des résultats observés sur les tests de coopération. Dans le cadre de notre étude, cela nous interroge sur la façon dont les couples ont été formés. Était-il judicieux de former des couples aux capacités individuelles mixtes ? Nous pensons que choisir une autre méthode n'aurait pas nécessairement permis d'observer une variation intéressante dans les résultats. En effet, étant donné l'importance de la performance individuelle, choisir des partenaires aux capacités équivalentes (par exemple, avec deux individus ayant des scores de résolution individuelle élevés ou deux individus ayant des scores de résolution individuelle faibles) aurait probablement atténué davantage l'effet du traitement. En revanche, comme cela a déjà été vu chez d'autres espèces (corvidés : Seed et al., 2008 ; Massen et al., 2015 ; singes : Petit et al., 1992 ; Chalmeau et al., 1997), nous pensons que les observations ont pu être limitées par le fait que les diamants mandarins pourraient ne pas avoir compris la nécessité d'un partenaire pour résoudre le problème. Par conséquent cela aurait pu nous empêcher d'observer le réel impact du lien social sur la performance de résolution de problème coopérative. Dans de futures études, il serait judicieux de confronter les diamants mandarins au même dispositif

avec et sans partenaire afin qu'ils puissent potentiellement comprendre que la tâche ne peut pas être résolue seul.

Jusqu'à présent, nous avons énuméré plusieurs pistes de réflexion pour mieux comprendre pourquoi nous n'avons pas observé une plus grande coordination chez les couples sociaux. Cependant, nous n'avons pas encore discuté du plus étonnant : la tendance selon laquelle les couples expérimentaux semblent être plus performants que les couples sociaux. Même si les couples sociaux ne présentent pas nécessairement un lien social plus fort ou une coordination plus accrue, pourquoi n'avons-nous pas observé des performances équivalentes entre les deux traitements ? Dans la littérature, nous avons trouvé peu d'informations nous permettant de répondre à cette question. Néanmoins, nous pouvons formuler quelques hypothèses, qui devront être testées directement dans de futures études. Serait-il possible que la motivation à résoudre le test coopératif ait été plus accrue chez les couples expérimentaux ? Une étude menée en 2016 a déjà démontré que le niveau de motivation est un élément crucial à prendre en compte lors de la mesure des capacités de recherche de nourriture (Madden & Van Horik, 2016). Nous supposons donc que chez les couples expérimentaux, les mâles étaient peut-être davantage motivés à récupérer de la nourriture afin d'augmenter leur chance d'obtenir une copulation extra-pair avec le partenaire de test. En effet, bien que les couples expérimentaux aient également eu des partenaires sociaux, avec lesquels ils cohabitaient depuis une semaine dans une cage d'hébergement, nous savons que chez cette espèce les copulations extra-pair sont courantes (Zann, 1996) et que la capacité de recherche de nourriture est un critère de choix pour les femelles (Chantal et al., 2016). Cela aurait donc pu augmenter la motivation des mâles à résoudre le problème. De plus, étant donné que les couples sociaux peuvent se répartir la

tâche de recherche de nourriture (Mariette & Griffith, 2015) serait-il possible que chez les couples expérimentaux, l'absence de leur partenaire social ait accru leur motivation à accéder à de la nourriture ? Ceci pourrait avoir engendré une augmentation de la motivation chez les femelles et les mâles des couples expérimentaux. De futures études approfondies seront nécessaires pour tester directement ces nouvelles hypothèses.

Malgré les questions en suspens, nous estimons que ce projet de recherche apporte d'importantes contributions aux domaines de la cognition animale, de la résolution de problème, de la coopération et nous espérons que de futures études pourront mettre la lumière sur les différentes hypothèses que nous avons formulées.

Bibliographie

- Adriaenssens, B., & Johnsson, J. I. (2013). Natural selection, plasticity and the emergence of a behavioural syndrome in the wild. *Ecology Letters*, *16*(1), 47-55.
<https://doi.org/10.1111/ele.12011>
- Amici, F., Widdig, A., Lehmann, J., & Majolo, B. (2019). A meta-analysis of interindividual differences in innovation. *Animal Behaviour*, *155*, 257-268.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.07.008>
- Amy, M., van Oers, K., & Naguib, M. (2012). Worms under cover : Relationships between performance in learning tasks and personality in great tits (*Parus major*). *Animal Cognition*, *15*(5), 763-770. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0500-3>
- Arnold, K. E., & Owens, I. P. F. (1999). Cooperative breeding in birds : The role of ecology. *Behavioral Ecology*, *10*(5), 465-471. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.5.465>
- Audet, J.-N., Ducatez, S., & Lefebvre, L. (2016). The town bird and the country bird : Problem solving and immunocompetence vary with urbanization. *Behavioral Ecology*, *27*(2), 637-644. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv201>
- Audet, J.-N., Kayello, L., Ducatez, S., Perillo, S., Cauchard, L., Howard, J. T., O'Connell, L. A., Jarvis, E. D., & Lefebvre, L. (2018). Divergence in problem-solving skills is associated with differential expression of glutamate receptors in wild finches. *Science Advances*, *4*(3), eaao6369. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aao6369>
- Barker, J. L., Bronstein, J. L., Friesen, M. L., Jones, E. I., Reeve, H. K., Zink, A. G., & Frederickson, M. E. (2017). Synthesizing perspectives on the evolution of cooperation within and between species. *Evolution*, *71*(4), 814-825. <https://doi.org/10.1111/evo.13174>
- Barrett, L. P., Marsh, J. L., Boogert, N. J., Templeton, C. N., & Benson-Amram, S. (2022). Links between personality traits and problem-solving performance in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Royal Society Open Science*, *9*(6), 212001.
<https://doi.org/10.1098/rsos.212001>
- Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, *2*(3), 349-368.
- Belthoff, J. R., & Gauthreaux, S. A. (1991). Aggression and Dominance in House Finches. *The Condor*, *93*(4), 1010-1013. <https://doi.org/10.2307/3247737>

- Benson-Amram, S., Weldele, M. L., & Holekamp, K. E. (2013). A comparison of innovative problem-solving abilities between wild and captive spotted hyaenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour*, 85(2), 349-356. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.11.003>
- Black, J. M. (1996). *Partnerships in Birds : The Study of Monogamy: The Study of Monogamy*. Oxford University Press, UK.
- Blake, C. A., Andersson, M. L., Hulthén, K., Nilsson, P. A., & Brönmark, C. (2018). Conspecific boldness and predator species determine predation-risk consequences of prey personality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(8), 133. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2544-0>
- Boesch, C., & Boesch, H. (1989). Hunting behavior of wild chimpanzees in the Taï National Park. *American Journal of Physical Anthropology*, 78(4), 547-573. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330780410>
- 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. <https://doi.org/10.1086/343878>
- Bouchard, J., Goodyer, W., & Lefebvre, L. (2007). Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal Cognition*, 10(2), 259-266. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0064-1>
- Bousquet, C. A. H., Petit, O., Arrivé, M., Robin, J.-P., & Sueur, C. (2015). Personality tests predict responses to a spatial-learning task in mallards, *Anas platyrhynchos*. *Animal Behaviour*, 110, 145-154. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.09.024>
- Bronstein, J. L. (2009). The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, 97(6), 1160-1170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01566.x>
- Brzęk, P., Lessner, K. M., Caviedes-Vidal, E., & Karasov, W. H. (2010). Low plasticity in digestive physiology constrains feeding ecology in diet specialist, zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Experimental Biology*, 213(5), 798-807. <https://doi.org/10.1242/jeb.037259>
- Burley, N. (1977). Parental investment, mate choice, and mate quality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74(8), 3476-3479. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.8.3476>

- Cauchard, L., Angers, B., Boogert, N. J., Lenarth, M., Bize, P., & Doligez, B. (2017). An Experimental Test of a Causal Link between Problem-Solving Performance and Reproductive Success in Wild Great Tits. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2017.00107>
- Cauchard, L., Boogert, N. J., Lefebvre, L., Dubois, F., & Doligez, B. (2013). Problem-solving performance is correlated with reproductive success in a wild bird population. *Animal Behaviour*, 85(1), 19-26. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.005>
- Cauchoix, M., Chow, P. K. Y., van Horik, J. O., Atance, C. M., Barbeau, E. J., Barragan-Jason, G., Bize, P., Boussard, A., Buechel, S. D., Cabirol, A., Cauchard, L., Claidière, N., Dalesman, S., Devaud, J. M., Didic, M., Doligez, B., Fagot, J., Fichtel, C., Henke-von der Malsburg, J., ... Morand-Ferron, J. (2018). The repeatability of cognitive performance : A meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1756), 20170281. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0281>
- Carere, C., & Eens, M. (2005). Unravelling Animal Personalities : How and Why Individuals Consistently Differ. *Behaviour*, 142(9/10), 1149-1157.
- Chalmeau, R., Visalberghi, E., & Gallo, A. (1997). Capuchin monkeys, *Cebus apella* fail to understand a cooperative task. *Animal Behaviour*, 54(5), 1215-1225. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0517>
- Chantal, V., Gibelli, J., & Dubois, F. (2016). Male foraging efficiency, but not male problem-solving performance, influences female mating preferences in zebra finches. *PeerJ*, 4, e2409. <https://doi.org/10.7717/peerj.2409>
- Chen, J., Zou, Y., Sun, Y.-H., & ten Cate, C. (2019). Problem-solving males become more attractive to female budgerigars. *Science*, 363(6423), 166-167. <https://doi.org/10.1126/science.aau8181>
- Chia, C., & Dubois, F. (2017). Impulsiveness does not prevent cooperation from emerging but reduces its occurrence : An experiment with zebra finches. *Scientific Reports*, 7(1), 8544. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09072-w>
- Chow, P. K. Y., Lea, S. E. G., & Leaver, L. A. (2016). How practice makes perfect : The role of persistence, flexibility and learning in problem-solving efficiency. *Animal Behaviour*, 112, 273-283. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.11.014>

- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1375-1383.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Cole, E. F., Cram, D. L., & Quinn, J. L. (2011). Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Animal Behaviour*, 81(2), 491-498.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.11.025>
- Coleman, S. L., & Mellgren, R. L. (1994). Neophobia when feeding alone or in flocks in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 48(4), 903-907.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1315>
- Collins, S. A., Hubbard, C., & Houtman, A. M. (1994). Female mate choice in the zebra finch—The effect of male beak colour and male song. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35(1), 21-25. <https://doi.org/10.1007/BF00167055>
- Conrad, J. L., Weinersmith, K. L., Brodin, T., Saltz, J. B., & Sih, A. (2011). Behavioural syndromes in fishes : A review with implications for ecology and fisheries management. *Journal of Fish Biology*, 78(2), 395-435. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x>
- Cooke, A. C., Davidson, G. L., van Oers, K., & Quinn, J. L. (2021). Motivation, accuracy and positive feedback through experience explain innovative problem solving and its repeatability. *Animal Behaviour*, 174, 249-261.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.01.024>
- Cote, J., & Clobert, J. (2006). Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 383-390.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3734>
- Croston, R., Branch, C. L., Kozlovsky, D. Y., Dukas, R., & Pravosudov, V. V. (2015). Heritability and the evolution of cognitive traits. *Behavioral Ecology*, 26(6), 1447-1459.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arv088>
- Cussen, V. A. (2017). Psittacine cognition : Individual differences and sources of variation. *Behavioural Processes*, 134, 103-109. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.11.008>

- Darwin, C. (1876). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection; Or, The Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray.
- Delfour, F., & Dubois, M. J. (2005). *Autour de l'éthologie et de la cognition animale*. ARCI Presses universitaires de Lyon.
- Desjardins, M.-C., & Dubois, F. (2015). The hawk-dove game played between mating partners : Theoretical predictions and experimental results. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(4), 563-570. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1867-8>
- Dingemanse, N. J., & Réale, D. (2005). Natural selection and animal personality. *Behaviour*, 142(9-10), 1159-1184.
- Dougherty, L. R., & Guillette, L. M. (2018). Linking personality and cognition : A meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1756), 20170282. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0282>
- Dukas, R. (1998). *Cognitive Ecology : The Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*. University of Chicago Press.
- DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R., & Walters, J. R. (2013). Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biological Reviews*, 88(2), 499-509. <https://doi.org/10.1111/brv.12015>
- Drea, C. M., & Carter, A. N. (2009). Cooperative problem solving in a social carnivore. *Animal Behaviour*, 78(4), 967-977. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.030>
- Ensminger, A. L., & Westneat, D. F. (2012). Individual and Sex Differences in Habituation and Neophobia in House Sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology*, 118(11), 1085-1095. <https://doi.org/10.1111/eth.12009>
- Ewenson, E. L., Zann, R. A., & Flannery, G. R. (2001). Body condition and immune response in wild zebra finches : Effects of capture, confinement and captive-rearing. *Naturwissenschaften*, 88(9), 391-394. <https://doi.org/10.1007/s001140100250>
- Foerder, P., Galloway, M., Barthel, T., Iii, D. E. M., & Reiss, D. (2011). Insightful Problem Solving in an Asian Elephant. *PLOS ONE*, 6(8), e23251. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023251>
- Gardner, A., & Smiseth, P. T. (2011). Evolution of parental care driven by mutual reinforcement of parental food provisioning and sibling competition. *Proceedings of the*

Royal Society B: Biological Sciences, 278(1703), 196-203.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1171>

Greenberg, R. S. (2003). The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. *Animal innovation*.

Griffin, A. S., & Diquelou, M. C. (2015). Innovative problem solving in birds : A cross-species comparison of two highly successful passerines. *Animal Behaviour*, 100, 84-94.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.11.012>

Griffin, A. S., Diquelou, M., & Perea, M. (2014). Innovative problem solving in birds : A key role of motor diversity. *Animal Behaviour*, 92, 221-227.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.04.009>

Griffin, A. S., & Guez, D. (2014). Innovation and problem solving : A review of common mechanisms. *Behavioural Processes*, 109, 121-134.

<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.027>

Hedrick, A. V. (2000). Crickets with extravagant mating songs compensate for predation risk with extra caution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1444), 671-675.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1054>

Hopper, L. M., Price, S. A., Freeman, H. D., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Kendal, R. L. (2014). Influence of personality, age, sex, and estrous state on chimpanzee problem-solving success. *Animal Cognition*, 17(4), 835-847.

<https://doi.org/10.1007/s10071-013-0715-y>

Howell, C., Anderson, R., & Derryberry, E. P. (2019). Female cognitive performance and mass are correlated with different aspects of mate choice in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Animal Cognition*, 22(6), 1085-1094.

<https://doi.org/10.1007/s10071-019-01299-6>

Howell, C., Anderson, R., & Derryberry, E. P. (2020). Female zebra finches prefer the songs of males who quickly solve a novel foraging task to the songs of males unable to solve the task. *Ecology and Evolution*, 10(18), 10281-10291.

<https://doi.org/10.1002/ece3.6690>

Hulthén, K. (2014). *Causes and consequences of individual variation in anti-predator traits*

[Thesis/doccomp, Lund University]. <http://lup.lub.lu.se/record/4780329>

- Kaigaishi, Y., Nakamichi, M., & Yamada, K. (2019). High but not low tolerance populations of Japanese macaques solve a novel cooperative task. *Primates*, *60*(5), 421-430. <https://doi.org/10.1007/s10329-019-00742-z>
- Keagy, J., Savard, J.-F., & Borgia, G. (2009). Male satin bowerbird problem-solving ability predicts mating success. *Animal Behaviour*, *78*(4), 809-817. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.011>
- Kendal, R. I., Coe, R. I., & Laland, K. n. (2005). Age differences in neophilia, exploration, and innovation in family groups of callitrichid monkeys. *American Journal of Primatology*, *66*(2), 167-188. <https://doi.org/10.1002/ajp.20136>
- Kortet, R., & Hedrick, A. (2007). A behavioural syndrome in the field cricket *Gryllus integer* : Intrasexual aggression is correlated with activity in a novel environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, *91*(3), 475-482. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00812.x>
- Kozlovsky, D. Y., Branch, C. L., & Pravosudov, V. V. (2015). Problem-solving ability and response to novelty in mountain chickadees (*Poecile gambeli*) from different elevations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*(4), 635-643. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1874-4>
- Krebs, J. R., Healy, S. D., & Shettleworth, S. J. (1990). Spatial memory of paridae : Comparison of a storing and a non-storing species, the coal tit, *Parus ater*, and the great tit, *P. major*. *Animal Behaviour*, *39*(6), 1127-1137. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80785-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80785-7)
- Lambert, C. T., Balasubramanian, G., Camacho-Alpizar, A., & Guillette, L. M. (2022). Do sex differences in construction behavior relate to differences in physical cognitive abilities? *Animal Cognition*, *25*(3), 605-615. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01577-2>
- Lucon-Xiccato, T. (2022). The contribution of executive functions to sex differences in animal cognition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *138*, 104705. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104705>
- Madden, J. R., & Van Horik, J. O. (2016). *A problem with problem solving : Motivational traits, but not cognition, predict success on novel operant foraging tasks.* <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.006>

- Mariette, M. M., & Griffith, S. C. (2012). Nest visit synchrony is high and correlates with reproductive success in the wild Zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology*, 43(2), 131-140. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2012.05555.x>
- Mariette, M. M., & Griffith, S. C. (2015). The Adaptive Significance of Provisioning and Foraging Coordination between Breeding Partners. *The American Naturalist*, 185(2), 270-280. <https://doi.org/10.1086/679441>
- Massen, J. J. M., Ritter, C., & Bugnyar, T. (2015). Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Scientific Reports*, 5(1), 15021. <https://doi.org/10.1038/srep15021>
- McCowan, L. S. C., Mainwaring, M. C., Prior, N. H., & Griffith, S. C. (2015). Personality in the wild zebra finch : Exploration, sociality, and reproduction. *Behavioral Ecology*, 26(3), 735-746. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru239>
- Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006). Engineering cooperation in chimpanzees : Tolerance constraints on cooperation. *Animal Behaviour*, 72(2), 275-286. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.09.018>
- Miller, R., Garcia-Pelegrin, E., & Danby, E. (2022). Neophobia and innovation in Critically Endangered Bali myna, *Leucopsar rothschildi*. *Royal Society Open Science*, 9(7), 211781. <https://doi.org/10.1098/rsos.211781>
- Morand-Ferron, J., & Quinn, J. L. (2011). Larger groups of passerines are more efficient problem solvers in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(38), 15898-15903. <https://doi.org/10.1073/pnas.1111560108>
- Nalepa, C. A., Maekawa, K., Shimada, K., Saito, Y., Arellano, C., & Matsumoto, T. (2008). Altricial Development in Subsocial Wood-Feeding Cockroaches. *Zoological Science*, 25(12), 1190-1198. <https://doi.org/10.2108/zsj.25.1190>
- Ostojic, L., & Clayton, N. S. (2014). Behavioural coordination of dogs in a cooperative problem-solving task with a conspecific and a human partner. *Animal Cognition*, 17(2), 445-459. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0676-1>
- Overington, S. E., Morand-Ferron, J., Boogert, N. J., & Lefebvre, L. (2009). Technical innovations drive the relationship between innovativeness and residual brain size in birds. *Animal Behaviour*, 78(4), 1001-1010. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.033>

- Packer, C., & Ruttan, L. (1988). The Evolution of Cooperative Hunting. *The American Naturalist*, 132(2), 159-198. <https://doi.org/10.1086/284844>
- Papp, S., Vincze, E., Preiszner, B., Liker, A., & Bókony, V. (2015). A comparison of problem-solving success between urban and rural house sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(3), 471-480. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1859-8>
- Péron, F., Rat-Fischer, L., Lalot, M., Nagle, L., & Bovet, D. (2011). Cooperative problem solving in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal Cognition*, 14(4), 545-553. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0389-2>
- Petit, O., Desportes, C., & Thierry, B. (1992). Differential Probability of “Coproduction” in Two Species of Macaque (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*). *Ethology*, 90(2), 107-120. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1992.tb00825.x>
- Price, D. K., & Burley, N. T. (1994). Constraints on the Evolution of Attractive Traits : Selection in Male and Female Zebra Finches. *The American Naturalist*, 144(6), 908-934. <https://doi.org/10.1086/285718>
- Pruitt, J. N., Stachowicz, J. J., & Sih, A. (2012). Behavioral Types of Predator and Prey Jointly Determine Prey Survival : Potential Implications for the Maintenance of Within-Species Behavioral Variation. *The American Naturalist*, 179(2), 217-227. <https://doi.org/10.1086/663680>
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2001). Primate Innovation : Sex, Age and Social Rank Differences. *International Journal of Primatology*, 22(5), 787-805. <https://doi.org/10.1023/A:1012069500899>
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(7), 4436-4441. <https://doi.org/10.1073/pnas.062041299>
- Samuni, L., Crockford, C., & Wittig, R. M. (2021). Group-level cooperation in chimpanzees is shaped by strong social ties. *Nature Communications*, 12(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20709-9>
- Schmelz, M., Krüger, O., Call, J., & Krause, E. T. (2015). A comparison of spontaneous problem-solving abilities in three estrildid finch (*Taeniopygia guttata*, *Lonchura striata*

- var. *Domestica*, *Stagonopleura guttata*) species. *Journal of Comparative Psychology*, 129(4), 356-365. <https://doi.org/10.1037/a0039646>
- Schuett, W., & Dall, S. R. X. (2009). Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 77(5), 1041-1050. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.024>
- Seed, A. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2008). Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1641), 1421-1429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0111>
- Seferta, A., Guay, P.-J., Marzinotto, E., & Lefebvre, L. (2001). Learning Differences between Feral Pigeons and Zenaida Doves : The Role of Neophobia and Human Proximity. *Ethology*, 107(4), 281-293. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00658.x>
- Shettleworth, S. J. (2009). *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford University Press.
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes : An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 372-378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral Syndromes : An Integrative Overview. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241-277. <https://doi.org/10.1086/422893>
- Sih, A., 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. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2025>
- Silcox, A. P., & Evans, S. M. (1982). Factors affecting the formation and maintenance of pair bonds in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 30(4), 1237-1243. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80216-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80216-9)
- Sol, D., Bacher, S., Reader, S. M., & Lefebvre, L. (2008). Brain Size Predicts the Success of Mammal Species Introduced into Novel Environments. *The American Naturalist*, 172(S1), S63-S71. <https://doi.org/10.1086/588304>
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., & Lefebvre, L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the*

National Academy of Sciences, 102(15), 5460-5465.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0408145102>

- St. Lawrence, S., Rojas-Ferrer, I., & Morand-Ferron, J. (2021). Does the presence of a conspecific increase or decrease fear? Neophobia and habituation in zebra finches. *Ethology*, 127(12), 1033-1041. <https://doi.org/10.1111/eth.13224>
- St-Pierre, A., Larose, K., & Dubois, F. (2009). Long-term social bonds promote cooperation in the iterated Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1676), 4223-4228. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1156>
- Stevens, J. R., Cushman, F. A., & Hauser, M. D. (2005). Evolving the Psychological Mechanisms for Cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 499-518. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.113004.083814>
- Taylor, A. H., Medina, F. S., Holzhaider, J. C., Hearne, L. J., Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2010). An Investigation into the Cognition Behind Spontaneous String Pulling in New Caledonian Crows. *PLOS ONE*, 5(2), e9345. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009345>
- Tebbich, S., Stankewitz, S., & Teschke, I. (2012). The Relationship Between Foraging, Learning Abilities and Neophobia in Two Species of Darwin's Finches. *Ethology*, 118(2), 135-146. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.02001.x>
- Templeton, C. N., Laland, K. N., & Boogert, N. J. (2014). Does song complexity correlate with problem-solving performance in flocks of zebra finches? *Animal Behaviour*, 92, 63-71. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.03.019>
- Thornton, A., & Samson, J. (2012). Innovative problem solving in wild meerkats. *Animal Behaviour*, 83(6), 1459-1468. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.018>
- Tobler, M., & Sandell, M. I. (2007). Yolk testosterone modulates persistence of neophobic responses in adult zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Hormones and Behavior*, 52(5), 640-645. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.07.016>
- van Horik, J. O., Langley, E. J. G., Whiteside, M. A., Laker, P. R., Beardsworth, C. E., & Madden, J. R. (2018). Do detour tasks provide accurate assays of inhibitory control? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1875), 20180150. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0150>

- Vonk, J., & Povinelli, D. (2011). Individual Differences in Long-term Cognitive Testing in a Group of Captive Chimpanzees. *International Journal of Comparative Psychology*, 24(1). <https://doi.org/10.46867/ijcp.2011.24.01.01>
- Webster, S. J., & Lefebvre, L. (2001). Problem solving and neophobia in a columbiform–passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour*, 62(1), 23-32. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1725>
- Werdenich, D., & Huber, L. (2006). A case of quick problem solving in birds : String pulling in keas, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour*, 71(4), 855-863. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.06.018>
- Wesolowski, T. (1994). On the Origin of Parental Care and the Early Evolution of Male and Female Parental Roles in Birds. *The American Naturalist*, 143(1), 39-58. <https://doi.org/10.1086/285595>
- White, S. L., Wagner, T., Gowan, C., & Braithwaite, V. A. (2017). Can personality predict individual differences in brook trout spatial learning ability? *Behavioural Processes*, 141, 220-228. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.08.009>
- Yorzinski, J. L. (2017). The cognitive basis of individual recognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 16, 53-57. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.03.009>
- Zann, R. A. (1996). *The zebra finch : A synthesis of field and laboratory studies*. Oxford University Press.