

Direction des bibliothèques

AVIS

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

Effet d'un stress prolongé sur les capacités de mémorisation et les
comportements de coopération chez le diamant mandarin
(*Taeniopygia guttata*)

Par

Karine Larose
LARK19628200

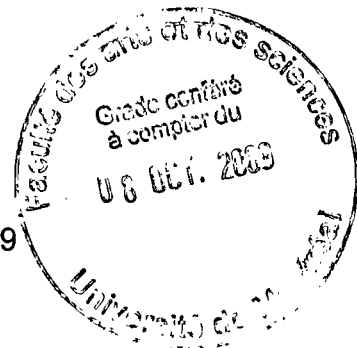
Département de Sciences biologiques

Faculté des Arts et sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Maîtrise ès sciences (M.Sc.)
en sciences biologiques

Juillet, 2009

© Karine Larose, 2009



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Effet d'un stress prolongé sur les capacités de mémorisation et les comportements
de coopération chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)

Présenté par:

Karine Larose

a été évalué(e) par un jury composé des personnes suivantes :

Thérèse Cabana

.....
président-rapporteur

Frédérique Dubois

.....
directrice de recherche

Luc-Alain Giraldeau

.....
membre du jury

Résumé

Le comportement est influencé par les conditions physiques et mentales, dont le stress qui entraîne une augmentation de la concentration des hormones corticostéroïdes impliquées au niveau des capacités cognitives, notamment de la mémoire. La mémoire étant impliquée dans les stratégies de coopération dans un Dilemme du Prisonnier, il est probable que le stress nuise à leur application.

La présente étude cherchait à déterminer l'influence de la corticostérone sur les capacités de mémorisation du diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) et le comportement entre partenaires sociaux en Dilemme du Prisonnier. Nous avons observé que les capacités de mémorisation étaient réduites suite à une augmentation importante et prolongée de corticostérone, de même que le maintien de la coopération entre partenaires sociaux.

Ainsi, une diminution des capacités de mémoire pourrait expliquer l'effet observé dans le Dilemme du Prisonnier, mais l'explication pourrait également se trouver au niveau de l'attachement entre partenaires sociaux.

Mots clés

Altruisme, cognition, corticostérone, diamant mandarin, mémoire spatiale, monogamie, lien de couple

Abstract

Behavior is influenced by the individuals' physical and mental conditions, including stress which causes an elevation of corticosteroid hormone levels that are known to alter cognitive capacities, notably memory. Memory being a key element for cooperation strategies in a Prisoner's Dilemma, stress could be detrimental to their application.

Our study aimed to determine the influence of corticosterone on the memory capacities of zebra finches (*Taeniopygia guttata*) as well as pair behavior in a Prisoner's Dilemma. We show that memory capacities are altered by a prolonged exposure to elevated corticosterone levels and that social partners are then unable to sustain cooperation in a Prisoner's Dilemma.

Therefore, while it is quite possible that the altered memory capacities could account for the lack of cooperation we observed in the DP context when corticosterone levels were elevated, our results suggest that we should also consider a possible influence of corticosterone on pair bond.

Keywords

Altruism, cognition, corticosterone, spatial memory, monogamous species, pair bond, zebra finches

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	iv
Liste des figures et tableaux	vii
Liste des sigles et abréviations	viii
Dédicace.....	ix
Remerciements	x
Chapitre 1 – Introduction générale	1
Problématique	2
La coopération.....	3
Le Dilemme du Prisonnier (DP).....	5
Les stratégies conditionnelles	7
Stabilité de l'altruisme réciproque au cours de l'évolution	8
Liens sociaux à long terme	10
Capacités cognitives – La mémoire	11
La réponse endocrine au stress	15
Le stress	16
Le stress social	17
Effets du stress sur la mémoire via les corticostéroïdes	20
Objectifs et hypothèses de travail.....	24
Contribution des coauteurs.....	27
Références	28
Chapitre 2 - Méthodologie	41
Sujets.....	42
Implants.....	43
Chirurgie	45
Dosages hormonaux	46
Taux de corticostérone – Séparation des partenaires	46
Taux de corticostérone – Implants.....	47
Dosage de corticostérone plasmatique	47
Jeûne.....	48
Expérience préliminaire	48
Dispositif.....	48

Entraînement.....	49
Prise de données.....	50
Expérience principale.....	51
Dispositif.....	52
Entraînement.....	53
Prise de données.....	56
Analyses statistiques.....	57
Références.....	59
Chapitre 3 – Elevated corticosterone levels reduces performance in a spatial matching to sample test in zebra finches.....	60
Déclaration des coauteurs.....	61
Abstract.....	62
Introduction.....	63
Materials and methods.....	66
Results.....	70
Discussion.....	71
Acknowledgements.....	76
References.....	76
Chapitre 4 – The influence of stress on the maintenance of cooperative behaviors: an experiment with zebra finches (<i>Taeniopygia guttata</i>).....	83
Déclaration des coauteurs.....	84
Abstract.....	85
Introduction.....	86
Method.....	89
Results.....	94
Discussion.....	95
Acknowledgements.....	98
References.....	99
Chapitre 5 – Discussion & conclusions générales.....	103
Critiques et limitations.....	110

Liste des figures et tableaux

Chapitre 1

Tableau 1. Gains associés à la combinaison des choix de chaque joueur dans une interaction où chacun peut choisir de coopérer ou de trahir.....	5
--	---

Chapitre 2

Figure 1: Insertion d'un implant sous-cutané dans une incision d'environ 1 cm à la base du dos d'un diamant mandarin.....	45
--	----

Figure 2. Dispositif expérimental pour tests de mémoire composé de trois compartiments expérimentaux adjacents.....	49
--	----

Figure 3. Dispositif expérimental pour tests de coopération.....	52
---	----

Chapitre 3

Figure 1. Experimental apparatus with 3 adjacent compartments.....	67
---	----

Figure 2. Mean (\pm SE) percent of trials where the birds chose the rewarded well when tested either with a sham implant or a with CORT implant.....	71
--	----

Chapitre 4

Figure 1. Experimental apparatus used to assess cooperative behavior.....	90
--	----

Figure 2. Mean (\pm SE) frequency of mutual cooperation over time with either a sham implant or CORT implant.....	95
---	----

Liste des sigles et abréviations

°C	Degré Celsius
Cm	Centimètre
CORT	Corticostérone
GR	Récepteurs glucocorticoïdes
H	Heure
d.e.	Diamètre externe
d.i.	Diamètre interne
DP	Dilemme du Prisonnier
DPI	Dilemme du Prisonnier Itéré
i.d.	Internal diameter
L	Longueur/length
M	Mutualisme
Mm	Millimètre
MR	Récepteur minéralocorticoïdes
o.d.	Outer diameter
P	Punition de l'égoïste
PD	Prisoner's Dilemma
R	Récompense pour coopération mutuelle
S	Salaire du dupe
SÉS	Stratégie évolutivement stable
T	Tentation ou incitation à trahir
TFT	Tit-For-Tat
TR	Matrice de trahison

*À mes petits anges et leur papa,
merci de m'avoir donné le courage
d'aller jusqu'au bout.*

Remerciements

Il est difficile d'exprimer en quelques courtes lignes la gratitude que j'éprouve envers ceux et celles qui auront traversé les épreuves de la vie académique avec moi, me permettant ainsi de réaliser le parcours m'ayant menée jusqu'à la maîtrise. Il m'importe tout de même de prendre le temps de souligner cette gratitude dans les lignes qui suivent...

Frédérique Dubois, pour m'avoir donné la chance de réaliser une maîtrise dans ce domaine de la biologie qu'est l'écologie comportementale tout en me permettant d'y apporter mon bagage de physiologie animale, je te dis merci. Merci d'avoir cru en moi et en mes capacités à mener à bien un projet de cette ampleur et pour m'avoir épaulée lors des difficultés rencontrées. Merci également de m'avoir soutenue financièrement durant la réalisation de ce projet.

Angèle St-Pierre, merci de m'avoir fait découvrir plus en profondeur ce domaine que j'affectionnais déjà en me donnant la chance de participer à ton projet de maîtrise en 2006. Ce stage de quelques semaines aura permis d'ouvrir la porte à la réalisation de ma maîtrise en plus de bien me préparer pour mes propres expériences.

Dominique Drullion et Marie-Claire Desjardins, merci pour tous les éclats de rires que nous avons partagés ensemble au laboratoire. Merci pour le support moral et les encouragements durant les moments plus difficiles. Merci énormément à toi Dominique pour l'aide que tu m'as apportée lors de l'élaboration de mon projet, je

suis certaine que grâce à toi de nombreux nœuds de cerveau ont été évités!

Julie Chaurand, merci énormément pour ton fantastique travail sur la mémoire lors de ton initiation à la recherche. Rares seront les étudiants qui te suivront et qui ne te seront pas comparés. Ton professionnalisme sans failles et ta dévotion au projet m'auront été d'une aide plus que précieuse pour la réalisation de mon projet. Merci pour tout!

Nadia Aubin-Horth, merci pour ton assistance pour l'aspect endocrinien de mon projet. Merci de t'y être intéressée d'aussi près et d'avoir pris le temps de m'apprendre les rudiments de l'analyse de taux d'hormones.

Sophie St-Cyr, merci d'avoir bien voulu jouer les assistantes de chirurgies lors de mes expériences et d'avoir eu la patience de courir d'une salle à l'autre pour mes précieux échantillons. Je n'y serais pas arrivée sans ton aide et j'ai vraiment été touchée par ton amabilité. Merci!

Un merci tout spécial à mes parents, Lise et Louis pour m'avoir toujours tout donné depuis ma naissance tout en vous assurant de ne jamais me laisser perdre mon entêtement et ma persévérance au travail. Les opportunités qui se sont offertes à moi, je les dois à l'éducation et aux valeurs que vous m'avez données et qui auront fait de moi la personne que je suis aujourd'hui. Les sacrifices que vous avez faits toute votre vie m'auront permis de me frayer un chemin avec beaucoup plus d'aisance que la plupart et je vous en serai éternellement reconnaissante.

Et finalement, comment ne pas remercier cet homme qui aura vécu avec moi le quotidien de cette maîtrise? Danis, mon amour, mon âme sœur, mon petit mari... je ne sais pas comment trouver les mots pour te remercier pour m'avoir soutenue durant la réalisation de cet imposant projet qu'est la maîtrise. Merci d'avoir été présent pour me pousser et m'encourager lors des moments difficiles et pour avoir toujours vu en moi les capacités requises pour réussir. Sans toi il m'aurait été facile de perdre espoir et de baisser les bras. Je ne peux prétendre savoir ce que la vie nous réserve, mais je suis heureuse de savoir que nous le vivrons ensemble... avec nos petits anges et nos petits démons!

Chapitre 1

Introduction générale

Problématique

La recherche scientifique actuelle est de plus en plus encouragée à adopter une approche qui intègre plusieurs disciplines. Ceci permet de mener des études plus complètes et réalistes. L'étude du comportement animal n'y fait pas exception et, en intégrant plusieurs domaines des sciences biologiques, les connaissances acquises n'en sont que plus pertinentes. Le projet de maîtrise présenté ici vise à combiner écologie comportementale et physiologie dans le but d'obtenir un regard nuancé sur le comportement de coopération chez des sujets aviaires non apparentés.

Il a été démontré pour la première fois par St-Pierre *et al.* (soumis) que les diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) en couple sont capables de maintenir la coopération avec leur partenaire dans un contexte de Dilemme du Prisonnier (DP), même s'ils ne se sont pas montrés en mesure de l'initier. En revanche, lorsqu'ils sont séparés de leur partenaire pour être testés avec un inconnu, ils en sont incapables. Dans le cadre du projet actuel, notre questionnement s'est porté sur ce changement de comportement en fonction de la relation entre les opposants, notant que la modification comportementale pourrait résulter de la réaction physiologique déclenchée par la séparation du couple. Ceci aurait sans aucun doute des implications majeures puisque les procédures expérimentales devraient être ajustées en fonction de la biologie sociale de l'espèce modèle utilisée lors des études comportementales. Ainsi, notre intérêt s'est porté particulièrement sur l'influence potentielle du stress social subi par les individus lors de la séparation des partenaires sur certains aspects du comportement.

C'est en utilisant une approche expérimentale que nous avons cherché à approfondir la connaissance des mécanismes rendant possible le maintien de comportements de coopération mutuelle au sein du couple chez une espèce d'oiseau monogame, le diamant mandarin. Dans ce but, nous avons accordé une attention particulière à l'influence potentielle du volet endocrinien de la réaction physiologique en période de stress. Avant d'aborder directement la question, il importe de se familiariser avec les concepts impliqués dans l'étude du comportement de coopération chez les individus non apparentés, ainsi qu'avec les implications physiologiques du stress qui risquent d'influencer le comportement qui nous intéresse.

La coopération

Un comportement de coopération est un acte qui induit des coûts pour l'individu qui effectue cet acte tout en représentant un bénéfice pour le receveur. Bien qu'il soit généralement reconnu que les comportements de coopération ne sont pas rares en milieu naturel, il importe de les aborder avec précaution avant de les étiqueter comme étant des exemples d'altruisme, où l'effecteur agit de façon désintéressée. En effet, les comportements d'apparence altruiste se produisent souvent entre des individus qui sont apparentés et ce genre d'interactions ne peut pas être considéré comme purement altruiste vu l'existence d'un bénéfice bien tangible pour l'individu qui coopère. Ce bénéfice consiste en la transmission indirecte des gènes que l'individu partage avec son opposant aux générations futures, tel qu'expliqué par la théorie de la sélection de parentèle (Hamilton, 1964). Par exemple, on a longtemps pensé que le fait d'émettre des cris d'alertes, qui permettent aux congénères de se

mettre à l'abri d'un prédateur tout en attirant l'attention sur soi, était un exemple d'altruisme (Maynard Smith, 1965; Charnov & Krebs, 1975; Smith, 1986; Hoogland, 1995). Cependant, des études ont révélé plus tard que ce type de comportement se produisait plus fréquemment, et de façon plus intense, lorsque les individus présents étaient apparentés, ce qui nous ramène donc à la notion de sélection de parentèle (Dunford, 1977; Sherman, 1977; Hoogland, 1983; MacWhirter, 1992; Hoogland, 1995; Da Silva *et al.*, 2002). L'altruisme véritable implique donc des individus dont le degré de parenté est inexistant, ou alors si faible qu'il est négligeable, qui effectuent des actions qui leur occasionnent à chacun un coût tout en procurant un bénéfice pour l'opposant (Trivers, 1971). Le concept d'altruisme réciproque implique, pour sa part, deux individus qui coopèrent de façon altruiste l'un avec l'autre dans l'immédiat, ou de façon différée, ce qui crée pour chacun un bénéfice à long terme (Trivers, 1971).

La compréhension des mécanismes nécessaires à l'évolution de la réciprocité et de la coopération entre individus non apparentés est encore plutôt rudimentaire. Le modèle du Dilemme du Prisonnier (DP), tiré de la théorie des jeux, est grandement utilisé lorsqu'il est question d'étudier l'évolution de l'altruisme réciproque parce que la distribution des gains exige que la coopération implique un certain sacrifice pour chaque joueur. Bien que peu de comportements d'altruisme réciproque aient pu être clairement observés expérimentalement à l'aide de modèles non humains, ils sembleraient tout de même exister en milieux naturels. Parmi les exemples les plus communs on retrouve notamment le cas des chauves-souris vampires, qui vivent dans des groupes sociaux peu variables (Wilkinson, 1984), des hirondelles

bicolores avec les aides à la reproduction (Lombardo, 1985) ainsi que celui des épinoches lors de l'inspection d'un prédateur (Milinski, 1987). Il importe toutefois de demeurer prudent lors de l'interprétation des études faites en milieux naturels car les gains sont difficilement quantifiables dans ce contexte, ce qui rend difficile l'évaluation de la valeur réelle des coûts et bénéfices induits aux individus impliqués dans l'interaction.

Le Dilemme du Prisonnier (DP)

Ce modèle illustre un jeu lors duquel s'affrontent deux opposants qui ont le choix de coopérer ou de trahir (Trivers, 1971). Dans ce contexte, il s'avère toujours plus rentable de trahir, mais la coopération mutuelle est plus avantageuse que la trahison mutuelle. Prenons une matrice représentant les différents gains possibles pour chaque joueur en fonction de la combinaison de leur choix:

		Joueur 2	
		Coopération	Trahison
J o u e u r 1	Coopération	R récompense	S dupe ("sucker")
	Trahison	T tentation	P punition

Tableau 1. Gains associés à la combinaison des choix de chaque joueur dans une interaction où chacun peut choisir de coopérer ou de trahir.

Pour que cette matrice reflète un DP, il faut s'assurer que les gains soient conformes à l'inégalité : $T > R > P > S$. Ainsi, la tentation T de trahir est toujours

plus intéressante, en particulier lorsque l'on considère le gain S de l'individu dupé, mais la récompense R pour la coopération mutuelle est plus rentable que la punition P associée à la trahison mutuelle. Par conséquent, dans le cas où le nombre d'interactions entre les deux joueurs est limité, et qu'ils ne sont pas apparentés, la seule stratégie valable est la trahison car chaque joueur maximise alors ses chances d'obtenir le gain T tout en minimisant le risque d'être dupé et d'obtenir le gain S (Tableau 1).

Par contre, les stratégies adoptées en réalité par les opposants dans un contexte de DP peuvent être plus complexes et variées que la trahison systématique (Nowak & Sigmund, 1992, 1993; Dugatkin, 1997). C'est ce qui a été démontré à partir du Dilemme du Prisonnier Itéré (DPI), une version du DP dans laquelle les adversaires s'affrontent à plusieurs reprises, sans toutefois connaître à l'avance le nombre d'interactions qu'ils auront l'un avec l'autre. Dans ce contexte, la coopération mutuelle peut évoluer, et être maintenue, à condition que les joueurs utilisent une stratégie conditionnelle telle que Donnant Donnant (Tit-For-Tat, TFT) ou Pavlov. Bien que des observations réalisées en milieux naturels révèlent que le comportement de coopération ainsi que l'application de stratégies complexes telles que TFT semblent possibles (Lombardo, 1985; Milinski, 1987; Milinski *et al.*, 1990), il demeure difficile de mesurer les gains réels des protagonistes de ces interactions. De plus, bien que des études menées chez l'humain indiquent que ceux-ci sont capables d'appliquer des stratégies complexes promouvant la coopération dans un DP (Wedekind & Milinski, 1996; Milinski & Wedekind, 1998), la plupart des études menées à l'aide d'animaux non humains ne permettent pas

d'observer l'émergence de la coopération dans un contexte de DP où les gains sont contrôlés (Gardner *et al.*, 1984; Reboreda & Kacelnik, 1993; Clements & Stephens, 1995; Green *et al.*, 1995; Hall, 2003; Stevens & Stephens, 2004).

Les stratégies conditionnelles

Comme il a été mentionné plus tôt, l'application de stratégies conditionnelles par les protagonistes pourrait permettre l'évolution de l'altruisme. L'une des stratégies suggérées pour expliquer l'émergence de la coopération dans un contexte de DPI est la stratégie TFT (Axelrod & Hamilton, 1981). Un joueur appliquant cette stratégie coopère toujours au premier essai, puis copie le comportement adopté par son opposant lors de l'interaction précédente pour tous les essais suivants, selon le principe du Donnant Donnant (Axelrod & Hamilton, 1981). Ainsi, la stratégie TFT pourrait expliquer l'émergence de l'altruisme réciproque puisque les gains à long terme sont plus intéressants, étant donné que la coopération mutuelle est plus rentable pour chaque joueur que la trahison mutuelle. Par contre, une stratégie TFT pure ne permet aucune erreur et, que ce soit un comportement d'exploration incitant un joueur à tester le gain potentiel associé au comportement de trahison, ou une réelle tentative d'exploitation, la coopération mutuelle prendrait immédiatement fin.

Pour palier ce problème, des stratégies plus nuancées, dérivées de la stratégie TFT, ont été développées et plusieurs admettent la possibilité que les joueurs commettent de telles erreurs. Parmi ces modèles, on retrouve les stratégies TFT-généreux et Pavlov, ou gagne-reste/perd-change, qui prédisent davantage de

coopération qu'une stratégie TFT pure puisqu'il est possible de revenir à la coopération suite à une trahison. En effet, les joueurs qui adoptent une stratégie TFT-généreux peuvent coopérer avec une certaine probabilité suite à une trahison du partenaire (Nowak & Sigmund, 1992). En ce qui concerne les joueurs Pavlov, ils conservent le même comportement tant que celui-ci est rentable, ce qui leur permet de revenir à la coopération suite à une trahison mutuelle puisque le gain obtenu, P , est alors minime (Nowak & Sigmund, 1993).

Dans tous les cas, il demeure essentiel que les protagonistes soient en mesure d'identifier et de reconnaître leurs opposants pour qu'il puisse y avoir émergence de la coopération et, logiquement, ce genre de reconnaissance implique certaines capacités de mémoire et souvent la présence d'un lien social entre les individus (Axelrod & Hamilton, 1981).

Stabilité de l'altruisme réciproque au cours de l'évolution

L'altruisme réciproque est encore de nos jours un phénomène comportemental difficile à expliquer, d'autant plus que les stratégies altruistes, voulant que les individus coopèrent alors qu'il existe un gain plus élevé s'ils exploitaient leur opposant, peuvent facilement être mises en péril par l'existence d'individus égoïstes et tricheurs qui emploient plutôt la trahison (Becker, 1976). En effet, une stratégie est dite évolutivement stable (SÉS) lorsqu'elle ne peut être envahie par aucune autre stratégie alternative et, dans un DP, la stratégie altruiste n'est pas considérée comme évolutivement stable car elle peut être envahie par la stratégie égoïste. Ainsi, l'introduction d'individus égoïstes dans une population altruiste fera

en sorte d'augmenter les coûts associés à la coopération et, une fois que ces coûts seront devenus trop importants, la stratégie altruiste sera envahie. Par contre, la stratégie égoïste est évolutivement stable puisqu'un individu qui coopère dans une population égoïste ne sera pas viable (Axelrod & Hamilton, 1981; Axelrod, 1984).

En effet, comme les individus égoïstes adoptent des comportements qui visent à exploiter les autres individus, ils profitent des bénéfices liés à la coopération sans pour autant en assumer les coûts à leur tour et ce comportement vient nuire à l'évolution des comportements de coopération et d'altruisme réciproque. L'altruisme ne peut donc avoir été maintenu au cours de l'évolution que dans des conditions qui permettent de lutter contre les égoïstes (Wilson & Wilson, 2007). Par exemple, l'existence de représailles peut favoriser le maintien de la coopération au sein de groupes (Yamagishi, 1986, 1988; Gintis, 2000; Fehr & Gächter, 2002; Fehr *et al.*, 2002; Boyd *et al.*, 2003; Fehr, 2004; Bshary *et al.*, 2008).

Deux hypothèses principales sont proposées pour expliquer la rareté de l'altruisme réciproque chez les animaux non humains. D'une part, il pourrait y avoir une influence de l'importance du lien social qui existe entre les individus impliqués dans l'interaction. D'autre part, on suppose souvent que les animaux ne possèdent que dans de rares cas les capacités cognitives nécessaires, notamment au niveau de la mémoire, pour leur permettre d'adopter les stratégies permettant l'altruisme réciproque.

Liens sociaux à long terme

Lorsque l'on parle d'altruisme réciproque, un des exemples le plus souvent cité est celui des chauves-souris vampires, une espèce qui vit en groupes sociaux dont la composition est peu variable et dans lesquels il existe donc un lien social à long terme important entre les individus (Wilkinson, 1988). La réciprocité pourrait en effet avoir évolué chez cette espèce, d'une part parce que les individus sont capables de se reconnaître entre eux et ils sont portés à favoriser les partenaires sociaux pour qui la probabilité de rencontre est plus importante. D'autre part des individus non apparentés qui vivent en communauté plusieurs années ont nécessairement des interactions assez fréquentes, et d'un nombre indéterminé, ce qui facilite les comportements d'altruisme réciproque (Sachs *et al.*, 2004). Ainsi, les individus entre lesquels il existe un lien social à long terme devraient être portés à adopter un comportement qui optimise leurs gains à long terme et qui diminue donc significativement leur tendance à céder à la tentation de trahir dans un contexte de DPI (Stephens *et al.*, 1995; Stephens, 2000; Stephens & Anderson, 2001; Sachs *et al.*, 2004; St-Pierre *et al.*, soumis). D'ailleurs, il a été démontré chez l'humain que l'existence d'un lien social, tel que l'amitié, qui favorise les contacts fréquents entre les opposants, favorisait aussi les comportements de coopération dans le contexte de DP (Hruschka & Henrich, 2006; Majolo *et al.*, 2006).

Outre les liens sociaux à long terme retrouvés entre les individus qui vivent en groupes sociaux, un autre type de lien social à long terme qui pourrait favoriser le maintien de la coopération serait celui des liens du couple chez les espèces monogames. C'est d'ailleurs ce qu'ont démontré St-Pierre *et al.* (soumis) en

utilisant des couples de diamants mandarins, une espèce d'oiseaux chez laquelle les individus forment des liens de couple très serrés avec leur partenaire social, lien qui est maintenu pour de très longues périodes et même souvent pour toute leur vie (Zann, 1996). Dans ce contexte, les individus ont de multiples occasions d'interagir et ignorent si la relation prendra éventuellement fin puisqu'ils demeurent normalement en couple pendant plusieurs saisons de reproduction (Black, 1996). L'existence de tels liens permettrait donc aux diamants mandarins d'identifier et de reconnaître leur partenaire social, en plus de garantir des interactions répétées pour une période indéterminée avec ce même partenaire. Dans ces conditions, il serait selon toute vraisemblance avantageux pour les partenaires d'adopter un comportement favorisant de meilleurs gains à long terme, et donc d'opter pour une coopération mutuelle malgré la tentation, ce qui favoriserait notamment le succès reproducteur du couple.

Capacités cognitives – La mémoire

Une autre explication souvent donnée à l'absence de coopération chez les animaux est leur incapacité à appliquer des stratégies complexes à cause de capacités cognitives restreintes. En effet, la rareté de l'altruisme réciproque chez les animaux pourrait être attribuée au fait que leurs capacités cognitives sont limitées, notamment au niveau de la mémoire (Hammerstein, 2002; Stevens & Hausser, 2004) et de la tendance à préférer un gain immédiat malgré l'existence d'un gain à long terme (Green *et al.*, 1995; Stephens *et al.*, 1995; Stephens, 2000; Stephens & Anderson, 2001; Stephens *et al.*, 2002; Stevens & Hausser, 2004). Ainsi, on considère généralement que les espèces chez qui ces capacités sont

restreintes ne sont pas en mesure de coopérer dans un contexte de DP (Axelrod & Hamilton, 1981; Nowak & Sigmund, 1992, 1993; Dugatkin, 1997). Il a d'ailleurs été démontré que lorsque les capacités cognitives disponibles sont limitées, les sujets humains emploient une stratégie plus simple pour coopérer dans un DP, ce qui appuie l'hypothèse que ces capacités ne sont peut-être pas assez développées chez les animaux non humains (Wedekind & Milinski, 1996 ; Milinski & Wedekind, 1998).

Cependant, il existe de nombreux exemples de comportement animal qui dépendent fortement, voir entièrement, de l'existence de capacités de mémorisation, ce qui suggère qu'il serait faux de simplement croire que ces capacités sont systématiquement insuffisantes chez les animaux non humains. En effet, dans le règne animal les exemples d'utilisation de stratégies comportementales qui reposent sur les capacités de mémorisation sont nombreux et variés. C'est par exemple le cas des espèces qui utilisent des caches de nourriture comme réserves qui seront consommées durant les périodes plus difficiles, comme en saison de sécheresse ou hivernale (Sherry, 1985). La mémoire est également indispensable pour les espèces qui utilisent le parasitisme de ponte comme stratégie de reproduction puisque leur succès dépend de leur capacité à retrouver les nids des hôtes potentiels, localisés au préalable, où la femelle devra pondre (Sherry, 1982). Un autre exemple particulièrement intéressant est celui de la mémoire sociale, mise en évidence chez un passereau migrateur par Godard (1991). En effet, cette capacité à reconnaître des individus spécifiques permet de réduire de façon significative les coûts liés à la défense du

territoire lors de la période de reproduction par la réduction des comportements d'agression dirigés contre des individus familiers ainsi qu'envers le partenaire social, ce qui favorise directement le succès reproducteur.

Les facteurs qui influencent les capacités de mémorisation sont nombreux et ces capacités varient grandement entre les espèces, mais également entre les individus d'une même espèce, que ce soit selon le sexe (Sherry *et al.*, 1993), les expériences antérieures (Clayton, 2001) ou même selon la période de l'année (Smulders *et al.*, 1995). Ces variations peuvent d'une part être le résultat de différences structurales au niveau des structures cérébrales impliquées dans la mémorisation. C'est d'ailleurs le cas chez le parasite de ponte qu'est le vacher à tête brune (*Molothrus ater*) dont la femelle, qui fait la recherche de nids potentiels, possède un hippocampe plus développé que le mâle, qui n'effectue pas de recherche (Sherry *et al.*, 1993). De même, des différences saisonnières au niveau du volume de l'hippocampe ont été observées chez les espèces qui font des réserves de nourriture dans des caches (Smulders *et al.*, 1995; 2000), mais pas chez des espèces proches qui n'utilisent pas cette stratégie (Lee *et al.*, 2001)

Les capacités de mémorisation de différentes espèces peuvent reposer sur l'usage de repères différents en fonction de la tâche à accomplir. De nombreuses études ont démontré que le type de repère utilisé, spatial ou visuel, variait entre les espèces qui cachent de la nourriture et celles qui n'emploient pas cette stratégie. Plus précisément, les espèces qui cachent de la nourriture semblent utiliser davantage les repères spatiaux alors que les autres utiliseraient autant les repères

visuels que spatiaux lorsqu'il leur faut trouver de la nourriture (Brodbeck, 1994; Clayton & Krebs, 1994; Brodbeck & Shettleworth, 1995; Hampton & Shettleworth, 1996). De plus, au sein d'une même espèce, les capacités de mémorisation peuvent être différentes entre mâles et femelles en fonction du type de tâche à réaliser, ou du type de repère utilisé (Reboreda *et al.*, 1996; Astié *et al.*, 1998). Hodgson et Healy (2005) suggèrent même que l'utilisation préférentielle d'un type de repère dépendrait davantage du type de tâche à réaliser que de l'espèce ou du sexe de l'individu.

D'autre part, les capacités de mémorisation peuvent également être directement influencées par la concentration d'hormones corticostéroïdes, concentration intimement liée au niveau de stress de l'individu et pouvant varier de façon importante en fonction des conditions dans lesquelles les animaux sont testés. Le stress serait donc un facteur particulièrement important dont la considération pourrait permettre une meilleure compréhension des comportements adoptés dans certains contextes. Par exemple, le stress associé à la séparation du couple pourrait jouer un rôle clé au niveau de la capacité de coopérer dans un contexte de DP et ainsi fournir une explication plus précise quant aux mécanismes sous jacents aux résultats de St-Pierre *et al.* (soumis), selon lesquels les individus testés en couple coopèrent alors que des inconnus ne coopèrent pas. En effet, la séparation d'un couple entraîne une élévation de l'hormone corticostéroïde associée au stress dans l'organisme (Remage-Healey *et al.*, 2003 ; Rukstalis & French, 2005), ce qui pourrait bloquer les capacités de mémorisation (Brunner *et al.*, 2005) et ainsi altérer les capacités de coopération des individus. C'est cette

question qui sera développée dans le cadre de la présente étude.

La réponse endocrine au stress

En période de stress l'hypothalamus active à la fois le système nerveux sympathique, entraînant une réaction nerveuse très rapide impliquant souvent une réaction de fuite, ainsi qu'une réponse endocrine. Dans le cadre de ce projet, c'est à la réponse endocrine de l'organisme face au stress que nous nous sommes intéressés.

En période de stress un signal est envoyé aux glandes surrénales, via l'axe corticotrope qui implique l'hypothalamus, l'hypophyse ainsi que les glandes surrénales. L'hypothalamus libère le facteur de libération de la corticotropine puis l'hypophyse sécrète la corticotropine, ou ACTH, qui stimule finalement la sécrétion d'hormones corticostéroïdiennes par les glandes surrénales (Hazard & Perlemuter, 1978). Chez les oiseaux, l'hormone glucocorticostéroïde associée au stress est la corticostérone (CORT) (Holmes & Phillips, 1976; Harvey *et al.*, 1984; Wingfield, 1988).

L'augmentation de corticostérone en période de stress se fait de façon progressive, d'ailleurs chez le diamant mandarin elle est maximale après environ une vingtaine de minutes, et deux mécanismes distincts en sont responsables (Evans *et al.*, 2006). D'abord il y a production de l'hormone par les glandes surrénales puis il y a libération de la forme liée, qui est inactive, de l'hormone par la globuline liant les corticostéroïdes (corticosteroid-binding globulin, CBG)

(Roberts *et al.*, 2007). Les hormones glucocorticoïdes jouent un rôle complexe dans la réponse au stress et leur action se fait sentir de façons diverses et, bien qu'il soit difficile de le résumer brièvement, il importe de le considérer. En effet, initialement la production accrue de corticostérone a d'abord pour but de tamponner la très forte réaction nerveuse au stress pour permettre aux processus physiologiques impliqués dans la réponse au stress, comme par exemple l'augmentation du glucose sanguin, d'être déclenchés efficacement. Par la suite, cette même augmentation de corticostérone exerce un contrôle rétroactif sur l'axe corticotrope tout en favorisant les processus et comportements qui permettent de renouveler les réserves d'énergie utilisées lors de l'exposition au stress, comme le stockage d'énergie sous forme de graisse, ce qui permet le retour à l'homéostasie (Sapolsky *et al.*, 2000).

Il est possible de manipuler expérimentalement le taux de CORT plasmatique d'un organisme, le plus souvent en utilisant des proies injectées avec l'hormone (Saldanha *et al.* 2000), par exposition directe à un stress (Wingfield *et al.*, 1992; Carere *et al.*, 2003), ou alors à l'aide d'implants (Salvante & Williams, 2003; Crisculo *et al.*, 2005; DiBattista *et al.*, 2005 ; Love *et al.*, 2005; Barreto *et al.*, 2006 ; Horton *et al.*, 2007).

Le stress

Le stress est un élément naturel qu'il est souvent opportun de qualifier comme bénéfique et qui est même parfois indispensable non seulement à la survie, mais également à l'évolution même des espèces. Il s'agit en fait d'une réponse

physiologique de l'organisme face aux différents éléments stressants auxquels il est confronté, éléments qui peuvent être d'ordre tant interne qu'externe, soit physique, psychologique ou même social. De façon générale, les réactions d'un organisme face à un élément stressant, ou à un conflit, ont pour but de l'inciter à se soustraire à la situation de façon à favoriser sa survie ainsi qu'une meilleure aptitude phénotypique. Par exemple, les conflits entre prédateurs et proies favoriseront la sélection des individus les mieux outillés de façon à promouvoir leur survie, notamment par le développement et le maintien d'adaptations particulières. Chez les proies, on retrouvera notamment des stratégies de camouflage, de fuite et même de ruses comportementales, alors que chez les prédateurs on parlera plutôt de rapidité, de force ou de capacité à déjouer les mécanismes de défense de leurs proies (Endler, 1991; Lima, 1998). Il en est de même pour le stress occasionnés par des facteurs environnementaux tels que la température, la salinité, le taux d'humidité et bien d'autres. En effet, les réponses des organismes face à ces stress vont favoriser l'évolution de mécanismes et de stratégies leur permettant de reconnaître les milieux hostiles et ainsi de les éviter ou de s'y adapter pour y survivre et s'y reproduire. Ainsi, les réactions physiologiques et comportementales engendrées par le stress sont indispensables au bon fonctionnement des organismes dans la mesure où elles peuvent être considérées comme adaptatives.

Le stress social

Dans le cadre de la présente étude nous nous sommes intéressés au stress découlant du contexte social dans lequel évoluent nos sujets d'étude, plus

précisément le stress résultant de la séparation de partenaires sociaux. Il a été démontré chez plusieurs espèces formant des liens sociaux à long terme, et plus particulièrement chez les espèces monogames, que la séparation des partenaires est une source de stress importante qui entraîne une augmentation du taux de CORT plasmatique (singe titi: Mendoza & Mason, 1986; campagnol des prairies: DeVries *et al.*, 1995; hamster nain: Castro & Matt, 1997; Reburn & Wynne-Edwards, 1999; diamant mandarin: Remage-Healy *et al.*, 2003). Plusieurs auteurs considèrent d'ailleurs que ces élévations de CORT pourraient constituer une réponse adaptative à la séparation des partenaires chez les espèces monogames.

Ceci est d'ailleurs appuyé par le fait que des taux élevés de CORT sur une période prolongée entraînent une inhibition des comportements de reproduction et du système reproducteur, mais également par le fait que le retour à la normale du taux de CORT soit spécifique au retour du partenaire d'origine, la présence de congénères ne pouvant que tamponner les réactions physiologiques et comportementales à la séparation (Silverin, 1998; Wingfield *et al.*, 1999; Remage-Healey *et al.*, 2003; Rukstalis & French, 2005). Ainsi, les individus affectés n'entament pas immédiatement la recherche d'un nouveau partenaire, ce qui empêcherait qu'il y ait un divorce à chaque séparation temporaire, ce qui représenterait une perte de l'investissement énergétique fait lors de l'appariement initial. Ceci serait avantageux pour les diamants mandarins puisque les coûts associés au divorce sont très élevés chez cette espèce dont l'espérance de vie est assez courte. En effet, la recherche d'un nouveau partenaire demande un investissement important en termes de temps et d'énergie, ce qui fait que les

individus qui demeurent avec leur partenaire initial réussissent généralement à se reproduire plus rapidement que les autres (Rowley, 1983; Zann, 1996; Adkins-Regan & Tomaszycski, 2007). De plus, comme les diamants mandarins évoluent dans un environnement plutôt imprévisible, il est plus qu'avantageux d'être en mesure de se reproduire rapidement lorsque des conditions propices à la nidification et l'élevage des jeunes se présentent (Zann, 1994, 1996; Perfito *et al.*, 2007). Ces éléments soulignent donc l'importance potentielle des réactions au stress social chez les espèces qui, tel que le diamant mandarin, établissent des liens sociaux solides et durables.

La question se pose donc à savoir si des diamants mandarins exposés à des taux élevés de CORT seraient toujours en mesure de reconnaître le potentiel d'interactions répétées avec leur partenaire social, ce qui pourrait influencer les stratégies comportementales employées dans un contexte de Dilemme du Prisonnier. Appuyant cette hypothèse, certaines études ont démontré que l'élévation expérimentale du taux de CORT pouvait entraîner un changement de préférence et même une aversion pour le partenaire social et ceci pourrait influencer la perception de la fréquence potentielle d'interaction avec ce dernier (DeVries *et al.*, 1995; Kavaliers & Ossenkopp, 2001). Ainsi, il serait possible que les diamants mandarins expérimentalement exposés à des taux élevés de CORT ne cherchent plus à adopter des stratégies maximisant leurs gains à long terme, mais adopteraient plutôt un comportement favorisant un gain immédiat.

Effets du stress sur la mémoire via les corticostéroïdes

Les capacités de mémoire sont souvent considérées comme un élément clé dans l'application de stratégies permettant la coopération dans un contexte de DP et elles peuvent être grandement influencées par la concentration d'hormones corticostéroïdes. Il importe donc de s'intéresser aux effets que peut avoir une augmentation du taux de CORT sur la mémoire.

L'effet sur la mémoire de l'augmentation d'hormones corticostéroïdes occasionnée par un stress ponctuel aurait pour but de permettre la sélection du comportement le mieux adapté pour permettre la survie de l'organisme (De Kloet *et al.*, 1999). En effet, à dose physiologique normale et pour une période de courte durée, l'augmentation du taux d'hormones corticostéroïdes favoriserait l'interprétation et la mémorisation de nouvelles informations tout en facilitant la disparition des comportements qui ne sont pas nécessaires à la survie de l'organisme (De Kloet *et al.*, 1999). Des études montrent également qu'une élévation modérée de CORT semble avoir des effets bénéfiques sur la mémoire spatiale chez les espèces qui cachent de la nourriture, et ce même lorsque cette élévation se produit sur une période prolongée (Saldanha *et al.*, 2000; Pravosudov, 2003).

Plusieurs mécanismes ont été suggérés pour expliquer de quelles façons une élévation du taux de CORT dans l'organisme pourrait affecter les capacités de mémorisation. D'abord, il semblerait qu'une augmentation modérée de CORT faciliterait la synthèse de protéines et provoquerait une augmentation du taux de glucose sanguin au niveau du cerveau, processus bénéfiques pour les capacités

de mémorisation (Gold, 1995; Cahill & McGaugh, 1996; Rose, 2000). Par contre, des études ont démontré que la relation entre les taux d'hormones corticostéroïdes et l'activité des neurones de l'hippocampe ne serait pas linéaire, mais bien en forme de U inversé, ce qui suppose qu'une élévation modérée du taux d'hormones corticostéroïdes serait bénéfique pour les processus cognitifs, alors que des taux trop faibles ou trop élevés seraient néfastes (Diamond *et al.*, 1992; Andreano & Cahill, 2006).

Un grand nombre d'études se sont intéressées aux effets de l'élévation très importante du taux de corticostéroïdes sur les processus cognitifs (Lupien & McEwen, 1997). Pour bien comprendre les implications de ce type d'augmentation, il importe de savoir qu'il existe deux types de récepteurs auxquels ces hormones peuvent se lier de façon à modifier les processus cognitifs. Ce sont les récepteurs glucocorticoïdes (GR) et minéralocorticoïdes (MR), tous deux retrouvés en densité importante au niveau de l'hippocampe (Reul & De Kloet, 1985; De Kloet *et al.*, 1999). D'ailleurs, il a été démontré qu'une forte élévation du taux d'hormones corticostéroïdes provoque des modifications du réseau synaptique actif en entraînant une activation importante des récepteurs GR, ce qui a pour effet de bloquer la potentialisation synaptique, et donc la transmission de l'influx nerveux (Takahashi *et al.*, 2004). Appuyant l'hypothèse que les hormones corticostéroïdes influent sur la mémoire, des études ont démontré qu'une administration massive entraîne une dégradation importante, mais réversible, de la mémoire déclarative à long terme (Oliveri *et al.*, 1998; De Quervain *et al.*, 2000). Également, De Kloet *et al.* (1999) ont montré que les sujets à qui on administrait un antagoniste des

récepteurs GR et MR devenaient amnésiques à différents degrés, ce qui illustre l'implication de ces récepteurs au niveau de la mémoire.

En ce qui concerne l'exposition chronique au stress, elle semble avoir une influence néfaste sur certaines structures cérébrales qui sont intimement associées aux processus de mémorisation. Notamment, il a été constaté qu'une élévation chronique du taux d'hormones corticostéroïdes a un effet neurotoxique sur l'hippocampe (Sapolsky *et al.*, 1990). Ainsi, une augmentation importante et prolongée du taux de corticostéroïdes pourrait avoir des conséquences majeures au niveau de l'aptitude phénotypique de l'organisme, notamment en altérant les processus cognitifs (De Kloet *et al.*, 1999) et en jouant sur des comportements dépendant de la mémoire (truite arc-en-ciel: Barreto *et al.*, 2006; mésange charbonnière: Carere *et al.*, 2003; humain: Brunner *et al.*, 2005). De telles augmentations peuvent également augmenter la vulnérabilité de l'individu aux maladies (De Kloet *et al.*, 1999) ainsi que diminuer fortement la qualité des soins parentaux donnés par l'individu (Roberts *et al.*, 2007).

Il est important ici de bien comprendre que les changements de comportement ne sont pas directement causés par la variation de la concentration plasmatique d'hormones corticostéroïdes, mais bien par l'influence qu'a celle-ci sur les mécanismes de la mémoire (De Kloet *et al.*, 1999). Plus précisément la variation du taux de corticostéroïdes jouerait sur la capacité d'un individu à associer la réponse appropriée à un stimulus donné dans un contexte précis (De Kloet *et al.*, 1999). Ainsi, il est plausible qu'un stress social considérable, comme la séparation

d'un couple, puisse influencer fortement les capacités cognitives d'un individu et modifier sa capacité à appliquer certaines stratégies comportementales.

Par contre, il importe de considérer que les diamants mandarins évoluent dans des conditions environnementales semi désertiques difficiles où les périodes de disette sont difficile à prévoir, notamment parce que les périodes de pluies sont imprévisibles, ce qui contribuerait à un taux de mortalité plutôt élevé (Stafford Smith & Morton, 1990; Zann, 1996). Ceci fait en sorte que les individus peuvent être fréquemment soumis au stress de séparation du couple, et donc à des taux de CORT élevés, ce qui rend difficile de prévoir les effets de ces élévations sur la cognition. En effet, on serait porté à croire que dans ce cas la sélection favoriserait les individus ayant une réaction minime au stress. Cependant, il est possible qu'une forte réaction au stress social soit adaptative malgré une diminution des capacités de mémoire à condition que cela n'affecte que peu la survie des individus.

Il est également important de considérer le fait que l'action des hormones corticostéroïdes peut aussi se faire sentir à d'autres niveaux que celui de la mémoire, mais qui pourraient également altérer la performance dans un DP. En effet, il a été démontré chez différentes espèces qu'une exposition au stress, comme par exemple un manque de nourriture, causerait une augmentation du taux d'activité et d'impulsivité lors des activités d'approvisionnement (Astheimer *et al.*, 1992; Breuner *et al.*, 1998; Lynn *et al.*, 2003; Löhms *et al.*, 2006; Martins *et al.*, 2007). Un tel effet pourrait inciter les sujets à modifier leurs comportements ainsi

que la stratégie employée dans un DP, sans que la mémoire ou la cognition ne soit directement impliquée dans le changement de comportement observé. Par contre, nous n'avons pas exploré cette possibilité puisque les diamants mandarins exposés à une source de stress réagissaient plutôt en adoptant des comportements visant à conserver leur énergie, notamment une diminution importante du taux d'activité (Dall & Witter, 1998).

Objectifs et hypothèses de travail

Une des réalités émergentes de la recherche en écologie comportementale est l'importance de savoir aborder le comportement animal comme étant le résultat d'une multitude d'interactions tant environnementales que physiologiques. Les éléments présentés plus tôt ne permettent qu'une approche partielle du comportement de coopération lorsqu'ils sont considérés individuellement, mais ensemble ils nous offrent la possibilité d'en développer une vision plus complète.

Le but de cette maîtrise était donc d'en arriver à une compréhension plus juste de l'effet du stress sur le comportement de coopération chez des individus non apparentés possédant un lien social à long terme, soit le lien de couple chez des diamants mandarins. Nous avons voulu déterminer si la réaction physiologique au stress avait une influence directe sur la capacité des individus à maintenir une coopération mutuelle en contexte de DP. À l'aide d'implants contenant de la CORT permettant de répliquer la réponse endocrine à un stress significatif, et d'implants vides servant de contrôles, nous avons pu étudier la capacité d'individus à maintenir la coopération avec leur partenaire social lors du passage d'une situation

de mutualisme vers un DP. Pour ce faire, plusieurs couples ont été testés avec implants de CORT et implants de contrôle, et ce toujours avec leur partenaire social. Le taux d'hormones corticostéroïdes était donc le seul paramètre variable de cette étude, toutes les procédures expérimentales étant effectuées en laboratoire dans des conditions contrôlées.

Vu l'importance accordée aux capacités de mémoire dans l'application des stratégies conditionnelles qui pourraient permettre un comportement de coopération mutuelle dans le contexte de DPI, il était indispensable de vérifier avant tout l'influence d'une augmentation de CORT sur ces capacités chez le diamant mandarin. Dans le cas où il y aurait bel et bien une influence néfaste sur la mémoire, il serait d'autant plus plausible qu'une telle augmentation de CORT puisse limiter la capacité des individus à appliquer une stratégie leur permettant de coopérer dans un DPI.

Ensuite, dans le but de vérifier l'influence du stress sur la stratégie conditionnelle utilisée par les diamants mandarins, nous nous sommes intéressés au taux d'erreurs commises par les individus lorsqu'ils sont testés en DPI avec leur partenaire social avec implant de CORT et de contrôle. Si l'influence potentielle de la CORT se joue entièrement au niveau de son impact sur les capacités de mémoire, les individus devraient faire davantage d'erreurs lorsque testés avec un implant de CORT plutôt qu'avec un implant de contrôle. Ainsi, les individus aux capacités de mémoire affectées devraient commettre davantage d'erreurs et être davantage portés à trahir après une coopération du partenaire ainsi qu'à coopérer

lorsque leur partenaire a trahi.

À notre connaissance, il s'agit ici de l'une des premières études expérimentales menée à l'aide d'animaux non humains qui aborde le comportement de coopération en prenant spécifiquement en considération l'aspect physiologique lié au stress. Le fait de déterminer que le stress peut bel et bien influencer la capacité de coopérer d'individus en couple pourrait non seulement avoir un impact important au niveau de l'étude de ce comportement, mais également du comportement en général. En effet, ceci en soulignerait d'autant plus l'importance de porter une attention particulière aux conditions dans lesquelles les animaux sont testés.

De plus, puisque la réaction physiologique au stress social correspond à une élévation du taux plasmatique de corticostéroïdes chez plusieurs espèces (singe titi: Mendoza & Mason 1986; campagnol des prairies: DeVries *et al.* 1995; hamster nain: Castro & Matt 1997; Reburn & Wynne-Edwards 1999; diamant mandarin: Remage-Healy *et al.* 2003; humain; Takahashi *et al.*, 2004; ouistiti du Bahia: Rukstalis & French, 2005), il y a de bonnes possibilités pour que les conclusions de la présente étude puissent éventuellement être appliquées à des modèles autres que les oiseaux monogames.

Contribution des coauteurs

Les deux articles qui sont présentés dans ce mémoire résultent entièrement des travaux réalisés dans le cadre de ma maîtrise sous la direction de Frédérique Dubois. J'ai personnellement et entièrement mis au point les protocoles utilisés, construit les dispositifs expérimentaux ainsi qu'effectué l'ensemble des expérimentations dont découlent les résultats présentés dans ces articles, et ce sous la supervision de ma directrice. Les données exploitées dans les deux manuscrits ont été recueillies et analysées par moi-même, également sous la supervision de ma directrice. J'ai bénéficié des conseils et des installations du laboratoire de Nadia Aubin-Horth, co-auteure du premier article présenté (Chapitre 3, p. 54) pour l'aspect de l'étude se rapportant à la manipulation hormonale.

Au niveau de la rédaction des articles, ma contribution est majeure, tant au niveau de la recherche bibliographique, de l'interprétation des résultats et de la production des manuscrits. À ce niveau, le rôle de ma directrice a principalement été de commenter le contenu et la forme de mes écrits et de suggérer des corrections.

Références

- Adkins-Regan, E. & Tomaszycki, M. (2007) Monogamy on the fast track. *Biol. Lett.* **3**:617-619.
- Andreano, J.M. & Cahill, L. (2006) Glucocorticoid release and memory consolidation in men and women. *Psychol. Sci.* **17**(6):466-70.
- Astheimer, L.B., Buttemer, W.A., Wingfield, J.C. (1992) Interactions of corticosterone with feeding, activity, and metabolism in passerine birds. *Omnis. Scand.* **23**:355-365.
- Astié, A.A., Kacelnik, A., Reboreda, J.C. (1998) Sexual differences in memory in shiny cowbirds. *Anim. Cogn.* **1**:77-82.
- Axelrod, R. (1984) *The evolution of cooperation*. Basic Books, New York.
- Axelrod, R. & Hamilton, W. D. (1981) The evolution of cooperation. *Science* **211**:1390-1396.
- Barreto, R.E., Volpato, G.L., Pottinger, T.G. (2006) The effect of elevated blood cortisol levels on the extinction of a conditioned stress response in rainbow trout. *Horm. Behav.* **50**:484-488.
- Becker, G.S. (1976) Altruism, egoism and genetic fitness: Economics and sociobiology. *J. Econ. Lit.* **14**:817-826.
- Black, J. M. (1996) *Partnerships in Birds: The Study of Monogamy*. New York: Oxford University Press.
- Boyd, R., Gintis, H., Bowles, S., Richerson, P.J. (2003) The evolution of altruistic punishment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **100**:3531-3535.

- Breuner, C.W., Orchinik, M., Hahn, T.P., Meddle, S.L., Moore, I.T., Owen-Ashley, N.T., Sperry, T.S., Wingfield, J.C. (2003) Differential mechanisms for regulation of the stress response across latitudinal gradients. *Am. J. Physiol. Reg. Integr. Comp. Physiol.* **285**:R594-R600.
- Brodbeck, D.R. (1994) Memory for spatial and local cues: a comparison of a storing and a nonstoring species. *Anim. Learn. Behav.* **22**:119-133.
- Brodbeck, D.R. & Shettleworth, S.J. (1995) Matching location and color of a compound stimulus - comparison of a food-storing and a nonstoring bird species. *J. Exp. Psych.: Anim. Behav. Proc.* **21**:64-77.
- Brunner, R., Schaeffer, D., Hess, K., Parzer, P., Resch, F., Schwab, S. (2005) Effect of corticosteroids on short-term and long term memory. *Neurology* **64**:335-337.
- Bshary, R., Grutter, A.S., Willener, A.S.T., Leimar, O. (2008) Pairs of cooperating cleaner fish provide better service quality than singletons. *Nature* **455**:964-966.
- Cahill, L., McGaugh, J.L. (1996) Modulation of memory storage. *Curr. Opin. Neurobiol.* **6**:237-242.
- Carere, C., Grootuis, T.G.G, Möstl, E., Daans, S., Koolhaas, J.M. (2003) Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress. *Horm. Behav.* **43**:540-548.
- Castro, W.L.R. & Matt, K.S. (1997) The importance of social condition in the hormonal and behavioral response to acute social stressor in the male siberian dwarf hamster (*Phodopus sungorus*). *Horm. Behav.* **32**(3):209-216.

- Charnov, E. L. & Krebs, J. R. (1975) The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *Am. Nat.* **109**:107-112.
- Clayton, N.S. (2001) Hippocampal growth and maintenance depend on food-caching experience in juvenile mountain chickadees (*Poecile gambeli*). *Behav. Neurosci.* **115**:614-625.
- Clayton, N.S. & Krebs, J.R. (1994) One-trial associative memory - comparison of food-storing and nonstoring species of birds. *Anim. Learn. Behav.* **22**:366-372.
- Clements, K. C. & Stephens, D. W. (1995) Testing models of nonkin cooperation: Mutualism and the Prisoner's Dilemma. *Anim. Behav.* **50**:527-535.
- Crisculo, F., Chastel, O., Bertille, F., Gabrielsen, G.W., Le Maho, Y., Raclot, T. (2005) Corticosterone alone does not trigger a short term behavioural shift in incubating female common eiders *Somateria mollissima*, but does modify long term reproductive success. *J. Avian. Biol.* **36**:306-312.
- Da Silva, K.B., Mahan, C., da Silva, J. (2002) The thrill of the chase: Eastern chipmunks call to warn kin. *J. Mammal.* **83**(2):546-552.
- De Kloet, E.R., Oitzl, M.S., Joels, M. (1999) Stress and cognition: are corticosteroids good or bad guys? *Trends Neurosci.* **22**:422-426.
- De Quervain, D.J-F., Roozendaal, B., Nitsch, R.M., McGaugh, J.L., Hock, C. (2000) Acute cortisone administration impairs retrieval of long-term declarative memory in humans. *Nat. Neurosci.* **3**:313-314.
- DeVries, A.C., DeVried, M.B., Taymans, S., Carter, C.S. (1995) Modulation of pair bonding in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) by corticosterone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92**:7744-7748.

- Diamond, D. M., Bennett, M. C., Fleshner, M., Rose, G. M., (1992) Inverted-U relationship between the level of peripheral corticosterone and the magnitude of hippocampal primed burst potentiation. *Hippocampus* **2**(4):421-30.
- DiBattista, J.D., Anisman, H., Whitehead, M., Gilmour, K.M. (2005) The effects of cortisol administration on social status and brain monoaminergic activity in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *J. Exp. Biol.* **208**:2707-2718.
- Dugatkin, L.A. (1997) The evolution of cooperation. *BioScience* **47**(6):355-362.
- Dunford, C. (1977) Kin selection for ground squirrels alarm calls. *Am. Nat.* **111**(15):782-785.
- Endler, J.A. (1991) *Interactions between predators and prey*. In: Krebs, J.R., Davies, N.B. (Ed), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell, pp. 169 -196.
- Evans, M. R., Roberts, M. L., Buchanan, K. L. & Goldsmith, A. R. (2006) Heritability of corticosterone response and changes in life history traits during selection in the zebra finch. *J. Evol. Biol.* **19**:343-352.
- Fehr, E. (2004) Don't lose your reputation. *Nature* **432**:449-450.
- Fehr, E., Fischbacher, U., Gächter, S. (2002) Strong reciprocity, human cooperation, and the enforcement of social norms. *Hum. Nat. Int. Bios.* **13**:1-25.
- Fehr, E. & Gächter, S. (2002) Altruistic punishment in humans. *Nature* **415**:137-140.
- Gardner, R. M., Corbin, T. L., Beltramo, J. S., Nickell, G. S. (1984) The Prisoner's Dilemma game and cooperation in the rat. *Psychol. Rep.* **55**:687-696.

- Gintis, H. (2000) Strong reciprocity and human sociality. *J. Theor. Biol.* **206**:169-179.
- Godard, R. (1991) Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. *Nature* **350**:228-229.
- Gold, P.E. (1995) Role of glucose in regulating brain and cognition. *Am. J. Clin. Nutr.* **61**(suppl.):987S-995S.
- Green, L., Price, P. C., Hamburger, M. E. (1995) Prisoner's Dilemma and the Pigeon Control by immediate consequences. *J. Exp. Anal. Behav.* **64**:1-17.
- Hall, S. S. (2003) Transitions between cooperative and non-cooperative responding in the 'Pigeon's Dilemma'. *Behav. Process.* **60**:199-208.
- Hamilton, W. D. (1964) The genetical evolution of social behavior. *J. Theor. Biol.* **7**:1-52.
- Hammerstein, P. (2002) *Why is reciprocity so rare in social animals*. In: Genetic and Cultural Evolution of Cooperation, P. Hammerstein (Ed) MIT Press, Cambridge, pp. 83-94.
- Hampton, R.R. & Shettleworth, S.J. (1996) Hippocampus and memory in a food-storing and in a nonstoring bird species. *Behav. Neurosci.* **110**:946-964.
- Harvey, S., Phillips, J.G., Rees, A., Hall, T.R. (1984) Stress and adrenal function. *J. Exp. Zool.* **232**:633-645.
- Hazard J. & Perlemuter L. (1978) *Endocrinologie*. Collection Abreg6, Masson, Paris, 490 p.

- Hodgson, Z.G. & Healy, S.D. (2005) Preference for spatial cues in a non-storing songbird species. *Anim. Cogn.* **8**:211-214.
- Holmes, W.N., Phillips, J.G. (1976) *The adrenal cortex of birds*, in: Chester- Jones, Henderson, I.W. (Eds.), *General, Comparative, and Clinical Endocrinology of the Adrenal Cortex*, Academic Press, London, pp. 293-420.
- Hoogland, J. L. (1983) Nepotism and alarm calling in the black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*). *Anim. Behav.* **31**:472-479.
- Hoogland, J. L. (1995) *The Black-tailed Prairie Dog: Social Life of a Burrowing Mammal*. Chicago: University of Chicago Press.
- Horton, B.M., Long, J.A., Holberton, R. (2007) Intraperitoneal delivery of exogenous corticosterone via osmotic pump in a passerine bird. *Gen. Comp. Endocrinol.* **152**:8-13.
- Hruschka, D.J., Henrich, J. (2006) Friendship, cliquishness, and the emergence of cooperation. *J. Theor. Biol.* **239**(1):1-15.
- Lee, D.W., Smith, G.T., Tramontin, A.D., Soma, K.K., Brenowitz, E.A., Clayton, N.S. (2001) Hippocampal volume does not change seasonally in a non food-storing songbird. *Neuroreport* **12**(9):1925-1928.
- Lima, S.L. (1998) Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Adv. Study Behav.* **27**:215-290.
- Löhmus, M., Sundström, F., Moore, F.R. (2006) Non-invasive corticosterone treatment changes foraging intensity in red-eyed vireos *Vireo olivaceus*. *J. Avian Biol.* **37**:523-526.

- Lombardo, M. (1985) Mutual restraint in tree swallows: a test of the Tit-for-Tat model of reciprocity. *Science* **227**:1363-1365.
- Love, O.P., Chin, E.H., Wynne-Edwards, K.E., Williams, T.D. (2005) Stress Hormones: A Link between Maternal Condition and Sex-Biased Reproductive Investment. *Am. Nat.* **166**(6):751-766.
- Lupien, S.J. & McEwen, B.S. (1997) The acute effects of corticoids on cognition: integration of animal and human model studies. *Brain Res. Rev.* **24**:1-27.
- Lynn, S.E., Breuner, C.W., Wingfield, J.C. (2003) Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Horm. Behav.* **43**:150-157.
- MacWhirter, R. B. (1992) Vocal and escape responses of Colombian ground squirrels to simulated terrestrial and aerial predator attacks. *Ethology* **91**:311-325.
- Majolo, B., Ames, K., Brumpton, R., Garratt, R., Hall, K., Wilson, N. (2006) Human friendship favours cooperation in the iterated prisoner's dilemma. *Behav.* **143**:1383-1395.
- Martins, T.L.F., Roberts, M.L., Giblin, I., Huxham, R., Evans, M.R. (2007) Speed of exploration and risk-taking behavior are linked to corticosterone titres in zebra finches. *Horm. Behav.* **52**:445-453.
- Maynard Smith, J. (1965) The evolution of alarm calls. *Am. Nat.* **99**:59-63.
- Mendoza, S.P. & W.A. Mason (1986) Parental division of labour and differentiation of attachments in a monogamous primate (*Callicebus moloch*). *Anim. Behav.* **34**:1336-1347.

- Milinski, M. (1987) Tit for Tat and the evolution of cooperation in sticklebacks. *Nature* **325**:433-435.
- Milinski, M., Pfluger, D., Killling, D. And Kettler, R. (1990) Do sticklebacks cooperate repeatedly in reciprocal pairs? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **27**:17-21.
- Milinski, M. & Wedekind, C. (1998) Working memory constrains human cooperation in the Prisoner's Dilemma. *P. Natl. Acad. Sci. USA* **95**:13755-13758.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. (1992) Tit-for-Tat in heterogeneous populations. *Nature* **355**:250-253.
- Nowak, M. & Sigmund, K. (1993) A strategy of win stay, lose shift that outperforms Tit-for-Tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature* **364**:56-58.
- Oliveri, R.L., Sibilgia, G., Valentino, P., Russo, C., Romeo, N., Quattrone, A. (1998) Pulsed methylprednisolone induces a reversible impairment of memory in patients with relapsing–remitting multiple sclerosis. *Acta. Neurol. Scand.* **97**:366-369.
- Perfito, N., Zann, R.A., Bentley, G.E., Hau, M. (2007) Opportunism at work: habitat predictability affects reproductive readiness in free-living zebra finches. *Funct. Ecol.* **21**:291–301.
- Pravosudov, V.V. (2003) Long-term moderate elevation of corticosterone facilitates avian food-caching behaviour and enhances spatial memory. *Proc. R. Soc. Lond. Series B* **270**:2599-2604.
- Reboreda, J.C., Clayton, N.S., Kacelnik, A. (1996) Species and sex differences in hippocampus size in parasitic and non-parasitic cowbirds. *Neuroreport.* **7**(2):505-508.

- Reboreda, J. C. & Kacelnik, A. (1993) The role of autoshaping in cooperative 2-player games between starlings. *J. Exp. Anal. Behav.* **60**:67-83.
- Reburn, C.J. & Wynne-Edwards, K.E. (1999) Hormonal changes in males of a naturally biparental and uniparental mammal. *Horm. Behav.* **35**:163-176.
- Remage-Healey, L., Adkins-Regan, E., Romero, M.L. (2003) Behavioral and adrenocortical responses to mate separation and reunion in zebra finch. *Horm. Behav.* **43**:108-114.
- Reul, J.M.H.M & De Kloet, E.R. (1985) Two receptor systems for corticosterone in rat brain: microdistribution and differential occupation. *Endocrinology* **117**(6):2505–2511.
- Roberts, M.L., Buchanan, K.L., Bennett, A.T.D., Evans, M.R. (2007). Mate choice in zebra finches: does corticosterone play a role? *Anim. Behav.* **74**:921-929.
- Rose, S.P.R. (2000) God's organism? The chick as a model system for memory studies. *Learn. Mem.* **7**:1-17.
- Rowley, I. (1983) *Re-mating in birds*. In: Bateson P, editor. *Mate choice*. Cambridge University Press: Cambridge, UK pp. 331–360.
- Rukstalis, M. & French, J.A. (2005) Vocal buffering of the stress response: exposure to conspecific vocalisations moderates urinary cortisol excretion in isolated marmosets. *Horm. Behav.* **47**:1-7.
- Sachs, J. L., Mueller, U. G., Wilcox, T. P. & Bull, J. J. (2004) The evolution of cooperation. *Q. Rev. Biol.* **79**:135-160.

- Salvante, K.G. & Williams, T.D. (2003) Effects of corticosterone on the proportion of breeding females, reproductive output and yolk precursor levels. *Gen. Comp. Endocrinol.* **130**(3):205-214.
- Saldanha, J.C., Schlinger, B.A., Clayton, N.S., (2000) Rapid effects of corticosterone on cache recovery in mountain chickadees (*Parus Gambeli*). *Horm. Behav.* **37**:109-115.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M., Munck, A.U. (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory and preparative actions. *Endocr. Rev.* **21**(1):55-89.
- Sapolsky, R.M., Uno, H., Rebert, C.S., Finch, C.E. (1990) Hippocampal damage associated with prolonged glucocorticoid exposure in primates. *J. Neurosci.* **10**:2897-2902.
- Sherman, P.W. (1977) Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* **197**(4310):1246-1253.
- Sherry, D. F. (1982) Food storage, memory, and marsh tits. *Anim. Behav.* **30**:631-633.
- Sherry, D.F. (1985) Food storage in birds and mammals. *Adv. Stud. Behav.* **15**:153-188.
- Sherry, D.F., Forbes, M.R.L., Khurgel, M., Ivy, G.O. (1993) Females have a larger hippocampus than males in the brood-parasitic brown-headed cowbird. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **90**:7839-7843.
- Silverin, B. (1998) The stress response and autumn dispersal behaviour in willow tits. *Anim. Behav.* **53**:451-459.

- Smith, R. J. F. (1986) Evolution of alarm signals: role of benefits of retaining group members or territorial neighbors. *Am. Nat.* **128**:604-610.
- Smulders, T.V., Sasson, A.D., Devoogd, T.J. (1995) Seasonal variation in hippocampal volume in a food- storing bird, the black-capped chickadee. *J. Neurobiol.* **27**:15-25.
- Smulders, T.V., Shiflett, M.W., Sperling, A.J., Devoogd, T.J. (2000) Seasonal changes in neuron numbers in the hippocampal formation of a food-hoarding bird: The black capped chickadee. *J. Neurobiol.* **44**(4):414-422.
- Stafford Smith, D.M. & Morton, S.R. (1990). A framework for the ecology of arid Australia. *J. Arid Env.* **18**(3): 255-278.
- Stephens, D. W. (2000) Cumulative benefit games: Achieving cooperation when players discount the future. *J. Theor. Biol.* **205**:1-16.
- Stephens, D. W. & Anderson, D. (2001) The adaptive value of preference for immediacy: when shortsighted rules have farsighted consequences. *Behav. Ecol.* **12**:330-339.
- Stephens, D.W., McLinn, C.M., Stevens, J.R. (2002) Discounting and reciprocity in an Iterated Prisoner's Dilemma. *Science* **298**, 2216-2218.
- Stephens, D. W., Nishimura, K. & Toyer, K.B. (1995) Error and discounting in the Iterated Prisoner's Dilemma. *J. Theor. Biol.* **176**:457-469.
- Stevens, J.R. & Hausser, M.D. (2004) Why be nice? The psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends Cogn. Sci.* **8**(2):60-65.
- Stevens, J.R. & Stephens, D.W. (2004) The economic basis of cooperation: tradeoffs between selfishness and generosity. *Behav. Ecol.* **15**:255-261.

- St-Pierre, A., Larose, K., Dubois, F. (2009) Long-term social bonds promote cooperation in the Iterated Prisoner's Dilemma. *Soumis*
- Takahashi, T., Ikeda, K., Ishikawa, M., Tsukasaki, T., Nakama, D., Tanida, S., Tatsuya, K. (2004) Social stress-induced cortisol elevation acutely impairs social memory in humans. *Neurosci. Lett.* **363**:125-130.
- Trivers, R. L. (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* **46**:35-57.
- Wedekind, C. & Milinski, M. (1996) Human cooperation in the simultaneous and the alternating Prisoner's Dilemma: Pavlov versus Generous Tit-for-Tat. *P. Natl. Acad. Sci. USA* **93**:2686-2689.
- Wilkinson, G. S. (1984) Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature* **308**:181-184.
- Wilkinson, G. S. (1988) Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethol. Sociobiol.* **9**:85-100.
- Wilson, D.S., Wilson, E.O. (2007) Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Q. Rev. Biol.* **82**:327-348.
- Wingfield, J.C. (1988) *Changes in reproductive function of free-living birds in direct response to environmental perturbations*. In: Stetson, M.H. (Ed.), *Proceedings in Life Science: Processing of Environmental Information in Vertebrates*. Springer, New York, pp. 121-148.
- Wingfield, J.C., Jacobs, J.D., Tramontin, A.D., Perfito, N., Meddle, S., Maney, D.L., Soma, K. (1999) *Toward and ecological basis of hormone-behavior interactions in reproduction of birds*. In: Wallen, K., Schneider, J. (Ed.), *Reproduction in Context*. M.I.T. Press, Cambridge, pp. 85–128.

- Wingfield, J. C., Vleck, C. M. & Moore, M. C. (1992) Seasonal changes of the adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran Desert. *J. Exp. Zool.* **264**:419-428.
- Yamagishi, T. (1986) The provision of a sanctioning system as a public good. *J. Pers. Soc. Psychol.* **51**:110-116.
- Yamagishi, T. (1988) Seriousness of social dilemmas and the provision of a sanctioning system. *Soc. Psych. Q.* **51**:32-42.
- Zann, R. (1994) Reproduction in a zebra finch colony in south-eastern Australia: the significance of monogamy, precocial breeding and multiple broods in a highly mobile species. *Emu.* **94**:285-299.
- Zann, R. A. & Michael, B. (1996) *The zebra finch: A synthesis of field and laboratory studies*. Oxford, New York: Oxford University Press.

Chapitre 2

Méthodologie

Sujets – 17 oiseaux au total : 9 femelles et 8 mâles.

Les sujets d'étude utilisés dans le cadre de ce projet étaient des femelles et des mâles diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) adultes provenant d'un fournisseur commercial et obtenus en avril et mai 2006. Les couples utilisés pour la réalisation de ce projet formaient des couples stables, formés plusieurs mois avant le début des expériences. Cette précaution avait pour objectif d'assurer la solidité des liens de couple formés. De plus, pour limiter les biais potentiels, nous avons utilisé des individus différents pour l'expérience préliminaire et l'expérience principale.

Lors de l'expérience préliminaire, nous avons utilisé deux mâles et trois femelles, soit deux couples utilisés pour les tests de mémoire et une femelle entraînée comme modèle. La femelle modèle n'a reçu aucun implant lors de cette expérience alors que les quatre autres individus ont été testés avec chaque type d'implants, soit un de contrôle (vide) et un de CORT. Pour la réalisation de notre expérience principale quatre mâles et quatre femelles, soit quatre couples, ont été utilisés. Lors de l'expérience principale, tous les individus ont été testés avec chaque type d'implants, soit un implant de contrôle et un de CORT.

Tant pour l'expérience préliminaire que pour l'expérience principale, les oiseaux étaient maintenus en couple dans des cages de 38,5 × 24,3 × 40 cm avec une photopériode de 12h jour: 12h nuit. Afin d'éviter toute perturbation du lien de couple, les oiseaux étaient hébergés en permanence uniquement avec leur

partenaire. Cette isolation des couples était primordiale puisque les diamants mandarins peuvent établir des couples très rapidement (Zann, 1996) et même changer de partenaire dans le cas où ils se retrouvent isolés, tant visuellement que de façon auditive, de leur partenaire (Silcox & Evans, 1982). Les sujets avaient accès à de l'eau fraîche en tout temps et, en dehors des périodes de jeûne, à un mélange commercial de graines.

Implants

Les implants utilisés au cours des expériences préliminaire et principale ont été fabriqués de façon artisanale à l'aide des directives fournies par le Dr. Katrina Salvante (communication courriel). Le corps des implants était fait de tube de silicone (Dow Corning) de 1,00 cm l. × 0,51 mm d.i. × 0,94 mm d.e. scellé à une seule extrémité par un adhésif de silicone (Dow Corning). Ces implants peuvent être utilisés de façon sécuritaire pour une durée d'au moins vingt-neuf jours (Dow Corning) et étaient stérilisés à l'autoclave avant d'être remplis. Les implants de CORT contenaient environ 0,5 cm de l'hormone cristallisée (Sigma Chemical) alors que les implants de contrôles étaient vides. Des implants de ce type ont déjà été utilisés avec succès chez le diamant mandarin de façon à élever le taux de CORT plasmatique à des taux similaires à des taux physiologiques élevés résultant d'une exposition au stress pour des périodes de sept et quinze jours avec un retour à la normale 48h après le retrait de l'implant (Salvante & Williams, 2003).

Lors de la fabrication des implants, nous avons dû procéder en deux étapes. Il

fallait premièrement préparer les implants de 1 cm, les sceller et les stériliser à l'autoclave après avoir laissé l'adhésif de silicone sécher à l'air libre pendant 24h. Les implants étaient emballés dans des papillotes d'aluminium numérotées avant leur passage à l'autoclave.

Après avoir préalablement taillé, scellé et stérilisé les implants, il fallait remplir les implants de CORT, ce qui devait être fait sous une hotte à l'aide de gants et de matériel stérile. La CORT cristallisée était placée dans un bateau à peser sous la hotte. Les papillotes contenant les implants étaient pesées avant d'être déballées. Des pinces étaient utilisées pour déballer les papillotes et prendre l'implant pour en tapoter délicatement l'ouverture dans la CORT. L'aiguille d'une seringue était ensuite utilisée pour enfoncer les cristaux de CORT jusqu'au bout scellé de l'implant, en prenant garde à ne pas le perforer. Ces étapes étaient répétées jusqu'à ce que l'implant contienne des cristaux sur une longueur d'environ 0,5 cm. La papillote vide était ensuite pesée avant que l'implant n'y soit remplacé pour être pesé à nouveau. Les pesées avaient pour but de s'assurer que tous les implants contenaient une quantité similaire de CORT. Une fois que tous les implants étaient remplis de façon satisfaisante et placés dans des papillotes, ces dernières étaient placées au réfrigérateur à 4°C

Il est important de noter que, tant pour l'expérience préliminaire que principale, la moitié des couples utilisés ont d'abord été testés avec implant de CORT puis avec implant de contrôle et les autres couples ont été testés dans l'ordre inverse, soit avec implant de contrôle puis implant de CORT. Cette précaution avait pour but

d'éviter que nos résultats soient affectés par l'ordre du traitement.

Chirurgie

De façon à limiter le stress subi par les sujets, les chirurgies ont été réalisées sous anesthésie générale. La durée de l'anesthésie était en moyenne de 15 min par sujet, incluant la période d'induction, la chirurgie elle-même ainsi que la période de réveil. Cette intervention permettait l'insertion sous-cutanée d'un implant dans le bas du dos de l'oiseau avec une incision d'au plus 1 cm de longueur (Figure 1). La suture était faite à l'aide de Nexaband ou de Vetbond, des adhésifs chirurgicaux fréquemment employés en médecine vétérinaire. Dans le but d'éviter les complications éventuelles, les sujets recevaient systématiquement une dose d'analgésique et d'antibiotique suite aux chirurgies et étaient placés en convalescence pendant 48h avant le début des expériences.



Figure 1. Insertion d'un implant dans une incision d'environ 1 cm à la base du dos d'un diamant mandarin.

Dosages hormonaux

· Approximativement 50µl de sang ont été prélevé pour chaque oiseau, à chaque prise de sang (Remage-Healey *et al.*, 2003). Ces échantillons sanguins ont ensuite été analysés afin de déterminer leur concentration en corticostérone. Dans le but de pouvoir comparer l'élévation de corticostérone entraînée par les implants avec l'élévation résultant de la séparation des partenaires sociaux, deux types de dosages ont été effectués.

Taux de corticostérone – Séparation des partenaires (2 femelles et 2 mâles)

Cette expérimentation a pour but de fournir les barèmes d'augmentation de corticostérone suite à la séparation du couple afin de pouvoir réaliser des implants adéquatement dosés pour les expérimentations subséquentes.

Les oiseaux utilisés ici n'ont reçu aucuns implants et ont subi deux prises de sang, soit une avant séparation et une seconde après avoir été séparé de leur partenaire social pendant 24 h. Durant cette période de séparation, les partenaires seront isolés visuellement et auditivement, mais ils conserveront un contact visuel et auditif avec des congénères mâles et femelles. Le délai de 24 h. constitue l'intervalle sécuritaire minimum pour le prélèvement de sang chez le diamant mandarin (Remage-Healey *et al.*, 2003).

Taux de corticostérone – Implants (2 femelles et 2 mâles)

Ces prises de sang ont été effectuées lors des tests de mémoire sur 4 individus qui ont reçu des implants de corticostérone. Cette manipulation a été faite pour vérifier que l'élévation demeure significative pour toute la durée des expérimentations, soit un maximum de 15 jours, ainsi que pour nous permettre de comparer l'élévation causée par les implants avec celle résultant de la séparation des partenaires sociaux. Ainsi, les individus utilisés lors de l'expérience préliminaire ont subi 3 prises de sang, soit 1) avant l'installation de l'implant de corticostérone, 2) au troisième jour après l'installation et finalement 3) avant le retrait de l'implant au quinzième jour.

Advenant le cas où l'augmentation du taux de corticostérone plasmatique entraînée par les implants ne correspondrait pas de façon significative à l'augmentation entraînée par la séparation des partenaires, les implants seront ajustés en augmentant ou en diminuant la surface de diffusion.

Dosage de corticostérone plasmatique

Le dosage de corticostérone plasmatique a été réalisé à l'aide d'un « Enzyme Immunoassay Kit » (cat #900-097, Assay designs, Ann Arbor, MI).

Jeûne

Vu l'utilisation de récompenses alimentaires pour favoriser la participation des sujets lors des expérimentations, il était essentiel de leur faire subir un jeûne avant les phases d'entraînement et de prise de données. Ceci favorisait le bon déroulement des expériences en maximisant la motivation et la participation des sujets. Les sujets étaient donc privés de nourriture 12h avant le début des manipulations, soit entre 19:00 et 07:00.

Expérience préliminaire – (1 femelle modèle et 2 femelles et 2 mâles testés)

Cette expérience avait pour but de tester les capacités de mémorisation du diamant mandarin. La tâche spécialement élaborée visait à déterminer l'influence de la corticostérone sur la capacité des sujets à mémoriser l'emplacement d'une récompense alimentaire suite à l'observation du modèle

Dispositif

Le dispositif expérimental était constitué de trois compartiments adjacents (19 × 41 × 30 cm) séparés par des cloisons transparentes amovibles (Figure 2). Lors des tests de mémoire, l'individu testé était placé dans le compartiment 3 et le modèle dans le compartiment 1. La mangeoire en bois (30 × 3,5 × 1,5 cm) comportait quatre puits (1,5 × 1 cm) recouverts de couvercles noirs et était placée au sol dans le compartiment 2. Une pastille de couleur rouge permettait au modèle d'identifier l'emplacement de la récompense alimentaire. Le début des tests était signalé à l'aide d'un clicker d'entraînement (Karlite inc.), un instrument permettant d'obtenir

un son distinctif et identique à chaque test.

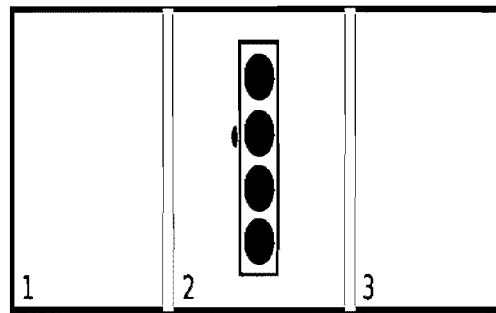


Figure 2. Dispositif expérimental composé de trois compartiments expérimentaux adjacents. 1) Compartiment du modèle; 2) compartiment de choix avec mangeoire et indice visuel; 3) compartiment du sujet testé.

Entraînement

Avant de pouvoir procéder aux tests de mémoire, les sujets ainsi que le modèle ont été entraînés à soulever les couvercles des puits de la mangeoire. Afin de limiter le stress ressenti par les oiseaux, cette étape de l'entraînement a été faite directement dans le dispositif expérimental, sans les cloisons, et avec les cinq oiseaux ensemble. Dans le but de permettre à tous les individus de faire un apprentissage uniforme et harmonieux, l'entraînement s'est fait de façon graduelle.

Ainsi, le plateau d'alimentation a d'abord été introduit sans couvercles et avec de la nourriture dans tous les puits jusqu'à ce que tous les oiseaux aient démontré la capacité de s'alimenter sans problème dans les puits. Les couvercles ont ensuite été ajoutés, d'abord à côté des puits puis déplacés progressivement pour finalement les recouvrir complètement. Une fois que tous les individus ont été capables de soulever les couvercles pour atteindre la nourriture dans les puits, nous avons procédé à l'entraînement de l'oiseau modèle avant de débiter la prise

de données.

L'oiseau modèle a subi une phase supplémentaire d'entraînement, cette phase avait pour but de lui permettre de reconnaître que la pastille rouge indiquait de façon assurée l'emplacement de la récompense alimentaire. Lors de cette phase d'entraînement tous les couvercles, sauf celui du puits identifié par la pastille rouge, étaient fixés à la mangeoire à l'aide d'attaches en velcro de sorte qu'il était physiquement impossible pour l'oiseau modèle de les déplacer. De plus, une pellicule de plastique transparente empêchait l'accès à la récompense alimentaire et était retirée uniquement lorsque l'oiseau modèle avait choisi le puits identifié par la pastille rouge lors du premier essai. L'entraînement du modèle était considéré comme complété une fois que le modèle avait identifié le bon emplacement au premier essai pendant dix jeux consécutifs.

Prise de données

Lors d'un test un seul puits contenait une récompense alimentaire et, après avoir observé le modèle effectuer le bon choix, le sujet testé devait à son tour choisir de soulever un couvercle. La récompense était attribuée aléatoirement à un puits avant chaque test. Au début de chaque test, le sujet et le modèle avaient droit à une minute de familiarisation dans le dispositif. Par la suite, le plateau d'alimentation avec l'indice visuel visible seulement pour le modèle était introduit dans le compartiment de choix, ce dernier étant toujours isolé à l'aide des cloisons transparentes. Après une courte période d'observation de 10 sec, la partition séparant le compartiment du modèle et le compartiment de choix était enlevée,

permettant au modèle d'aller soulever le couvercle du puits identifié par l'indice visuel et de s'y alimenter pendant 10 sec.

L'oiseau modèle était ensuite remis dans son compartiment et le plateau était retiré pour enlever l'indice visuel, être rempli et recouvert. Le plateau d'alimentation était ensuite remis dans le compartiment de choix, sans indice visuel, pendant 10 sec avant le retrait de la cloison séparant le compartiment de choix du compartiment du sujet testé. Une fois que le sujet avait soulevé un couvercle son choix était noté et s'il avait correctement identifié le puits récompensé au premier essai, la pellicule de plastique transparente était retirée et il pouvait s'alimenter pendant 10 sec. Sinon, les tentatives du sujets étaient prises en note jusqu'à ce qu'il trouve le puits récompensé et il était remis dans son compartiment sans pouvoir s'alimenter. Le délai entre chaque test était d'environ 30 sec et chaque sujet a fait l'objet d'environ 30 tests quotidiens pendant 8 jours consécutifs pour chaque condition, soit avec implant de contrôle et avec implant de CORT.

Il importe de noter que nous nous sommes assuré que les sujets avaient tous atteint une phase de plateau de performance, indiquant que l'apprentissage était réalisé, avant de les tester avec les implants.

Expérience principale – (4 femelles et 4 mâles)

Cette expérience avait pour but de vérifier l'influence de la CORT sur la capacité du diamant mandarin à maintenir des fréquences élevées de coopération avec leur

partenaire social dans un contexte de DP. Ainsi, les oiseaux ont toujours été testés avec leur partenaire social, la seule variable étant le type d'implant.

Dispositif

Le dispositif expérimental était constitué de deux compartiments expérimentaux (32 × 45 × 40 cm) adjacents et séparés par du grillage de façon à ce que les sujets puissent communiquer et voir les actions posées par leur partenaire (Figure 3a). Ces dispositions permettaient une dynamique plus naturelle entre les partenaires. Pendant l'entraînement, les compartiments d'observation (32 × 20 × 40 cm) situés de part et d'autre des compartiments expérimentaux et séparés par des cloisons transparentes, étaient utilisés (Figure 3b).

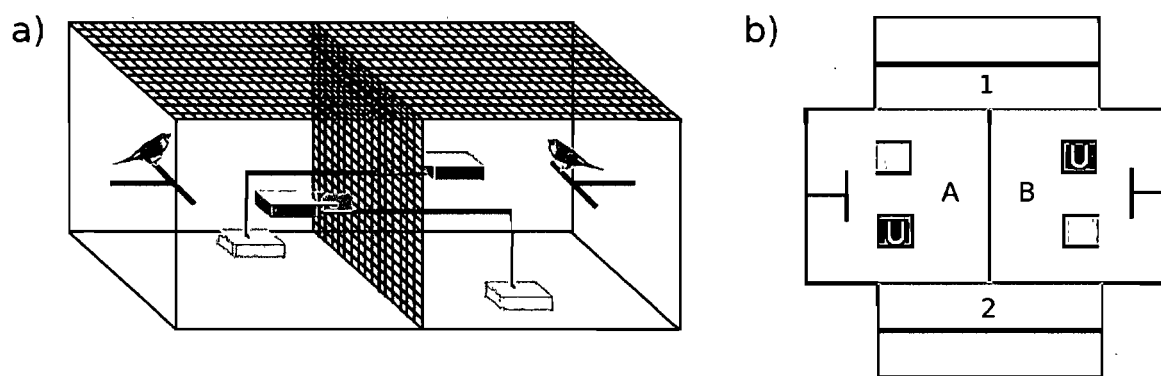


Figure 3. Dispositif expérimental. a) Vue de côté illustrant les compartiments expérimentaux possédant chacun deux mangeoires. b) Vue de dessus montrant la position relative des compartiments expérimentaux (A & B) et d'observation (1 & 2) qui en sont séparés par des cloisons transparentes et contiennent chacun un perchoir. Pour alléger l'illustration, les tubes pour la distribution de la nourriture ont été omis. Mangeoire haute (U) = coopération, mangeoire basse = trahison.

Les compartiments d'observation étaient équipés d'un seul perchoir parallèle aux compartiments expérimentaux, de façon à ce que le sujet n'ait d'autre choix que de les observer. Les compartiments expérimentaux comprenaient chacun un perchoir

en T situé à environ 15 cm du sol face à une mangeoire haute ainsi qu'une mangeoire fixée au sol. Un couvercle de plastique transparent et rigide était placé sur chacune des mangeoires pour obliger les sujets à exécuter une action précise avant de leur donner accès à une récompense alimentaire. Ainsi, se percher sur la mangeoire du haut constituait un acte de coopération puisque les mangeoires de l'opposant étaient alors ouvertes, la mangeoire du bas par action de levier et la mangeoire du haut par l'expérimentateur via un mécanisme de contrôle électronique. Par contre, un sujet se posant devant la mangeoire au sol se trouve à poser un acte de trahison puisque cette action ne permettait pas à l'opposant d'avoir accès à ses mangeoires.

Chaque changement de condition, tant pour l'entraînement que pour la prise de données, était signalé par un changement de coloration des mangeoires pour marquer le changement et ainsi faciliter le nouvel apprentissage des individus testés. Afin d'éviter les biais potentiels, chaque couleur n'a été utilisée qu'une seule fois pour éviter que les sujets ne fassent l'association entre une couleur et un gain particulier.

Entraînement

Avant d'être soumis à la procédure expérimentale, les sujets ont été entraînés pendant une période d'environ 4 semaines pour leur permettre d'apprendre à opérer le dispositif. Considérant que les sujets seraient testés seulement avec leur partenaire social lors de la prise de données, ils ont également été entraînés avec ce dernier. Pendant toute la durée de l'entraînement, un couple était placé dans les

compartiments expérimentaux tandis qu'un second couple était placé dans les compartiments d'observation. Le fait de faire bénéficier les sujets d'une période d'observation en plus de la période d'entraînement visait à leur permettre de développer plus rapidement des repères facilitant leur compréhension du dispositif et de l'expérimentation comme telle en plus de diminuer le temps total nécessaire aux sujets pour apprendre le fonctionnement du dispositif.

Chaque jour était divisé en quatre séances de 45 min dans le dispositif, soit une séance dans les compartiments expérimentaux et une séance d'observations en avant-midi de même qu'en après-midi. L'entraînement était divisé en deux phases, soit familiarisation et apprentissage. Il est à noter que pendant l'entraînement, les individus étaient assignés à un compartiment expérimental de façon aléatoire, pour éviter que les résultats soient influencés par une préférence de côté.

Phase 1: familiarisation

a) Acclimatation au dispositif

Cette étape avait pour but de permettre aux sujets de se familiariser avec le dispositif. À ce moment, de la nourriture était disponible à volonté dans toutes les mangeoires des compartiments expérimentaux. L'acclimatation au dispositif était considérée comme complétée une fois que tous les individus se sont montrés à l'aise dans les compartiments expérimentaux, c'est-à-dire qu'ils étaient actifs et s'alimentaient sans problème.

b) Acclimatation au son du clicker d'entraînement

À cette étape, les sujets devaient se familiariser avec le son indiquant le début d'un jeu. Au son du clicker, la nourriture était distribuée aléatoirement dans une mangeoire de chaque compartiment pour éviter que les oiseaux n'associent le son à une récompense donnée dans une mangeoire en particulier. Le délai entre le son et la distribution de nourriture était progressivement augmenté, jusqu'à ce que les individus arrivent à se percher devant une mangeoire avant la distribution. Cette étape était considérée comme complétée une fois que tous les individus se montraient capables de sélectionner une mangeoire au son du clicker.

Phase 2: Apprentissage

Afin de permettre aux sujets de retrouver un comportement plus calme suite à la capture et la manipulation, et donc d'être plus susceptibles de participer adéquatement, ils étaient placés dans le dispositif 1 min avant le début du premier jeu. On comptait 20 jeux par séance de 45 min, pour un total de 40 jeux par jour. À cette étape, le couple participant devait accomplir les mêmes actions que pour la prise de données, c'est-à-dire faire le choix de coopérer ou non en fonction du système de récompense alimentaire pré établi correspondant aux matrices d'entraînement de mutualisme (M) et de trahison (TR) suite au son du clicker d'entraînement.

Dans le but de nous assurer que les sujets seraient en mesure de modifier leur comportement afin de maximiser leur gain lors de la prise de données, les matrices d'entraînement offraient d'une part un gain plus élevé dans la mangeoire du haut (mutualisme, matrice M) et d'autre part un gain plus élevé dans la mangeoire du

bas (trahison, matrice TR). Cette phase était considérée complétée lorsque que tous les individus effectuaient un choix au son du clicker d'entraînement.

Matrices d'entraînement

$$M = \begin{pmatrix} R = 3 & S = 1 \\ T = 1 & P = 0 \end{pmatrix} \quad TR = \begin{pmatrix} R = 1 & S = 0 \\ T = 3 & P = 5 \end{pmatrix}$$

R = Graines reçues par les deux individus quand les deux coopèrent.

P = Graines reçues par les deux individus quand les deux trahissent.

S = Graines reçues par l'individu qui coopère quand un seul oiseau coopère.

T = Graines reçues par l'individu qui trahit quand un seul oiseau coopère.

Prise de données

À ce stade, les compartiments d'observation étaient retirés. Chaque couple a été testé dans chacune des deux conditions, avec implant de contrôle et avec implant de CORT, selon un traitement en deux phases. Lors de la première phase les gains étaient conformes à la matrice M et lors de la seconde phase, ils correspondaient au Dilemme du Prisonnier (DP).

Matrices principales

$$M = \begin{pmatrix} R = 3 & S = 1 \\ T = 1 & P = 0 \end{pmatrix} \quad DP = \begin{pmatrix} R = 3 & S = 0 \\ T = 5 & P = 1 \end{pmatrix}$$

Chaque couple a été soumis à environ 16 jours de tests, soit 4 jours de M et 4 jours de DP avec les deux types d'implants, à raison de 40 jeux par jour. Les jours de tests étaient divisés en 2 séances de 20 jeux chacune, soit une en avant-midi et

une en après midi après un jeûne d'une durée de 3 à 4h. Le début d'un jeu était signalé par le son d'un clicker d'entraînement et le choix de chaque individu était pris en note ainsi que l'identité de l'individu ayant fait le premier choix, puis les récompenses alimentaires correspondantes étaient distribuées.

Dans le but de limiter les biais possibles, l'ordre des traitements était balancé pour que 2 couples soit testés d'abord avec implant de contrôle puis avec implant de CORT et les 2 autres avec implant de CORT puis avec implant de contrôle.

Analyses statistiques

Le logiciel SPSS version 11.5 (PC) a été utilisé et nous avons utilisé des tests paramétriques car nos données étaient distribuées normalement. Malgré le faible nombre de sujets utilisés dans le cadre de ces expériences, il demeure possible d'analyser les résultats et d'obtenir des résultats significatifs en raison des tests statistiques utilisés.

Expérience préliminaire – Mémoire (Chapitre 3, p. 64)

Afin de comparer la performance optimale de nos sujets, seules les données obtenues lors des deux derniers jours de prise de données ont été utilisées pour les analyses statistiques. Dans un premier temps, nous avons effectué un test t de Student pour données indépendantes afin de vérifier l'influence du sexe sur la performance des individus lors des tests de mémoire dans chacune des conditions. Ensuite, de façon à effectuer la comparaison entre les performances

avec implant de contrôle et celles avec implant de CORT, nous avons estimé le pourcentage moyen de tests lors desquels le sujet a immédiatement identifié l'emplacement de la récompense alimentaire après avoir observé le modèle. Dans ce cas, comme ce sont les performances du même individu, mais obtenues dans des conditions différentes, il s'agit de données appariées et nous les avons analysées à l'aide d'un test t de Student pour données appariées.

Expérience principale – Coopération (Chapitre 4, p. 86)

Nous avons premièrement vérifié graphiquement l'évolution de la fréquence de coopération mutuelle au sein des couples en fonction de la condition, soit le type d'implant, et du traitement, soit mutualisme ou Dilemme du Prisonnier.

Ensuite, nous avons voulu vérifier l'influence de la condition, soit implant de contrôle ou implant de CORT, sur le taux d'erreurs commises par les individus lors du traitement de DP. Toujours en fonction d'une stratégie TFT pure, nous avons considéré comme une erreur stratégique les tentatives d'exploitation et de réconciliation, soit les évènements où un oiseau a trahit un partenaire qui coopérait, ou lorsqu'il coopérait après une trahison de son partenaire. Vu le faible effectif, ainsi que le nombre limité d'erreurs commises par les sujets, il ne nous était pas possible de vérifier l'influence relative de ces comportements. Alors, afin d'obtenir le taux d'erreurs commises par chaque oiseau, nous avons additionné le total des deux types d'évènements et nous l'avons divisé par le nombre total d'interactions entre les partenaires. Le nombre d'interactions par condition était de 160, soit 4 jours de 40 tests chacun. Nous avons alors effectué un test t de Student

pour données appariées pour vérifier si le taux d'erreurs moyen différait selon la condition.

Références

- Remage-Healey, L., Adkins-Regan, E., Romero, M.L. (2003) Behavioral and adrenocortical responses to mate separation and reunion in zebra finch. *Horm. Behav.* **43**:108-114.
- Salvante, K.G. & Williams, T.D. (2003) Effects of corticosterone on the proportion of breeding females, reproductive output and yolk precursor levels. *Gen. Comp. Endocrinol.* **130**(3):205-214.
- Silcox, A.P. & Evans, S.M. (1982) Factors Affecting the Formation and Maintenance of Pair Bonds in the Zebra Finch, *Taeniopygia-Guttata*. *Anim. Behav.* **30**:1237-1243.
- Zann, R. A. & Michael, B. (1996) *The zebra finch: A synthesis of field and laboratory studies*. Oxford, New York: Oxford University Press.

Chapitre 3

Elevated corticosterone levels reduces performance in a spatial matching to sample test in zebra finches

Karine LAROSE, Nadia AUBIN-HORTH and Frédérique DUBOIS
Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128,
Succursale Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

En préparation

Correspondance: Frédérique Dubois, Département de Sciences biologiques,
Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal (Québec),
Canada H3C 3J7.

[information retirée / information
withdrawn]

[information retirée / information
withdrawn]

Email address: [information retirée / information withdrawn]

Déclaration des coauteurs

Identification de l'étudiant et du programme

Karine Larose

M.Sc. Sciences biologiques

Description de l'article:

Auteurs: Karine LAROSE, Nadia AUBIN-HORTH et Frédérique DUBOIS

Titre: Mate separation-like stress levels affect the performance of zebra finches on spatial memory tasks

État de l'article: En préparation

Déclaration de tous les coauteurs autres que l'étudiant

À titre de coauteur de l'article identifié ci-dessus, je suis d'accord pour que Karine Larose inclue l'article identifié ci-dessus dans le mémoire de maîtrise qui a pour titre "Effet d'un stress prolongé sur les capacités de mémorisation et les comportements de coopération chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)".

Nadia Aubin-Horth

Signature

Date

Frédérique Dubois

Signature

Date

Abstract

Memory capacities have been found to be affected by the administration of high doses of corticosteroid hormones over extended periods of time. However, conclusions about the adaptive value of this mechanism are difficult to draw, because this effect has been investigated only in species that are unlikely to face prolonged stress under natural conditions. As monogamous zebra finches (*Taeniopygia guttata*) do maintain sustained high levels of corticosterone when they are separated from their social mate, here we compared the performances on a spatial memory task of four individuals, when they had either an empty implant or a corticosterone implant that delivered the hormone at high physiological levels. Contrary to our expectation, we found that increased levels of corticosterone significantly decreased the memory spatial abilities of the birds. We discuss the potential explanations to this finding, and highlight the importance of taking into account the influence of social stress.

Keywords: corticosterone, social stress, spatial memory, zebra finch, monogamous species.

Introduction

The ability of animals to store information for later use, which is referred to as memory, is critical to survival or reproduction in many species. This is the case notably for food-caching birds that hide food items for future consumption and hence must recover their caches several days or even months later during periods of food deprivation (e.g. Sherry, 1985). Memory is also important for brood parasites because their breeding success strongly depends on their capacity to remember the location of potential host nests in which females subsequently lay their eggs (Sherry, 1982). Finally, long-term memory of social partners and neighbors may provide immediate benefits in reproduction by allowing individuals to reduce aggression towards familiar neighbors, thereby minimizing the costs of territory defense (Godard, 1991).

Empirical studies have demonstrated that individual memory capacities can vary extensively within species, depending on the sex (Sherry *et al.*, 1993), the experience of the subject during its development (Clayton, 2001) or even depending on the time of the year (Smulders *et al.*, 1995). Two different explanations could account for these variations. First, they would occur because the cognitive structures that are important for memory differ according to the animals' need for enhanced memory capacity. Supporting this finding, Sherry *et al.* (1993) found that females of the brood-parasitic brown-headed cowbird (*Molothrus ater*) have a larger hippocampus compared to males which, unlike females, do not search for host nests. Also, seasonal differences in hippocampal volume have been reported in food-storing birds (Smulders *et al.*, 1995; 2000) but not in non

food-storing species (Lee *et al.*, 2001). Second, memory capacities would vary because they are directly affected by stress hormones, whose concentrations change with the conditions faced by animals.

The role of the corticosteroid stress hormones on memory capacities has been investigated in many species including mammals (Lupien & McEwen, 1997; De Kloet *et al.*, 1999; Takahashi *et al.*, 2004; Elzinga *et al.*, 2005), birds (reviewed by Pravosudov, 2005) and fishes (Barreto *et al.*, 2006). Available data suggest that corticosteroid hormones play an important role in memory formation but that their action depends on the circulating levels of the hormones, the duration of the stress exposure, as well as on prenatal exposure to high levels of the hormones (Lupien & McEwen, 1997; McEwen, 2000; McGaugh, 2000; Cahill *et al.*, 2003; Kitaysky *et al.*, 2003; Hodgson *et al.*, 2007). More precisely, short-term corticosteroid elevations, following exposure to predators or food deprivation, are beneficial for memory, while prolonged elevations on the contrary have deleterious effects on cognitive abilities (McEwen & Sapolsky, 1995; McEwen, 2000).

There is evidence that administration of high doses of corticosteroid hormones over extended periods of time impairs memory processes (Endo *et al.*, 1996; Nishimura *et al.*, 1999; Barreto *et al.*, 2006). However, this has only been investigated in species which, in nature, mostly face situations that are unlikely to induce long-term substantial elevations of corticosteroids. Indeed, animals who frequently have to face sudden changes in environmental conditions will endure a significant elevation of corticosteroid levels, but such elevations are brief and

actually increase their probability of survival (Wingfield *et al.*, 1988). Alternatively, an increased secretion of corticosterone (CORT) over a long period of time has been documented in food-caching mountain chickadees (*Poecilie gambeli*), but the elevation of the hormone was only moderate and was once again beneficial, as it enhanced cache retrieval efficiency of the birds (Pravosudov, 2003). It is thus difficult to conclude if the deleterious effects of prolonged elevation of stress hormones reported by previous artificial manipulation studies could impact the survival of animals that do maintain high levels of stress, and therefore of corticosteroids, over long periods of time in nature.

To address this question, we investigated the effect of long-term elevated levels of CORT on spatial memory of zebra finches (*Taeniopygia guttata*). The monogamous zebra finch is a well suited species for this purpose, because individuals form long-lasting pair bonds and show an elevated level of circulating CORT when they are separated from their social mate (Ramage-Healy *et al.*, 2003). Furthermore, separated partners maintain elevated levels of CORT over long periods of time, as long as they are separated, even if they can interact with another individual of the opposite sex during the separation (Ramage-Healy *et al.*, 2003). Several authors have suggested that such an elevation of stress hormones would be an adaptive response to mate separation in monogamous species (titi monkey: Mendoza & Mason, 1986; prairie vole: DeVries *et al.*, 1995; dwarf hamster: Castro & Matt, 1997; Reburn & Wynne-Edwards, 1999; zebra finch: Ramage-Healy *et al.*, 2003) because chronically, high levels of corticosteroids result in decreased reproductive behavior and inhibition of the reproductive system (Silverin, 1998; Wingfield *et al.*,

1999), thereby delaying the process of re-pairing. The environment in which zebra finches evolve is rather harsh and unpredictable, meaning not only that mortality rates are quite high, but also that there's a strong advantage to be able to initiate reproduction as soon as conditions are favorable (Zann, 1996; Adkins-Regan & Tomaszycski, 2007). Because of this, zebra finches are likely to experience frequently extended periods of high CORT elevations. Therefore, we expect that the costs of maintaining such levels of stress hormones over long periods of time should be smaller in this species, compared to other species that do not face such stressful situations.

Thus, to estimate the effect of a sustained stress on the birds' spatial memory, we compared the performances of two male and two female zebra finches when they had either an empty implant or a CORT implant that delivered the hormone at high levels, but within the physiological range.

Materials and methods

(a) Subjects

We used 5 (2 males and 3 females) commercially purchased adult zebra finches that were individually tagged with numbered plastic leg bands. Six months before the beginning of the experiment, 2 pairs were randomly formed. These four birds served as test subjects while the remaining female served as a model bird. All individuals were housed in an individual cage (19 × 38 × 48cm) either alone for the model female or with their respective social partner for the other birds, and kept on a 12:12 light: dark photoperiod at a constant temperature of approximately 25°C.

The birds were moved from their cage only for the memory tests and the surgery. Before each experimental session, they were deprived of food for approximately 12 hours. Outside the experimental sessions, birds had unlimited access to water and a commercial preparation of finch seeds.

(b) Experimental apparatus and procedure

The experimental apparatus (Figure 1) we used consisted of three (19 × 41 × 30 cm) adjacent chambers: a central choice chamber and two observation chambers that were separated from each other by transparent removable partitions. The birds were placed individually in the choice chamber in front of a feeder that consisted of a wooden block (30 × 3,5 × 1,5 cm) with 4 holes (1,5 cm diameter × 1 cm deep), each covered by a black flap. During a trial, only one hole contained seeds, and the birds had to choose the rewarding position, that changed randomly from one trial to the next, after having observed the decision of a model bird. This model bird has been trained before the beginning of the experiments to identify the rewarded position thanks to a colored visual cue that was placed directly on the feeder in front of the hole containing some seeds. The colored visual cue was not available to the experimental birds.

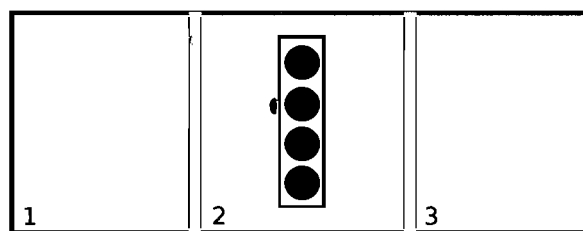


Figure 1. Experimental apparatus with 3 adjacent compartments: 1) the model compartment 2) the choice compartment with the feeder and 3) the observation compartment. The grey lines represent the transparent removable partitions while the dot on the feeder's side represents the red visual cue that was visible only to the model.

At the beginning of a trial, the subject and the model were each placed in one observation chamber. After a 1 min settling down period, the feeder was placed for 10 sec in the choice chamber with the colored cue that was visible only to the model bird. The acrylic partition was then slowly lifted to allow the model bird to move into the choice chamber. Once it had removed the flap from the rewarded hole, it was allowed to eat for 10 sec before the feeder was removed. The experimenter (KL) then placed the model bird in the observation compartment and placed the acrylic partition back in the apparatus. After 10 sec, the same feeder (i.e. with the food in the same hole) was placed again in the choice compartment, but without the visual cue. After 10 additional sec, the acrylic partition was slowly lifted to allow the focal individual to move into the choice chamber. Once it had made a decision and removed one flap, we noted whether it had succeeded or not in finding the food. If so it could eat for 10 sec; otherwise the feeder was removed and the bird was replaced in the observation chamber. The interval between two consecutive trials was 30 sec.

All subjects experienced about 30 trials per day for 8 consecutive days in each of the following two conditions: once with an empty implant and once with an implant of CORT. The order of the treatments was balanced so that one pair (i.e. 1 male and 1 female) was tested first with an empty implant and then with a CORT implant while the other two birds were tested first with a CORT implant and then with an empty implant.

(c) Training

Before being tested, both the subjects and the model had to be trained to lift the flaps from the holes. For the familiarization, we removed the transparent partitions and placed all the 5 birds together in the experimental apparatus. Once they were familiarized with the environment, they were exposed to the experimental wooden feeder with all four holes containing some food. When all birds were capable of approaching the feeder and eating the food, we added the flaps that were progressively placed to completely cover the food, forcing the birds to lift the flaps in order to get access to the food. The model was then trained apart from the other subjects, to recognize a colored cue indicating the rewarded well. The cue consisted in a red dot that was placed in front of the rewarded hole (Figure 1). The model's training was considered over when the bird systematically lifted the rewarded cover for at least 10 consecutive trials.

(d) Hormone manipulation

The implants consisted of medical grade silastic tubes (0,51 mm i.d. × 0,94 mm o.d. × 1 cm l.) that were inserted subcutaneously in the lower back of the birds. For the surgery, the birds were anaesthetized using isoflurante (3%) and O₂ (100%) and then implanted with either a CORT implant or an empty (sham) implant. The CORT implants were packed with 0,5 cm crystalline CORT (Sigma Chemical) and sealed at one extremity with silastic adhesive (Dow Corning). After a chirurgical surgery, the birds were not tested before 48 h and each implant was removed after 15 days. Similar implants have been previously shown to increase plasma CORT levels to high stress-induced physiological levels both for 7 days and 15 days

periods (Salvante & Williams, 2003).

(e) Statistical analyses

We only considered the data from the last two days of the 8-day trial to insure that the birds had reached their highest performances under each condition. We estimated the mean percent of trials where the birds had successfully located the rewarded position in the first attempt. We then conducted paired t-test to determine if success rates differed significantly between the two conditions for a given individual: sham implant and CORT implant. We also conducted t-test in order to determine if success rates differed between males and females. We ran parametric tests because our data conformed to the standard assumption of homogeneity of variance and normality and used SPSS version 11.5 for PC to conduct the analyses.

Results

Performances obtained while subjects had the CORT implant were significantly lower than when they were tested with a sham implant (paired t-test, $t_3 = -17.898$, $P < 0.001$; Figure 2). On the other hand, we found no differences between males and females in both conditions (sham implant: t-test $t_2 = 0.533$, $P = 0.647$; CORT implant: t-test, $t_2 = -0.406$, $P = 0.724$).

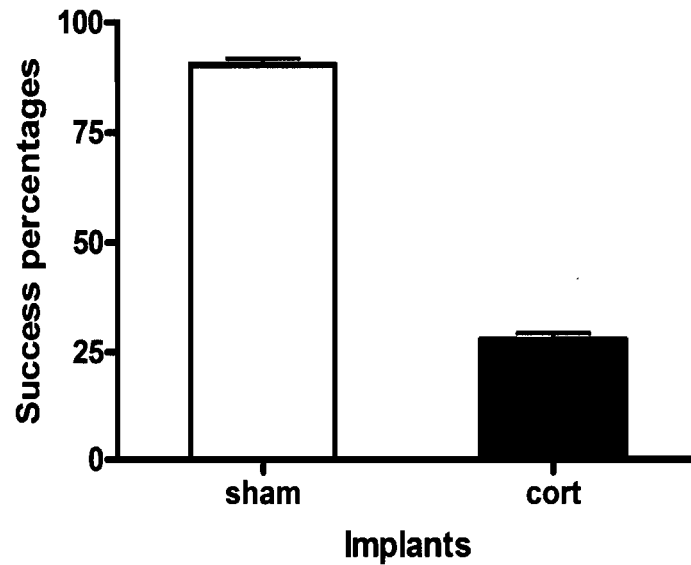


Figure 2. Mean (\pm SE) percent of trials where the birds chose the rewarded well when tested with either a sham implant or a CORT implant.

Discussion

Matching-to-sample tests have long been used in a variety of animals, including birds, to assess memory capacities and cognition. Notable examples of such work include studies comparing memory capacities between food storing and non-storing bird species or studies on relational discrimination ability (tits: Healy & Krebs, 1992; Healy, 1995; McGregor & Healy, 1999 ; pigeons: Lionello & Urcuioli, 1998; Cook & Wasserman, 2007). These tests, however, usually use images, lights or colored cues as samples instead of a conspecific's action, which was used in the present study.

Here, we found that the birds' performances in our spatial matching-to-sample task were significantly lower when tested with a CORT implant than when tested with a sham implant. Two different reasons could explain the decrease in the birds' ability to find the rewarded well, when they had higher levels of CORT. First, CORT could

simply have increased the foraging behavior and the level of impulsivity of the birds, which in return would have reduced the attention they paid to the model's decision. Indeed, there is evidence that an elevation in circulating CORT levels, following exposure to moderate stress, may cause an elevation in general activity, thereby promoting impulsive foraging behavior (Astheimer *et al.*, 1992; Breuner *et al.*, 1998; Lynn *et al.*, 2003; Löhms *et al.*, 2006; Martins *et al.*, 2007). Such an elevation that occurs when resources become scarce is thought to be adaptive because it increases the feeding rate of individuals that can therefore store energy for later use. It would then be possible that animals with increased foraging activities could be more likely to pay less attention to the behavior of their conspecifics, explaining why errors occurred more frequently when the birds had a CORT implant.

Yet we believe this is unlikely, notably because zebra finches tend to adopt energy saving behaviors, including lowered general activity, when confronted to a significant stress (Dall & Witter, 1998). In addition, group feeding passerine bird species, as is the case of zebra finches, have been shown to both lower their feeding rates in presence of competitors, as well as spending more non-foraging time near them (starling: Vasquez & Kacelnik, 2000; spice finch: Giraldeau & Gauvin, 2004). Considering the fact that social competition has been shown to cause an increase in stress hormone levels, this further supports our belief (Commendant *et al.*, 2003; Raouf *et al.*, 2006; Eraud *et al.*, 2007).

A more probable explanation is that increased CORT level has impaired the

memory capacities of the birds, thereby causing a decrease in their performances on the task. Physiological reactions to stress are known to selectively inhibit attributes that are costly and not immediately necessary to promote survival (De Kloet *et al.*, 1999; Chajut & Algom, 2003). In addition, prolonged exposure to high levels of plasma corticosteroid have been found to have negative effects on cognitive processes such as memory or memory-dependent behavior in many species (De Kloet *et al.*, 1999; Carere *et al.*, 2003; Brunner *et al.*, 2005; Barreto *et al.*, 2006). Hence, although this has not been previously documented in zebra finches, it appears quite likely that CORT may cause a similar impairment of learning and memory in this species as well. Nevertheless, further investigations would be required to explore the relative importance of stress hormones or impulsivity and memory of zebra finches.

Whatever the reason of the decrease in the birds' performances, our results do not conform to our expectation that increasing the level of CORT would have little or no effect on the birds' ability to remember the location of hidden food. This prediction arose because both male and female zebra finches, because of the harsh unpredictable natural conditions, are likely to be frequently separated from their mate, resulting in an increase in CORT level sustained until reunion or, ultimately, repairing (Zann, 1996; Ramage-Healy *et al.*, 2003). As a consequence, we assumed that the impact of CORT on their spatial memory abilities would not be as negative as that reported for other species whose level of CORT remain elevated only for short periods of time (De Kloet *et al.*, 1999; Carere *et al.*, 2003; Brunner *et al.*, 2005; Barreto *et al.*, 2006). It is possible that the birds' performances were

reduced with an implant of CORT because there is no selection pressure in nature that would favor the maintenance of spatial memory abilities. This would be the case notably if the resources that they most frequently exploit do not require this ability; the negative effect of CORT detected in this study therefore would have no impact on their foraging success in nature and thus would not constitute an important cost for the species.

If this assumption is correct, then our experimental setup probably does not reflect a natural foraging situation and it is very likely that the effect of CORT would not have been so important if the birds had been tested on another task, notably on a visual discrimination task. Indeed, zebra finches do not have to cache food to survive, but they frequently feed on cryptic preys that require an important memory capacity for visual patterns in order to be detected efficiently. Hence, this type of memory should be minimally, if at all, affected by elevated levels of CORT in comparison with spatial memory because the later is potentially not as crucial for their survival. Cognitive abilities can differ when using either spatial or visual cues and that memory and learning capacities for visual cues can be developed when spatial capacities are poor (Jones *et al.*, 2003; Jones & Healy, 2006). Also supporting this hypothesis, it's been shown that chronic exposure to stress can differentially affect spatial and visual memory capacities (Bowman *et al.*, 2003). Furthermore, Hodgson *et al.* (2007) found that a line of zebra finches genetically selected for a high level of CORT in response to an acute stressor performed less well than the controls in spatial tasks, whereas there were no significant differences in performances between the lines during visual tasks.

Another explanation for our results would be that the benefits of maintaining high levels of CORT over prolonged periods of time outweigh the costs in terms of reduced foraging success due to impaired memory. Indeed, increased levels of CORT in zebra finches following mate separation reduce the overall level of activity of the birds, thereby delaying the process of re-pairing (Dall & Witter, 1998). Selection pressure in wild birds acts on the CORT response to stress when reproduction success depends on both neuroendocrine system and behavior adjustments (Breuner *et al.* 2003; Meddle *et al.* 2003; Wingfield & Sapolsky 2003). This is apparently advantageous because the cost of divorce is very high in this short-lived species, notably because finding a new partner requires some time, meaning that individuals that stay with their previous partner succeed in initiating a clutch faster than birds that have to re-pair (Adkins-Regan & Tomaszycski, 2007). Therefore, zebra finches would benefit from the elevation of CORT following mate separation, even if it reduces their foraging intake rate.

Our results seem to support this hypothesis because, contrary to several other studies (Sherry *et al.*, 1993; Reboreda *et al.*, 1996; Astié *et al.*, 1998), we found no differences in performances between males and females. This suggests that selection would act on both sexes similarly to promote mechanisms that maintain pair bond and pair proximity, given that parental care are provided by both the male and the female (e.g. Delasalle, 1986; Burley & Coopersmith, 1987), and therefore both benefit from avoiding divorce. Given that we cannot deduce from our results which one of the two hypotheses is the most probable, further investigations would consist in conducting similar tests with another monogamous species which, unlike

zebra finches, hides food items.

In conclusion, our study demonstrates that long term elevations of CORT caused by social stress may affect the spatial task performances of animals. As it remains uncertain that the elevation of stress hormones is an adaptive response to mate separation, we still ignore if our findings can be generalized to other monogamous species whose survival depends on their spatial memory capacities. Yet, our results suggest that individuals' performances could be strongly influenced by their social environment and hence they highlight the importance of taking into account this potential bias when conducting experiments that require cognitive abilities.

Acknowledgements

We would like to thank K. Salvante and O.P. Love for their advices as well as D. Drullion, J. Chaurand and S. St-Cyr for their assistance during the experiments. This research was financially supported by Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) discovery grants to F.D. and N.A-H. and was carried out under animal care permit 08-002 provided by Université de Montréal.

References

- Adkins-Regan E. & Tomaszycki, M. (2007) Monogamy on the fast track. *Biol. Lett.* **3**:617-619.
- Astheimer, L.B., Buttemer, W.A., Wingfield, J.C. (1992) Interactions of corticosterone with feeding, activity, and metabolism in passerine birds. *Omis. Scand.* **23**:355-365.

- Astié, A.A., Kacelnik, A., Reboreda, J.C. (1998) Sexual differences in memory in shiny cowbirds. *Anim. Cogn.* **1**:77-82.
- Barreto, R.E., Volpato, G.L., Pottinger, T.G. (2006) The effect of elevated blood cortisol levels on the extinction of a conditioned stress response in rainbow trout. *Horm. Behav.* **50**:484-488.
- Bowman, R.E., Beck, K.D., Luine, V.N. (2003) Chronic stress effects on memory: sex differences in performance and monoaminergic activity. *Horm. Behav.* **43**:48-59.
- Breuner, C.W., Orchinik, M., Hahn, T.P., Meddle, S.L., Moore, I.T., Owen-Ashley, N.T., Sperry, T.S., Wingfield, J.C. (2003) Differential mechanisms for regulation of the stress response across latitudinal gradients. *Am. J. Physiol. Reg. Integr. Comp. Physiol.* **285**:R594-R600.
- Breuner, C.W., Greenberg, A.L., Wingfield, J.C. (1998) Non-Invasive corticosterone Treatment Rapidly Increases Activity in Gambel's White-Crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *Gen. Comp. Endocr.* **111**:386-394.
- Brunner, R., Schaeffer, D., Hess, K., Parzer, P., Resch, F., Schwab, S. (2005) Effect of corticosteroids on short-term and long term memory. *Neurology* **64**:335-337.
- Burley, N. & Coopersmith, C.B. (1987) Bill color preferences of zebra finches. *Ethology* **76**:133-151.
- Cahill, L., Gorski, L., Le, K. (2003) Enhanced human memory consolidation with post-learning stress: Interaction with the degree of arousal at encoding. *Learn. Mem.* **10**:270-274.

- Carere, C., Groothuis, T.G.G., Möstl, E., Daan, S., Koolhaas, J.M. (2003) Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress. *Horm. Behav.* **4**:540-548.
- Castro, W.L.R. & Matt, K.S. (1997) The importance of social condition in the hormonal and behavioral response to acute social stressor in the male siberian dwarf hamster (*Phodopus sungorus*). *Horm. Behav.* **32**:209-216.
- Chajut, E. & Algom, D. (2003) Selective attention improves under stress: Implications for theories of social cognition. *J. Pers. Soc. Psychol.* **85**:231-248.
- Clayton, N.S. (2001) Hippocampal growth and maintenance depend on food-caching experience in juvenile mountain chickadees (*Poecile gambeli*). *Behav. Neurosci.* **115**:614-625.
- Dall, S.R.X. & Witter, M. (1998) Feeding interruptions, diurnal mass changes and daily routines of behaviour in the zebra finch. *Anim. Behav.* **55**:715-725.
- De Kloet, E.R., Oitzl, M.S., Joels, M. (1999) Stress and cognition: are corticosteroids good or bad guys? *Trends Neurosci.* **22**:422-426.
- Delasalle, V.A. (1986) Division of parental care and reproductive success in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Behav. Proc.* **12**:1-22.
- DeVries, A.C., Devries, M.B., Taymans, S., Carter, C.S (1995) Modulation of pair bonding in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) by corticosterone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92**:7744-7748.
- Elzinga, B.M., Bakker, A., Bremner, J.D. (2005) Stress-induced cortisol elevations are associated with impaired delayed, but not immediate recall. *Psych. Res.* **134**:211-223.

- Endo, Y., Nishimura, J., Kimura, F. (1996) Impairment of maze learning in rats following long-term glucocorticoid treatments. *Neurosci. Letters* **203**:199-202.
- Godard, R. (1991) Long-term memory of individual neighbors in a migratory songbird. *Nature* **350**:228-229.
- Hodgson, Z.G., Meddle, S.L., Roberts, M.L., Buchanan, K.L., Evans, M.R., Metzdorf, R., Gahr, M., Healy, S.D. (2007) Spatial ability is impaired and hippocampal mineralocorticoid receptor mRNA expression reduced in zebra finches (*Taeniopygia guttata*) selected for acute high corticosterone response to stress. *Proc. R. Soc. Lond. Series B* **274**:239-245.
- Jones, C.M. & Healy, S.D. (2006) Sex differences in cue use and spatial memory in men and women. *Proc. R. Soc. B* **273**:2241-2247.
- Jones, C.M., Braithwaite, V.A., Healy, S.D. (2003) The evolution of sex differences in spatial ability. *Behav. Neurosci.* **117**:403-411.
- Kitaysky, A.S., Kitaiskaia, E.V., Piatt, J.F., Wingfield, J.C. (2003) Benefits and costs of increased levels of corticosterone in seabird chicks. *Horm. Behav.* **43**:140-149.
- Lee, D.W., Smith, G.T., Tramontin, A.D., Soma, K.K., Brenowitz, E.A., Clayton, N.S. (2001) Hippocampal volume does not change seasonally in a non food-storing songbird. *Neuroreport* **12**:1925-1928.
- Löhmus, M., Sundström, F., Moore, F.R. (2006) Non-invasive corticosterone treatment changes foraging intensity in red-eyed vireos *Vireo olivaceus*. *J. Avian Biol.* **37**:523-526.
- Lupien, S.J. & McEwen, B.S. (1997) The acute effects of corticoids on cognition: integration of animal and human model studies. *Brain Res. Rev.* **24**:1-27.

- Lynn, S.E., Breuner, C.W., Wingfield, J.C. (2003) Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Horm. Behav.* **43**:150-157.
- Martins, T.L.F., Roberts, M.L., Giblin, I., Huxham, R., Evans, M.R. (2007) Speed of exploration and risk-taking behavior are linked to corticosterone titres in zebra finches. *Horm. Behav.* **52**:445-453.
- Meddle, S.L., Owen-Ashley, N.T., Richardson, M.I., Wingfield, J.C. (2003) Modulation of the hypothalamic–pituitary–adrenal axis of an Arctic-breeding polygynandrous songbird, the Smith's longspur, *Calcarius pictus*. *Proc. R. Soc. B* **270**:1849-1856.
- Mendoza, S.P. & Mason, W.A. (1986) Contrasting responses to intruders and to involuntary separation by monogamous and polygynous new-world monkeys. *Physiol. Behav.* **38**:795-801.
- McEwen, B.S. (2000) The neurobiology of stress: from serendipity to clinical relevance. *Brain Res.* **886**:172-189.
- McEwen, B.S. & Sapolsky, R.M. (1995) Stress and cognitive function. *Curr. Opin. Neurobiol.* **5**:205-216.
- McGaugh, J.L. (2000) Memory – a century of consolidation. *Science* **287**:248-251.
- Nishimura, J., Endo, Y., Kimura, F. (1999) A long-term stress exposure impairs maze learning performance in rats. *Neurosci. Lett.* **273**:125-128.
- Pravosudov, V.V. (2003) Long-term moderate elevation of corticosterone facilitates avian food-caching behaviour and enhances spatial memory. *Proc. R. Soc. Lond. Series B* **270**:2599-2604.

- Pravosudov, V.V. (2005) *Corticosterone and memory in birds*. In: A Dawson & P J Sharp (Ed), *Functional avian endocrinology*. New Delhi, India, Narosa Publishing House, pp. 257-269.
- Reboreda, J.C., Clayton, N.S., Kacelnik, A. (1996) Species and sex differences in hippocampus size in parasitic and non-parasitic cowbirds. *Neuroreport* **7**:505-508.
- Reburn, C.J. & Wynne-Edwards, K.E. (1999) Hormonal changes in males of a naturally biparental and uniparental mammal. *Horm. Behav.* **35**:163-176.
- Remage-Healy, L., Adkins-Regan, E., Romero, M.L. (2003) Behavioral and adrenocortical responses to mate separation and reunion in zebra finch. *Horm. Behav.* **43**:108-114.
- Salvante, K.G. & Williams, T.D. (2003) Effects of corticosterone on the proportion of breeding females, reproductive output and yolk precursor levels. *Gen. Comp. Endocrinol.* **130**(3):205-214.
- Sherry, D.F. (1982) Food storage, memory, and marsh tits. *Anim. Behav.* **30**:631-633.
- Sherry, D.F. (1985) Food storage in birds and mammals. *Adv. Stud. Behav.* **15**:153-188.
- Sherry, D.F., Forbes, M.R.L., Khurgel, M., Ivy, G.O. (1993) Females have a larger hippocampus than males in the brood-parasitic brown-headed cowbird. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **90**:7839-7843.
- Silverin, B. (1998) The stress response and autumn dispersal behaviour in willow tits. *Anim. Behav.* **53**:451-459.

- Smulders, T.V., Sasson, A.D., DeVoogd, T.J. (1995) Seasonal variation in hippocampal volume in a food-storing bird, the black-capped chickadee. *J. Neurobiol.* **27**:15-25.
- Smulders TV, Shiflett MW, Sperling AJ, DeVoogd, T.J. (2000) Seasonal changes in neuron numbers in the hippocampal formation of a food-hoarding bird: The black-capped chickadee. *J. Neurobiol.* **44**:414-422.
- Takahashi, T., Ikeda, K., Ishikawa, M., Tsukasaki, T., Nakama, D., Tanida, S., Kameda, T. (2004) Social stress-induced cortisol elevation acutely impairs social memory in humans. *Neurosci. Lett.* **363**:125-130.
- Vasquez, R.A. & Kacelnik, A. (2000) Foraging rate versus sociality in the starling *Sturnus vulgaris*. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**:157-164
- Wingfield, J.C. (1988) *Changes in reproductive function of free-living birds in direct response to environmental perturbations*. In: Stetson, M.H. (Ed.), *Proceedings in Life Science: Processing of Environmental Information in Vertebrates*. Springer, New York, pp. 121-148.
- Wingfield, J.C., Jacobs, J.D., Tramontin, A.D., Perfito, N., Meddle, S., Maney, D.L., Soma, K. (1999) *Toward and ecological basis of hormone-behavior interactions in reproduction of birds*. In: Wallen, K., Schneider, J. (Ed.), *Reproduction in Context*. M.I.T. Press, Cambridge, pp. 85-128.
- Wingfield, J. C. & Sapolsky, R. M. 2003 Reproduction and resistance to stress: when and how. *J. Neuroendocrinol.* **15**:711-724.
- Zann, R. A. & Michael, B. (1996) *The zebra finch: A synthesis of field and laboratory studies*. Oxford, New York: Oxford University Press.

Chapitre 4

The influence of stress on the maintenance of cooperative behaviors: an experiment with zebra finches (*Taeniopygia guttata*)

Karine LAROSE and Frédérique DUBOIS

Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128,
Succursale Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

En préparation

Correspondance: Frédérique Dubois, Département de Sciences biologiques,
Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal (Québec),
Canada H3C 3J7.

[information retirée / information
withdrawn]

[information retirée / information
withdrawn]

Email address: [information retirée / information withdrawn]

Déclaration des coauteurs

Identification de l'étudiant et du programme

Karine Larose

M.Sc. Sciences biologiques

Description de l'article:

Auteurs: Karine LAROSE et Frédérique DUBOIS

Titre: The influence of stress on the maintenance of cooperative behaviors:
an experiment with zebra finches (*Taeniopygia guttata*)

État de l'article: En préparation

Déclaration de tous les coauteurs autres que l'étudiant

À titre de coauteur de l'article identifié ci-dessus, je suis d'accord pour que Karine Larose inclue l'article identifié ci-dessus dans le mémoire de maîtrise qui a pour titre "Effet d'un stress prolongé sur les capacités de mémorisation et les comportements de coopération chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)".

Frédérique Dubois

Signature

Date

Abstract

Reciprocal altruism is apparently very uncommon among animals because two important conditions must be met for this form of altruism to evolve. First, individuals must interact repeatedly with the same opponent, and second, they must use a conditional strategy like Tit-For-Tat, which requires important memory capacities. A recent experiment with monogamous zebra finches has revealed that the birds could maintain high levels of cooperation only when they were tested with their social mate, with whom they have established a long-lasting relationship. When the birds instead had an unfamiliar experimental partner for opponent, their memory capacity were also reduced, because they were separated from their social partner and hence had elevated levels of stress hormones. We have investigated the effect of each parameter separately, by testing zebra finches always with their social partner, but with either normal or elevated corticosterone levels. We found that the birds made more strategic errors when they had a corticosterone implant, and they were no longer able to maintain cooperation with their social mate in this condition.

Keywords: Reciprocal altruism, Iterated Prisoner's Dilemma, Memory, Social bond, Zebra finch.

Introduction

The Prisoner's Dilemma (PD) game has been widely used to study the evolution of cooperation by reciprocal altruism (Trivers, 1971). In this two-person game, in which each opponent can choose to either cooperate or defect, mutual cooperation provides higher payoff than mutual defection. Yet, both opponents are expected to defect when they only play once because defecting is the best solution whatever the other player does. On the other hand, when the same opponents interact repeatedly with each other, it becomes possible for cooperation to emerge under certain conditions (Axelrod & Hamilton, 1981).

Although the animal kingdom is filled with examples of cooperative behavior (Dugatkin, 1997), available evidence suggests that reciprocity is rare in non-human species. Indeed most studies that apparently support the existence of reciprocal altruism are open to alternative explanations such as kin selection or mutualism. Blood sharing in vampire bats, for instance, can be apparently explained by reciprocity as females only share blood with other roost mates who are likely to have shared with them in the past (Wilkinson 1984, 1988). However, they preferentially share blood with related group members and kin selection is, therefore, more likely than reciprocity. Predator inspection by pairs of fishes is another well-know example of apparent reciprocity: the payoffs appear to approximate a Prisoner's Dilemma, and the fishes seem to prefer to inspect predators with conspecifics who have previously demonstrated a willingness to approach predators (Milinski 1987). However, the predator inspection behavior is in fact the result of social cohesion and predator orientation effects (Stephens *et al.*

1997) and by-product mutualism therefore is the most parsimonious explanation. Thus, despite many natural situations resembling a Prisoner's Dilemma, there is no convincing evidence in favour of reciprocal altruism among animals.

The reason why reciprocity is rare is because two important conditions must be met for this form of altruism to evolve. First, as defection is the rational choice when individuals interact only once, reciprocal altruism can evolve and be maintained only if the same opponents play together for an unknown number of interactions (Axelrod & Hamilton 1981). As a consequence, only individuals who expect to interact repeatedly with the same opponent should be able to maintain cooperation. Second, reciprocity would be uncommon because it requires specialized cognitive abilities that most animal species do not possess (Hammerstein 2002; Stevens & Hauser 2004). In particular, memory is important because cooperation can emerge only if individuals use a conditional strategy like Tit-for-Tat. A Tit-for-Tat player initially begins by cooperating and then copies its opponent's last move (Axelrod & Hamilton 1981). Hence, animals that use this strategy have to remember their opponent's previous move to adjust their behavior accordingly.

Although the importance of these constraints is widely recognized, up to now only few experiments have been done to investigate their relative influence. Recently, St-Pierre *et al.* (submitted) have manipulated the degree of uncertainty of future play of monogamous zebra finches (*Taeniopygia guttata*) to test whether the birds were more likely to cooperate when interacting with a partner with whom they had

established long-lasting relationships (i.e. their social mate), compared to an unfamiliar experimental partner. As expected, the birds did not cooperate in an iterated PD game when they were tested with an experimental partner but they sustained high levels of mutual cooperation when they had their social mate as their opponent. This result suggests that animals would be capable of behaving differently according to the identity of their opponent, and that they would use long-term accounting strategies only when their chances of encountering the same opponent later are high. However, the experimental procedure used in St-Pierre *et al.*'s study may have caused a difference in the memory capacities of the birds between the two treatments, thereby making conclusion about the effect of both factors difficult to draw. Indeed, pair separation in monogamous zebra finches causes an increase in the stress hormone corticosterone (CORT) at very high levels (Ramage-Healey *et al.* 2003), which in turn leads to a decrease in the birds' memory abilities (Larose *et al.* submitted). Since zebra finches in St-Pierre *et al.*'s (submitted) study were necessarily separated from their social partner when they were tested in the apparatus with another individual of the opposite sex, it is possible that they did not cooperate in this treatment because they were interacting with an opponent with whom they had not established long-term social bonds or they were incapable of using demanding strategies.

To discriminate between these two hypotheses, we designed an experiment with zebra finches that were always tested with their social mate but with either normal or elevated levels of CORT.

Method

(a) Subjects

We used 8 (4 males and 4 females) commercially purchased adult zebra finches that were individually marked with numbered plastic leg bands. Prior to the experiment, each female was randomly paired with a male and each pair was then kept in an individual cage (38 × 38 × 48cm) for the entire duration of the experiment, except for the surgeries or experimental sessions. The birds were kept on a 12:12 light:dark photoperiod at constant temperature of approximately 25°C. Before experimental sessions, they were deprived of food for approximately 12 hours. Otherwise, they had unlimited access to a commercial preparation of finch seeds and fresh water.

(b) Experimental apparatus and procedure

The experimental apparatus consisted of two identical adjacent experimental chambers (32 × 45 × 40 cm), as well as two removable observation chambers (32 × 20 × 40 cm) that were added during the training sessions (Figure 1). The observation chambers were separated from the experimental chambers by a Plexiglas partition and each contained only one perch to force the observing birds to face the experimental chambers. Each observation chamber always housed a single bird (i.e. a male on one side and a female on the other side). Experimental chambers were separated by mesh wire and each contained two food cups: one on the ground and another one 15 cm above ground. All food cups were covered with a transparent plastic lid that opened only when the bird in the adjacent chamber perched in front of its upper cup. Otherwise, the cups remained closed, preventing

the bird from eating. Hence, each bird could decide either to cooperate (i.e. perch in front of the upper cup), or to defect (i.e. perch in front of the lower cup). Note that in the payoff matrices we used, it could happen that a bird received a payoff despite its opponent had defected. In that case, the cup was opened by the experimenter, so that the bird could get access to the food.

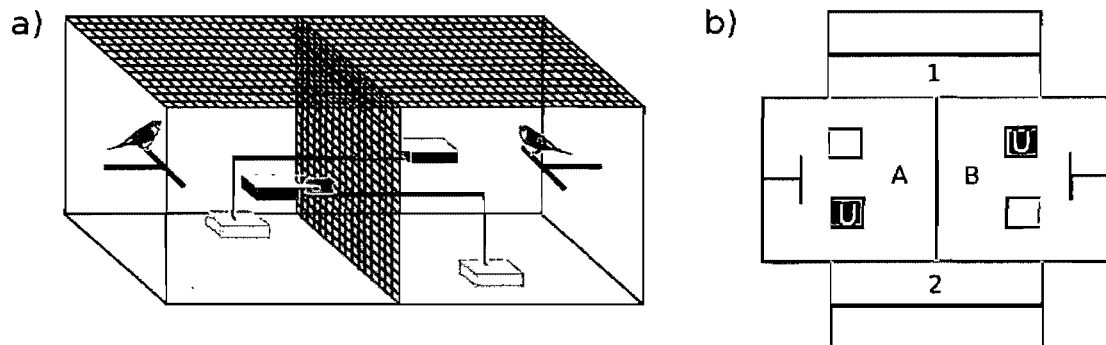


Figure 1. Experimental apparatus. a) 3-D side view showing the two experimental compartments each containing two cups each. b) Top view showing the experimental chambers (A & B) and the removable observation chambers (1 & 2) which are separated from the experimental chambers by transparent partitions. The tubes allowing distribution of the food rewards are omitted to simplify the illustration. Upper cup (U) = cooperation, lower cup = defection.

The beginning of a trial was signalled by the sound of a clicker and once each of the two birds had made a decision, the experimenter provided them with the corresponding food reward via plastic tubes that were directly connected to the cups.

(c) Training

Subjects were trained to operate the apparatus for approximately 30 days prior to the experiments. The training of each bird was done with its social partner, and each pair was placed in the apparatus (one bird per chamber) for four 45 min

periods: two periods in the morning following 12h of food deprivation, once in the experimental chambers and once in the observation chambers and this was repeated in the afternoon, after 4h of food deprivation. We used observation chambers to hasten the training process. At the beginning of the training, we used the apparatus in its simplest form, and then we added all the elements successively, until the birds were able to systematically make a choice after the sound of the clicker (see St-Pierre *et al.* submitted for further details). Until then, the birds always received the same number of seeds, regardless of whether they were feeding in the upper or in the lower cup. Then, in order to insure that all the four pairs understood the mechanism of the apparatus and hence could adjust their behavior to maximize their immediate gain, they were exposed successively to two payoff treatments: the mutualism treatment (M) and the defection treatment (D) with the payoff matrices:

$$M = \begin{pmatrix} R = 3 & S = 1 \\ T = 1 & P = 0 \end{pmatrix},$$

and

$$D = \begin{pmatrix} R = 1 & S = 0 \\ T = 3 & P = 5 \end{pmatrix}.$$

In both matrices, R and P represent the number of seeds received by the two birds if they both decide either to cooperate or to defect, respectively. On the other hand, if one bird cooperates and the other defects, the reward is then S and T for the co-operator and the defector, respectively. In the mutualism treatment, the best

solution is to cooperate whatever the other bird does, and mutual cooperation therefore is the expected outcome. Inversely, in the defection treatment, the best solution is to defect whatever the other bird does, and mutual defection therefore is the expected outcome. During a given treatment, all the four food cups were of the same colour, but we used a different colour for each matrix to signal the birds that the conditions had changed.

Each pair was tested first in the M treatment and then in the D treatment and each treatment lasted for approximately 5 days. We ended exposure to a given treatment once the birds had reached a frequency of 90% or more of mutual cooperation or mutual defection and maintained it two consecutive sessions. Birds experienced 40 daily trials separated in two 20 trial sessions, one in the morning and one in the afternoon, with an interval of two minutes between consecutive trials. Once training was completed, the observation chambers were removed from the apparatus.

(d) Treatments

We tested each pair twice in a two-phase “M-PD” treatment: once with an empty implant and once with a CORT implant. As above M represents the mutualism treatment, while PD represents Prisoner's Dilemma treatment, with the following payoff matrix:

$$PD = \begin{pmatrix} R = 3 & S = 0 \\ T = 5 & P = 1 \end{pmatrix}.$$

The birds experienced 16 days of testing (4 days per matrix) with 40 trials per day, 20 in the morning session and 20 in the afternoon session. During each trial, the experimenter recorded each subject's choice. The order of the treatments was balanced so that two randomly selected pairs were tested first with a sham implant and then with a CORT implant, while the two pairs were tested first with a CORT implant and then with a sham implant.

(e) Hormone manipulation

The implants consisted of medical grade silastic tubes (0,51 mm i.d. × 0,94 mm o.d. × 1 cm l.) that were inserted subcutaneously in the lower back. During surgery the birds were anaesthetized using isoflurante (3%) and O₂ (100%) and were then implanted with either a CORT implant or a sham (empty) implant. 0,5 cm of crystalline CORT (Sigma Chemical) was packed into the CORT implants, which were pre-sealed at one extremity with silastic adhesive (Dow Corning). After surgery, the birds were not tested before 48 h and the implants were removed after 15 days. Similar implants had been shown to increase plasma CORT levels to high stress-induced physiological levels both for 7 and 15 day periods (Salvante & Williams 2003). The birds' capacity to participate in the trials was not altered by the presence of the implants, and all individuals made a clear choice to either cooperate or defect during each trial, regardless of whether they had a CORT or a sham implant.

(f) Statistical analysis

During each trial we noted the birds' decision and then we compiled the data to

determine if the birds' ability to use a TFT strategy in the P treatment differed according to the type of implant. An animal playing perfectly TFT systematically cooperates after having received the rewards R and T, but defects after having received S or P. Thus, for each bird we calculated its error rate in each condition (i.e. with a CORT or an empty implant) as the number of times it had cooperated after S or P plus the number of times it had defected after R or T, divided by the total number of trials in each condition. Then we performed a paired t-test to determine if the probability of making mistakes was significantly different between the two conditions, using SPSS 11.5 for PC.

Results

In the mutualism experiment, all four pairs were mutually cooperating at nearly 100% after 3 days of testing, regardless of the type of implant. On the other hand, in the Prisoner's Dilemma treatment, there was a striking difference between the two conditions. Indeed, when we changed the payoffs from M to PD, the pairs maintained high levels of mutual cooperation only when they had a sham implant, while they were mutually defecting at nearly 100% after 2 days of testing when they had a CORT implant (Figure 2). Furthermore, the mean error rate was significantly higher when birds were tested with a CORT implant than with a sham implant (mean rate of errors \pm SEM: sham implant: 2.27% \pm 0.03; CORT implant: 14.38% \pm 0.5; paired t-test, $t_7 = 5.871$, $p = 0.001$).

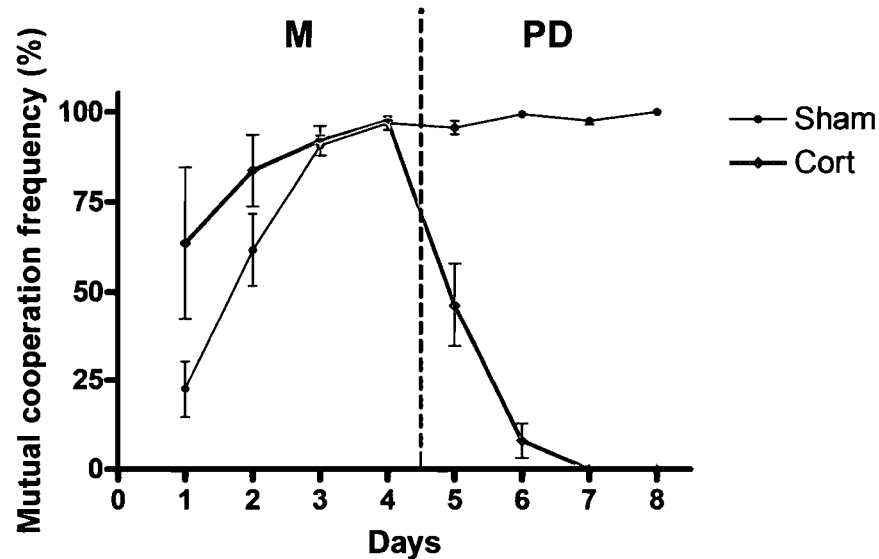


Figure 2. Mean (\pm SE) frequency of mutual cooperation over time with either a sham implant or CORT implant. The dotted line represents the transition to the next payoff matrix. M stands for the mutualism treatment and PD for the Prisoner's Dilemma.

Discussion

For the first time, we have experimentally altered the corticosterone levels of zebra finches exposed to the Prisoner's Dilemma in order to assess the effects of the endocrine response to sustained stress on the maintenance of reciprocal altruism. We found that birds maintained high levels of cooperation when they had a sham implant, while cooperation levels dropped very quickly when they had a CORT implant, even though they were always tested with their social partner. As zebra finches had significantly higher mean error rates when tested with increased CORT, our results apparently support the hypothesis that altruism is rare among animals because it requires extensive cognitive capacities that most species do not possess. Yet, because CORT is known to influence more than just memory

capacities, it is possible that the increased concentration affected other functions that are important as well for the evolution and maintenance of reciprocity. Hence, other mechanisms might also have contributed to the results.

One possible explanation for lesser cooperation with a CORT implant is an increased level of impulsivity. Indeed, it has been suggested that animals most often fail to cooperate in an Iterated Prisoner's Dilemma because they discount the future for immediate payoffs (Stephens *et al.*, 1995; Stephens, 2000; Stephens & Anderson, 2001). Accordingly, recent studies (Stephens *et al.*, 2002, 2006) revealed that blue jays (*Cyanocitta cristata*) had a strong preference for immediate rewards. As a consequence, they were capable of sustained cooperation only if they had to complete a sequence of play before obtaining the accumulated benefits from the sequence. Because CORT elevations are known to increase overall activity in many species, thereby promoting impulsivity (Astheimer *et al.*, 1992; Breuner *et al.*, 1998; Lynn *et al.*, 2003; Löhmus *et al.*, 2006; Martins *et al.*, 2007), this could explain why the zebra finches in the present study were unable of sustaining high levels of cooperation when they had a CORT implant. Under natural conditions, the concentration of CORT increases rapidly when resources become scarce (Pravosudov, 2005), and this reaction is thought to be adaptive. Indeed, as the animals' foraging activity increases, so does their feeding rate, which allows them to store energy for later use. However, as animals become more active, they are likely to become also more inclined to favour immediate rather than long-term gains, and hence they should not be capable anymore to sustain cooperation in a PD situation. This hypothesis, however, is unlikely to explain our

results because CORT elevations in zebra finches, contrary to what has been observed in many other bird species, promotes energy saving behavior and thus, causes a decrease in their overall level of activity (Dall & Witter, 1998).

Another explanation for the change of preference from long-term to immediate payoffs when CORT level is increased is that their attachment to their social mate was reduced. Thus, zebra finches behaved as if their chances of encountering the same opponent were very low. In accordance with this hypothesis, several studies have found evidence that CORT plays an important role in the maintenance of pair bond in monogamous species (Mendoza & Mason, 1986; DeVries *et al.*, 1995; Castro & Matt, 1997; Reburn & Wynne-Edwards, 1999; Kavaliers & Ossenkopp, 2001; Ramage-Healey *et al.*, 2003) and may even result in partner avoidance (DeVries *et al.*, 1995). Also, chronically high levels of corticosteroids are known to cause an inhibition of reproductive behavior (Silverin, 1998; Wingfield *et al.*, 1999). Therefore, it is possible that CORT implanted birds adjusted their behavior according to the probability of repeated interactions with the same opponent, but further experiments will be required to clarify the relative contribution of these mechanisms. To do that, we could provide the birds with additional information and cues to compensate for their altered memory capacities, and verify if they would then be able to maintain high cooperation frequencies with an experimental partner as well as with their social mate.

In conclusion, our study is the first, to our knowledge, to explore the physiological mechanisms that would prevent reciprocal altruism among animals. As argued by

many authors, we found strong evidence that memory limitations constrain the frequency of reciprocity. Thus, as memory can be impaired by stress, ecological and social environments could have a strong influence on the evolution or maintenance of cooperation. However, as stress hormones have many other effects, we cannot exclude the possibility that the birds did not sustain cooperation when they had a CORT implant because their level of attachment to their partner was reduced, and consequently their expectation to interact repeatedly with each other was also reduced. Hence, the question to know whether animals could behave strategically differently according to the identity of their opponent is still open.

Acknowledgements

We would like to thank K. Salvante and O.P. Love for their advices as well as S. St-Cyr for her assistance during the experiments. The research presented here was carried out under animal care permit 08-002 provided by Université de Montréal and conforms to guidelines of the Canadian Council for Animal Care. This research was financially supported by Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) and FQRNT discovery grants to F.D.

References

- Astheimer, L.B., Buttemer, W.A., Wingfield, J.C. (1992) Interactions of corticosterone with feeding, activity, and metabolism in passerine birds. *Ornis. Scand.* **23**:355-365.
- Axelrod, R. & Hamilton, W. D. (1981) The evolution of cooperation. *Science* **211**:1390-1396.
- Breuner, C.W., Greenberg, A.L., Wingfield, J.C. (1998) Non-Invasive corticosterone Treatment Rapidly Increases Activity in Gambel's White-Crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *Gen. Comp. Endocr.* **111**:386-394.
- Castro, W.L.R. & Matt, K.S. (1997) The importance of social condition in the hormonal and behavioral response to acute social stressor in the male siberian dwarf hamster (*Phodopus sungorus*). *Horm. Behav.* **32**:209-216.
- Dall, S.R.X. & Witter, M. (1998) Feeding interruptions, diurnal mass changes and daily routines of behaviour in the zebra finch. *Anim. Behav.* **55**:715-725.
- DeVries, A.C, DeVries M.B., Taymans, S., Carter C.S. (1995) Modulation of pair bonding in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) by corticosterone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92**:7744-7748.
- Dugatkin, L.A. (1997) The evolution of cooperation. *BioScience* **47**(6):355-362.
- Hammerstein, P. (2002) *Why is reciprocity so rare in social animals*. In: Genetic and Cultural Evolution of Cooperation, P. Hammerstein (Ed) MIT Press, Cambridge, pp. 83-94.
- Kavaliers, M. & Ossenkopp, K.-P. (2001) Corticosterone rapidly reduces male odor preferences in female mice. *Neuroreport* **12**(13):2999-3002.

- Löhmus, M., Sundström, F., Moore, F.R. (2006) Non-invasive corticosterone treatment changes foraging intensity in red-eyed vireos *Vireo olivaceus*. *J. Avian Biol.* **37**:523-526.
- Lynn, S.E., Breuner, C.W., Wingfield, J.C. (2003) Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Horm. Behav.* **43**:150-157.
- Martins, T.L.F., Roberts, M.L., Giblin, I., Huxham, R., Evans, M.R. (2007) Speed of exploration and risk-taking behavior are linked to corticosterone titres in zebra finches. *Horm. Behav.* **52**:445-453.
- Mendoza, S.P. & Mason, W.A. (1986) Contrasting responses to intruders and to involuntary separation by monogamous and polygynous new-world monkeys. *Physiol. Behav.* **38**:795-801
- Milinski, M. (1987) Tit for Tat and the evolution of cooperation in sticklebacks. *Nature* **325**:433-435.
- Pravosudov, V.V. (2005) *Corticosterone and memory in birds*. In: A Dawson & P J Sharp (Ed), *Functional avian endocrinology*. New Delhi, India, Narosa Publishing House, pp. 257-269.
- Reburn, C.J. & Wynne-Edwards, K.E. (1999) Hormonal changes in males of a naturally biparental and uniparental mammal. *Horm. Behav.* **35**:163-176.
- Remage-Healey, L., Adkins-Regan, E., Romero, M.L. (2003) Behavioral and adrenocortical responses to mate separation and reunion in zebra finch. *Horm. Behav.* **43**:108-114.

- Salvante, K.G. & Williams, T.D. (2003) Effects of corticosterone on the proportion of breeding females, reproductive output and yolk precursor levels. *Gen. Comp. Endocrinol.* **130**(3):205-214.
- Silverin, B. (1998) The stress response and autumn dispersal behaviour in willow tits. *Anim. Behav.* **53**:451-459.
- Stephens, D. W. (2000) Cumulative benefit games: Achieving cooperation when players discount the future. *J. Theor. Biol.* **205**:1-16.
- Stephens, D. W. & Anderson, D. (2001) The adaptive value of preference for immediacy: when shortsighted rules have farsighted consequences. *Behav. Ecol.* **12**:330-339.
- Stephens, D.W., Anderson, J.P., Benson, K.E. (1997) On the spurious occurrence of Tit for Tat in pairs of predator-approaching fish. *Anim. Behav.* **53**:113-131.
- Stephens, D.W., McLinn, C.M., Stevens, J.R. (2002) Discounting and reciprocity in an Iterated Prisoner's Dilemma. *Science* **298**:2216-2218.
- Stephens, D.W., McLinn, C.M., Stevens, J.R. (2006) Effects of temporal clumping and payoff accumulation on impulsiveness and cooperation. *Behav. Process.* **71**:29-40.
- Stephens, D. W., Nishimura, K. & Toyer, K.B. (1995) Error and discounting in the Iterated Prisoner's Dilemma. *J. Theor. Biol.* **176**:457-469.
- Stevens, J.R. & Hausser, M.D. (2004) Why be nice? The psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends Cogn. Sci.* **8**(2):60-65.

- St-Pierre, A., Larose, K., Dubois, F. (2009) Long-term social bonds promote cooperation in the Iterated Prisoner's Dilemma. Submitted
- Trivers, R. L. (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* **46**:35-57.
- Wilkinson, G. S. (1984) Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature* **308**:181-184.
- Wilkinson, G. S. (1988) Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethol. Sociobiol.* **9**:85-100.
- Wingfield, J.C., Jacobs, J.D., Tramontin, A.D., Perfito, N., Meddle, S., Maney, D.L., Soma, K. (1999) *Toward and ecological basis of hormone-behavior interactions in reproduction of birds*. In: Wallen, K., Schneider, J. (Ed.), *Reproduction in Context*. M.I.T. Press, Cambridge, pp. 85–128.

Chapitre 5

Discussion & conclusions générales

L'objectif de l'étude réalisée dans le cadre de cette maîtrise était de déterminer dans quelles mesures un stress important pouvait influencer le comportement de coopération des couples de diamants mandarins. Les bases de nos travaux se sont d'abord fondées sur des travaux effectués antérieurement dans notre laboratoire qui démontraient que la coopération mutuelle dans un Dilemme du Prisonnier était possible entre partenaires sociaux chez le diamant mandarin, mais pas entre inconnus. Sachant cela, nous avons porté notre attention au niveau de la réaction endocrine au stress, soit une forte augmentation de la concentration de corticostérone, sur une période prolongée. En effet, ce type de réaction est typique de la séparation du couple chez le diamant mandarin et nous apparaissait comme la cause la plus plausible du changement de comportement observé en fonction de l'identité du partenaire expérimental. Le défi de l'étude résidait toutefois en notre capacité à comprendre à quel niveau cette élévation de CORT agit de façon à altérer la capacité des sujets à maintenir un comportement de coopération avec leur partenaire social dans un DP.

Vu l'importance souvent prêtée aux capacités cognitives, plus précisément en terme de capacités de mémoire, dans l'application des stratégies permettant les comportements de coopération dans ce contexte précis, nous avons premièrement cherché à vérifier l'influence d'une augmentation importante et prolongée de corticostérone sur les capacités de mémorisation du diamant mandarin (Chapitre 3, p. 60). Les résultats que nous avons obtenus ont démontré qu'il n'y avait pas d'effet du sexe sur la performance de nos sujets et que ceux testés avec implant de CORT n'étaient plus en mesure de retrouver la récompense alimentaire suite à

l'observation du modèle, contrairement aux contrôles (Chapitre 3, Figure 2, p. 71).

Ces résultats nous confirmaient donc que nos implants de CORT seraient en mesure de nous permettre de manipuler expérimentalement les capacités de mémorisation de nos sujets lors de l'expérience principale. De plus, ces résultats sont intéressants et, bien qu'il soit prématuré de chercher à en tirer des conclusions définitives, ils invitent à la réflexion. Au chapitre 3 nous avons proposé deux hypothèses qui pourraient potentiellement expliquer la baisse des performances avec implants de CORT. La première s'intéressait à la possibilité d'une augmentation de l'impulsivité des individus, un effet observé lorsque les niveaux de CORT augmentent chez certaines espèces. Cependant, comme cela ne correspond pas à ce qui est observé chez le diamant mandarin en cas d'augmentation des niveaux de CORT, nous avons jugé légitime d'écarter cette hypothèse, du moins jusqu'à ce que des travaux plus pointus soient effectués.

Ainsi, à la lumière des résultats présentés au chapitre 3, il nous semble beaucoup plus plausible que la baisse de performance de nos sujets lors de l'expérience préliminaire soit le résultat d'une diminution des capacités de mémorisation des diamants mandarins exposés pendant une période prolongée à une forte augmentation de CORT. De plus, l'absence de différence significative attribuable au sexe des individus suggère que les pressions de sélection seraient similaires pour les mâles et les femelles. Ceci semble d'autant plus logique puisque que les coûts du divorce sont particulièrement importants en termes d'investissement en temps et énergie, surtout chez les espèces dont la longévité est courte, comme

c'est le cas du diamant mandarin.

Il demeure toutefois préférable de rester prudent dans notre interprétation. En effet, bien que ces résultats nous aient amplement permis de poursuivre nos expérimentations au niveau de l'expérience principale présentée au chapitre 4, ils gagneraient à être appuyés par un protocole plus étoffé ainsi que par un effectif plus important avant de pouvoir en tirer des conclusions définitives et des généralisations.

Le volet principal de notre étude concernait le comportement de coopération observé chez le diamant mandarin (Chapitre 4, p. 83). Plus précisément, nous avons voulu vérifier si une augmentation importante et prolongée de corticostérone apparentée à la réaction physiologique normale au stress engendrée par la séparation des partenaires sociaux pouvait influencer le comportement adopté par les diamants mandarins testés dans un DP avec leur partenaire social. Les résultats obtenus à ce stade du projet nous ont permis d'observer que dans de telles conditions les diamants mandarins n'étaient plus en mesure de maintenir une fréquence élevée de coopération mutuelle avec leur partenaire social. En effet, ce n'est que lorsque les individus étaient testés avec un implant vide que la coopération mutuelle était maintenue à des fréquences très élevées entre partenaires. Par contre, lorsqu'ils étaient testés avec implant de CORT, les fréquences chutaient de façon dramatique (Chapitre 4, Figure 2, p. 95). De plus, le taux d'erreurs commises était plus élevé lorsque les oiseaux étaient testés avec implant de CORT plutôt qu'avec un implant vide.

Différentes hypothèses ont été considérées dans le but d'expliquer cette influence de la CORT sur la capacité des diamants mandarins en couple à maintenir des fréquences élevées de coopération mutuelle en DP. Notre première hypothèse reposait sur l'influence de la CORT sur la mémoire chez le diamant mandarin et sur l'impact d'une diminution de cette faculté sur la capacité des oiseaux à mettre en œuvre une stratégie adéquate leur permettant de coopérer. Le fait que les oiseaux commettaient davantage d'erreurs lorsqu'ils étaient testés avec implant de CORT semble à priori confirmer l'implication d'une diminution des capacités de mémoire de ces individus. Par contre, bien que cette hypothèse soit également appuyée par les résultats obtenus lors de l'expérience préliminaire, nous sommes porté à croire qu'il aurait été erroné d'y voir la seule explication complète. En effet, puisque les hormones corticostéroïdes sont reconnues comme ayant une influence sur d'autres processus et comportements, la possibilité que d'autres mécanismes aient été impliqués doit être prise en compte.

Tel que discuté précédemment (Chapitre 4, p. 95), l'hypothèse d'une influence potentielle de l'impulsivité semblait tout à fait plausible à première vue. D'une part, lorsque les animaux sont exposés à un manque de ressources, l'augmentation de CORT qui en résulte fait en sorte d'augmenter leur niveau d'activité, favorisant par le fait même les comportements plus impulsifs. D'autre part, cette réaction peut être très avantageuse puisqu'elle a pour objectif d'améliorer le taux d'ingestion, ce qui augmente donc l'apport alimentaire et énergétique. Par contre, les faits sont tels que cette hypothèse ne peut s'appliquer dans le cas du diamant mandarin. En effet, les diamants mandarins qui subissent une augmentation du taux de CORT

réagissent de façon inverse à la plupart des espèces, c'est-à-dire qu'ils adoptent des comportements visant à favoriser une économie énergétique, ce qui entraîne une baisse du niveau d'activité. Ainsi, il nous est paru peu probable que nos résultats puissent être expliqués par un comportement plus impulsif des diamants mandarins testés avec implant de CORT.

C'est donc au niveau du lien social présent entre les individus que notre attention s'est finalement portée. Nous avons présenté plusieurs éléments qui suggèrent que les hormones corticostéroïdes peuvent être impliquées dans le maintien du lien de couple chez les espèces monogames (Chapitre 4, p. 97). À cause de son implication potentielle au niveau du lien social, il importait de se questionner sur l'influence de l'élévation de CORT causée par les implants utilisés sur ce lien et sur les comportements pouvant en dépendre. Effectivement, plusieurs suggèrent que des élévations du taux de CORT auraient une influence négative sur le lien social formé entre les partenaires monogames. Ajoutons à cela l'inhibition du système reproducteur et des comportements associés à la reproduction que de telles élévations entraînent et il semble plausible d'y voir une explication alternative aux résultats de la présente étude puisque ces éléments ont comme point commun d'entraîner la dégradation du lien social. Cette dégradation pourrait bel et bien expliquer pourquoi les oiseaux testés avec implant de CORT cessent de coopérer avec leur partenaire social.

En effet, l'altération du lien social pourrait entraîner la diminution de la probabilité que les partenaires interagissent ensemble dans le futur. Ainsi, les diamants

mandarins testés avec implants de CORT pourraient tout simplement avoir ajusté leur comportement en fonction de leur perception de cette probabilité, agissant alors comme s'ils se trouvaient en présence d'un congénère quelconque plutôt que de leur partenaire social. Ceci appuie donc l'hypothèse voulant que les diamants mandarins soient en mesure de maintenir des fréquences de coopération élevées avec leur partenaire social en raison du lien à long terme qu'ils partagent.

Cependant, il demeure encore difficile de mesurer l'importance relative qui doit être accordée aux capacités de mémoire et à la nature du lien social formé entre les individus qui interagissent lorsque l'on étudie les comportements d'altruisme réciproque. Bien que notre étude fournisse de bonnes bases pour arriver à une meilleure compréhension de ces comportements, plusieurs points restent à éclaircir avant d'en arriver à des conclusions définitives. Certaines pistes d'études restent donc à explorer dans le but de parvenir à affiner plus justement les théories et conclusions qui ont été présentées dans ce projet.

En plus de l'étude suggérée précédemment (Chapitre 4, p. 97), il en est d'autres qui favoriseraient également le développement d'une vision plus juste du comportement observé chez le diamant mandarin dans un DP. Par exemple, il serait important de développer une meilleure compréhension des différents effets du stress sur le comportement social des diamants mandarins, notamment en ce qui a trait aux interactions entre partenaires sociaux. Il serait particulièrement intéressant de déterminer si les diamants mandarins testés dans un DP ont tendance à « pardonner » plus facilement une trahison de la part de leur partenaire

social plutôt qu'un inconnu, mais il serait également nécessaire de vérifier comment une augmentation de CORT affecte cette tendance.

De plus, avant de pouvoir se prononcer avec certitude il est nécessaire de parvenir à cibler très clairement la nature de l'influence de la corticostérone sur le lien de couple formé entre les partenaires sociaux. Pour ce faire, il faudrait effectuer des tests de préférences et de choix de partenaire en augmentant expérimentalement les niveaux de CORT des individus, ce qui nous permettrait de vérifier si les préférences des individus pour leur partenaire social sont alors diminuées. Ces différentes études permettraient sans aucun doute de faire une analyse plus juste et plus détaillée des résultats présentés ici, en plus de fournir des outils précieux, non seulement au niveau de l'étude des comportements altruistes, mais également au niveau de la compréhension du comportement social en fonction du contexte et du stress vécu par les individus.

Critiques et limitations

Malgré la pertinence de cette étude, il importe de souligner et de commenter les problématiques qui pourraient potentiellement en limiter la portée.

Effectif de l'étude (n)

Bien que la faiblesse de l'effectif limite la portée de l'étude, les résultats sont tout de même statistiquement significatifs. Il est tout à fait possible et raisonnable d'analyser ces résultats et d'en tirer des conclusions intéressantes, mais elles demeurent limitées à cet échantillon. En effet, le faible effectif représente une

contrainte qui doit nous pousser à être prudent dans la généralisation de nos résultats à l'échelle de l'espèce du diamant mandarin.

Absence de dosages hormonaux

Différents problèmes techniques ont malheureusement faits en sorte qu'il nous a été impossible d'inclure dans le présent document les résultats des dosages hormonaux et analyses en découlant. Ces expériences, décrites au chapitre 2 (p. 44), constituait un contrôle important pour la rigueur de l'étude, mais le protocole employé lors de l'EIA était erroné et les résultats obtenus étaient inutilisables. Ainsi, malgré le fait que ce type d'implants aient déjà été employé avec succès chez le diamant mandarin (Chapitre 2, p. 43), il ne nous a pas été possible de comparer précisément l'élévation de corticostérone obtenue avec les implants à celle obtenue lors de la séparation des partenaires. Notre interprétation des résultats repose donc sur la notion que dans ces deux cas l'élévation de corticostérone est significative à des niveaux physiologiques et non pharmacologiques.

Matrices M et DP – Récompense R

En ce qui concerne l'expérience principale, un point problématique réside dans le fait que la récompense R est identique pour les matrices M et DP, c'est-à-dire de 3 graines pour chacun des individus (Chapitre 2, p. 56). Ainsi, il est possible que les individus testés ne réalisent pas que les gains ont été modifiés de façon à modifier le contexte de mutualisme en un Dilemme du Prisonnier puisqu'ils reçoivent toujours la même récompense R. Cependant, il est difficile de croire que les hautes

fréquences de coopération mutuelle observées chez les individus testés avec implant de contrôle résultent simplement de ce biais potentiel. D'une part, chaque changement de matrice était souligné par un changement de coloration des mangeoires, incitant donc les individus testés à échantillonner les autres gains potentiels. D'autre part, si la problématique de la récompense R expliquait à elle seule que des hautes fréquences de coopération mutuelle soient maintenues malgré le passage à un DP, il est fort probable que nous n'aurions pas observé de différence significative entre individus testés avec implant de CORT versus implant de contrôle. Il en est de même pour l'étude de St-Pierre *et al.* (soumis) lors de laquelle les mêmes matrices M et DP ont été employées et où seuls les individus testés en couples se sont montrés capables de maintenir des fréquences élevées de coopération mutuelle, malgré le fait que la récompense R ait été identique.

Séquence de traitement M-DP

La séquence des traitements lors de l'expérience principale (Chapitre 2, p. 56) pourrait paraître problématique dans la mesure où elle ne permet pas d'observer l'émergence de la coopération, ni les effets de la manipulation hormonale effectuée dans le cadre de cette étude. Cependant, nous nous sommes appuyés sur l'étude de St-Pierre *et al.* (soumis) effectuée antérieurement au laboratoire pour choisir la séquence de traitement présentée ici. Dans le cadre de l'étude de St-Pierre *et al.* (soumis), les diamants mandarins étaient testés selon la séquence DP-M-DP et les résultats démontraient qu'ils étaient seulement en mesure de maintenir une fréquence élevée de coopération mutuelle avec leur partenaire social et seulement lors du deuxième passage en DP. Le choix de la séquence M-DP permettait donc

d'alléger considérablement le protocole expérimental, tout en nous permettant d'étudier le comportement ciblé, soit la coopération.

Exposition à la matrice M lors de l'entraînement

La matrice M utilisée lors de l'expérience principale était identique pour l'entraînement et pour la prise de données, ce qui aurait pu poser un problème si l'exposition avait été consécutive et non séparée par une exposition à la matrice T. De plus, chaque changement de condition était signalé par un changement de coloration des mangeoires et chaque couleur n'a été utilisée qu'une seule fois. Les sujets n'avaient donc aucuns indices leur indiquant qu'ils étaient à nouveau exposés à la matrice M et ils devaient explorer les différents gains possibles avant d'adopter un comportement de coopération ou de trahison

Erreurs stratégiques

Il aurait été intéressant, et pertinent, de chercher à comprendre l'importance relative des deux types de comportements considérés dans la présente étude comme étant des erreurs stratégiques. Cependant, vu l'effectif limité de l'étude, ainsi que le peu d'erreurs commises par les sujets, il nous est apparu préférable de regrouper ces deux comportement et de nous concentrer ensuite sur l'effet général des différents traitements.

C'est à l'aide d'études faites avec un effectif plus important, et sur une plus longue période, que l'influence relative de ces deux comportements sur la fréquence de coopération mutuelle entre partenaires sociaux dans un contexte de Dilemme du

Prisonnier pourrait être étudiée. En effet, il est très probable que les tentatives d'exploitation ou de réconciliation entraînent des conséquences différentes en fonction de différents facteurs, et donc que leur influence sur le comportement des partenaires sociaux soit variable. Il importe donc de mener des études à plus grande échelle avant de pouvoir faire une distinction précise à ce niveau.

Généralisation à d'autres contextes ou espèces

Puisque la présente étude ne nous permet pas de cibler précisément la nature des mécanismes impliqués dans les comportements de coopération entre partenaires sociaux (Chapitre 4, p. 83), il serait prématuré d'en généraliser les conclusions à d'autres espèces, ou contextes, avant d'avoir mené des études complémentaires. Par contre, si ce n'était de ces limitations ainsi que du faible effectif (Chapitre 5, p. 110), il serait tout à fait raisonnable de vouloir généraliser ces résultats à d'autres espèces, ou à d'autres contextes, pour lesquelles les mêmes mécanismes pourraient être impliqués. En effet, il n'est pas indispensable de répliquer les conditions naturelles lorsque l'on cherche à mettre en évidence les mécanismes qui pourraient influencer un comportement donné. Ces mécanismes pourraient facilement être présents chez différentes espèces qui appliquent des comportements similaires, sans oublier que les comportements de coopérations ne se limitent pas au simple partage de ressources alimentaires.

Finalement, le projet réalisé dans le cadre de cette maîtrise aura tout de même réussi à participer à l'élaboration d'une approche nuancée du comportement de coopération entre individus non apparentés qui possèdent un lien social à long

terme. De plus, cette étude aura non seulement permis de cibler de façon plus précise les recherches complémentaires qu'il faudrait effectuer dans l'avenir, mais également d'élargir considérablement nos horizons actuels de recherche. Ainsi, bien que des conclusions définitives ne puissent pas, pour le moment, être tirées quant aux mécanismes précis qui affectent la capacité des individus en couples à coopérer, les hypothèses à développer sont beaucoup plus clairement identifiées.