

LE STRESS MATERNEL PRENATAL MODULE LE DEVELOPPEMENT DES CAPACITES COGNITIVES CHEZ LA CAILLE JAPONAISE

**Charrier Marion^{1,2}, Lumineau Sophie¹, Nicolle Céline³, Lormant Flore⁴, Bertin Aline⁴,
Arnould Cécile⁴, Darmaillacq Anne-Sophie⁵, Dickel Ludovic⁵, Calandreau Ludovic⁴,
Houdelier Cécilia¹**

¹ Univ Rennes, CNRS, Normandie Univ, EthoS (Ethologie animale et humaine) - UMR 6552,
F-35000 Rennes, France

² SYSAAF, Unité de Recherches Avicoles, Centre INRA Val de Loire, 37380 NOUZILLY

³ CNRS, Univ Rennes, Normandie Univ, EthoS (Ethologie animale et humaine) - UMR 6552,
F-35000 Rennes, France

⁴ INRA, CNRS, Université de Tours, UMR85 Physiologie, Centre INRA Val de Loire, 37380
Nouzilly, France

⁵ Normandie Univ, CNRS, Univ Rennes, EthoS (Ethologie animale et humaine) - UMR 6552,
F-14000 Caen, France

marion.charrier@univ-rennes1.fr

RÉSUMÉ

Le développement comportemental d'un individu est fortement modulé par des facteurs d'influence maternelle prénatale. Ainsi, l'exposition d'une femelle gestante ou pondeuse à des événements stressants affecte, via des modulations de l'environnement fœtal ou du contenu hormonal des œufs, la réactivité émotionnelle et les compétences sociales des descendants. Chez les mammifères, le stress maternel prénatal module également les capacités d'apprentissage des jeunes mais chez l'oiseau, de tels effets ont rarement été explorés. Ce travail vise donc à analyser, chez la caille japonaise, les effets d'un stress maternel prénatal sur la réactivité émotionnelle et les capacités d'apprentissage et de mémorisation des jeunes femelles de 1^{ère} génération (F1-NS, F1-S). Ainsi, des femelles pondeuses (F0) ont soit été maintenues en conditions standards (Non Stressées, $n_{F0-NS}=16$), soit été exposées à une procédure de stress chronique de 24 jours (Stressées, $n_{F0-S}=16$). Cette procédure de stress maternel a affecté la réactivité émotionnelle des jeunes puisque les femelles F1-S apparaissent plus émotives que les femelles F1-NS. De plus, dans un test d'apprentissage spatial où les oiseaux devaient apprendre à retrouver parmi 8 pots celui contenant une récompense alimentaire (pot cible), les femelles F1-S et F1-NS ne présentent pas les mêmes performances. Lors de la phase de rétention notamment, les femelles F1-S mettent plus de temps à retrouver le pot cible que les femelles F1-NS. Enfin, lors d'un test de préférence de place conditionnée où les oiseaux devaient apprendre à associer un compartiment à une récompense alimentaire, les femelles F1-S, contrairement aux femelles F1-NS, ne développent pas de préférence pour cette zone renforcée. Ainsi, nos résultats montrent que les réponses émotionnelles et les capacités d'apprentissage des oiseaux peuvent être influencées par un stress maternel prénatal. De tels effets pourraient alors affecter les capacités d'adaptation et le bien-être des individus notamment en milieu d'élevage.

ABSTRACT

Prenatal maternal stress modulates the development of cognitive abilities in Japanese quail

Individual behavioral development is modulated by prenatal maternal factors. The exposure of a gestating or laying female to stressful events, affects their offspring's emotional reactivity and social skills through hormonal modulations of fetal environment or yolk contents. In mammals, prenatal maternal stress can also affect offspring's learning abilities but in birds such effects are rarely studied. This study aims to evaluate the impact of prenatal maternal stress on Japanese quail. In more detail, the emotional reactivity and learning as well as memory abilities of females of the first generation (F1-NS, F1-S) are analysed. Therefore, laying females were either maintained under control conditions (Non Stressed, $n_{F0-NS}=16$), or completed a 24-day chronic stress procedure (Stressed, $n_{F0-S}=16$). This maternal prenatal stress treatment affects the emotional reactivity of young females because F1-S females are more emotional than F1-NS females. During a spatial learning test in which birds have to learn the position of one food rewarded cup (target cup) among 8 cups, F1-S and F1-NS females show differences in their performance. In the probe test of this task, F1-S females take longer to find the target cup. Moreover, in a conditioned place preference test in which birds have to associate a compartment with a food reward, F1-S females failed to develop a preference for this rewarded zone in contrast to F1-NS females. Thus, our findings suggest that the development of emotional and learning abilities of Japanese quails is influenced by prenatal factors. These effects could have an impact on individual's adaptation abilities and welfare in particular in farm animals.

INTRODUCTION

Le développement comportemental d'un individu est fortement modulé par des facteurs d'influence maternelle, notamment au cours de la période prénatale. Chez les mammifères, un stress de la femelle pendant sa gestation va, via des modulations hormonales de l'environnement fœtal, fortement affecter les comportements émotifs et sociaux de ses jeunes mais également leurs capacités d'apprentissage (Braastad *et al.*, 1998 ; Modir *et al.*, 2014). En revanche, chez l'oiseau, les études s'intéressant aux conséquences d'un stress maternel sur le développement des descendants sont beaucoup plus limitées. En aviculture pourtant, ces animaux sont exposés au stress du fait de l'environnement dans lequel ils évoluent (congénères, bruits, températures) ou encore de la conduite de l'élevage (changement d'aliment, manipulations). Ces conditions de vie peuvent ainsi affecter leur comportement mais également celui de leurs jeunes. Une étude chez la caille japonaise a notamment montré qu'un stress de la femelle pondeuse modulait la réactivité émotionnelle et les compétences sociales de ses descendants, notamment via des modifications de la composition hormonale des œufs (Guibert *et al.*, 2011). L'objectif de notre étude est donc de caractériser, chez la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*), les effets d'un stress maternel prénatal sur la réactivité émotionnelle des jeunes femelles de 1^{ère} génération (F1) ainsi que sur leurs capacités d'apprentissage et de mémorisation. Nous nous sommes ici plus particulièrement intéressés à des apprentissages impliquant la mémoire à long-terme. Dans un 1^{er} temps, les femelles F1 ont été évaluées, dans un test d'apprentissage spatial. Ce test impliquant la mémoire déclarative est hippocampo-dépendant (Morris *et al.*, 1982) et il est maintenant bien établi que le stress impacte cette structure cérébrale (Surget *et al.*, 2011). Notre procédure de stress prénatal pourrait donc affecter ce type d'apprentissage ce qui affecterait alors les capacités de l'individu à se repérer et s'orienter et donc à s'adapter à son environnement. Outre l'hippocampe, le stress impacterait aussi d'autres structures cérébrales. Dans un 2nd temps, nous avons donc évalué les femelles F1 dans un test s'apparentant à un conditionnement classique impliquant l'amygdale, le test de préférence de place conditionnée (White *et al.*, 1993).

1. MATERIELS ET METHODES

1.1. Génération F0

Trente-deux femelles pondeuses de caille japonaise (Souche médium - Cailles de Chanteloup) sont arrivées au laboratoire à l'âge de 5 mois et ont été installées au sein de batteries en logettes individuelles (24,5x35x18cm). Ces femelles sont aléatoirement réparties en 2 groupes, logés dans 2 salles distinctes : un groupe est exposé à une procédure de stress (Stressé, $n_{F0-S} = 16$) tandis que l'autre est maintenu dans des conditions de vie standard (Non Stressé, $n_{F0-NS} = 16$). Les

femelles S sont exposées pendant 24 jours (7j/7, 24h/24) à une procédure de stress chronique connue pour induire un état de stress chez la caille juvénile (Laurence *et al.*, 2014). Lors de cette procédure, les femelles S sont quotidiennement soumises à 4-5 agents stressants sélectionnés de manière aléatoire parmi un panel de 10 et pouvant être de nature biotique (cris de prédateurs, surpeuplement, etc.) ou abiotique (bruits soudains, contention, etc.). L'eau et la nourriture sont disponibles *ad libitum*. La photopériode est maintenue en Light : Dark 12:12. Simultanément à ce traitement, les femelles sont toutes mises en contact avec des mâles NS afin de produire la génération F1 (un mâle pour une femelle NS et une S). Les œufs pondus sont collectés entre le 8^{ème} jour (pour s'assurer que le vitellus ait été produit pendant la phase de stress) et le 24^{ème} jour de traitement puis sont mis à incuber artificiellement. Pendant 14 jours, les œufs sont exposés à une température de 37,7°C, à une humidité relative de 45% et à une rotation de 45° toutes les 30 minutes. Puis du 15^{ème} au 17^{ème} jour (éclosion), ils sont transférés dans des paniers à éclosion. L'humidité est alors augmentée à 70% et la rotation stoppée.

1.2. Génération F1

Une fois éclos, les jeunes F1 sont identifiés en fonction du traitement maternel et élevés par groupe de 8 jusqu'à l'âge de 30 jours (J30) ($n_{F1-NS} = 80$; $n_{F1-S} = 80$). Les groupes ainsi constitués sont mixtes de par leur sexe et leur origine maternelle. Dès J30, les jeunes sont sexés et tous sont relogés en batteries, dans des logettes individuelles, en fonction de leur sexe et du traitement maternel. L'eau et la nourriture sont disponibles *ad libitum*. La photopériode est maintenue en LD 12:12.

Dans un 1^{er} temps, les comportements des jeunes femelles F1 ($n_{F1-NS} = 41$; $n_{F1-S} = 32$) ont été évalués grâce à des tests classiquement utilisés en éthologie pour caractériser la réactivité émotionnelle chez la caille.

- **Le test d'émergence (J10-J12)** : L'oiseau est placé 1 minute dans une boîte de départ obscure qui est ensuite ouverte sur le dispositif de test, plus vaste et lumineux (56x60x35cm). Les latences de sortie de l'animal sont alors relevées. Une fois l'individu entré dans le dispositif, l'expérimentateur note les occurrences des comportements émis pendant 3 minutes: peur (postures de peur, vigilance, saut), observation (basse, moyenne, haute), confort (bain de poussière, toilette), exploration (observe / picore le sol et les parois), stéréotypies (pacing) et locomotion (marche). Si au bout de 5 minutes l'oiseau n'est pas sorti de la boîte de départ, une latence de 300 secondes lui est attribuée et le test est stoppé.

- **Le test d'immobilité tonique (J23-J24)** : l'immobilité tonique est un état catatonique dont la durée est positivement corrélée au niveau de peur de l'animal. Pour induire cet état, l'oiseau est placé et maintenu sur le dos pendant 5 secondes. S'il se relève dans les 10 premières secondes, l'induction est échouée et une nouvelle tentative est initiée. Si l'induction est réussie, le temps qu'il met à se relever est noté (300 secondes

maximum). Si après 5 tentatives, l'animal n'est pas induit, le test est arrêté. Un score d'induction de 5 et une durée d'immobilité de 0 seconde lui sont alors attribués.

- **Le test du nouvel objet (J31)** : Afin d'évaluer la réaction des individus face à la nouveauté, un objet non familier (pot en terre cuite) est introduit dans la logette de l'animal pendant 6 minutes. Les latences d'approche et d'exploration de l'objet ainsi que les comportements émis par la caille sont notés : cf. comportements décrits lors du test d'émergence, de maintenance (boit) et dirigés vers l'objet (observe / picore).

Dans un 2nd temps, nous nous sommes intéressés aux capacités d'apprentissage des femelles F1 grâce à un test d'apprentissage spatial et à un test de préférence de place conditionnée. Les tests d'apprentissage se faisant quotidiennement et sur des périodes relativement longues, un nombre plus limité de femelles a été étudié.

- **Le test d'apprentissage spatial (J38-J53)**. L'oiseau doit ici apprendre à localiser l'emplacement d'un site renforcé alimentaires en utilisant des indices spatiaux visuels. Notre dispositif se compose d'une arène décagonale (135x135x60cm) entourée d'un rideau sur lequel sont placées diverses formes géométriques (indices visuels). Huit pots en terre cuite sont répartis dans l'arène. Des vers de farine (*Tenebrio molitor*) sont ajoutés dans l'un de ces pots et c'est ce pot que l'animal devra apprendre à localiser (pot cible). Avant de débiter ce test nos cailles ($n_{\text{F1-NS}} = 16$; $n_{\text{F1-S}} = 16$) sont familiarisées aux pots et aux vers pendant 5 jours. Pour cela, un pot, similaire à ceux qui seront présents dans l'arène, est introduit dans leurs logettes. Un ver de farine y est alors déposé 3 fois / jour. Une fois la familiarisation achevée, le test d'apprentissage spatial débute. Ce test est divisé en 3 phases. Pour chaque phase, les cailles sont mises à jeun 1h avant leur passage afin de stimuler leur exploration. Lors de la 1^{ère} phase, **phase d'habituation** (3 jours), l'animal est placé au centre de l'arène où les 8 pots sont renforcés avec 1 ver de farine. Le test se termine après 10 minutes ou lorsque tous les vers ont été mangés. Cette étape permet de favoriser l'exploration de l'arène par l'oiseau. Ici, la latence de visite du 1^{er} pot et le nombre de pots différents visités sont relevés. Seules les cailles visitant au minimum 5 pots différents lors du 3^{ème} jour d'habituation sont sélectionnées pour la suite du test ($n_{\text{F1-NS}} = 12$; $n_{\text{F1-S}} = 11$). Les cailles non sélectionnées, ont exploré entre 0 et 3 pots lors des 3 jours d'habituation, elles n'ont donc pas été incluses dans l'analyse statistique. Dans la 2^{ème} phase, **phase d'entraînement** (12 jours), seul le pot cible est renforcé avec 3-4 vers de farine. À chaque essai (3/jour, 30 minutes d'intervalle inter-essais), l'emplacement du pot cible reste le même, toutefois à chaque essai la caille est introduite dans le dispositif par une entrée différente (3 possibles). Chaque essai se termine après 5 minutes ou une fois le pot cible localisé. La latence à trouver le pot cible est ici considérée comme un indicateur d'apprentissage. Seules les cailles visitant le pot cible à chaque essai lors du dernier jour de cette phase sont sélectionnées pour l'étape suivante ($n_{\text{F1-NS}} = 9$; $n_{\text{F1-S}} =$

9). Dans la 3^{ème} phase, **phase de rétention** (1 jour), le pot cible n'est plus renforcé. Cela permet de vérifier que les animaux utilisent leur mémoire pour localiser ce pot et non des indices visuels ou olfactifs provenant des vers. Ici, la caille est introduite pendant 3 minutes via un tout nouveau point de départ. La latence de visite du pot cible et le nombre de pot visités avant celui-ci (nombre d'erreurs) sont alors notés.

- **Le test de préférence de place conditionnée (PPC) (J61-J68)**. Le test de PPC s'apparente à un test de conditionnement classique où les individus doivent associer un motif à un stimulus positif. Le dispositif (80x32x38cm) utilisé ici se divise en 2 compartiments composés de bandes jaunes et vertes, verticales ou horizontales. Contenant chacun 1 pot en terre cuite, ces compartiments peuvent être séparés grâce à une paroi centrale opaque et amovible. Ce test est à nouveau divisé en 3 phases et pour chacune d'entre elles, les individus sont mis à jeun 1h avant leur passage. Il est à noter ici que seules les cailles ayant effectuées la 2^{ème} étape du test d'apprentissage spatial passent le test de PPC ($n_{\text{F1-NS}} = 12$; $n_{\text{F1-S}} = 11$). Dans la 1^{ère} phase de ce test, **phase d'habituation** (1 jour) la paroi centrale est retirée, la caille est donc déposée au centre du dispositif et est libre de l'explorer pendant 10 minutes. Le compartiment dans lequel la caille passe le moins de temps sera celui que l'on renforcera par la suite. Lors de la 2^{ème} phase, **phase d'entraînement** (5 jours), la paroi centrale est installée et chaque caille effectue 2 passages dans chacun des compartiments. L'un d'eux étant renforcé par l'ajout de 3-4 vers de farine dans le pot. Dans la 3^{ème} phase, **phase de rétention** (1 test-1 jour) la cloison centrale est retirée et le compartiment précédemment renforcé ne l'est plus. La caille est introduite dans le dispositif pendant 3 minutes et le temps qu'elle passe de chaque côté est noté.

1.3. Analyses statistiques

Les paramètres relevés lors des tests d'émotivité ont été analysés grâce à des tests de Mann-Whitney (M-W). Les données récoltées lors du test d'apprentissage spatial ont également été analysées avec des tests de Mann-Whitney ou bien, après une transformation grâce à la fonction LOG (latences) ou LOG + 1 (pots visités), avec des ANOVA pour mesures répétées. Dans ce cas, un test PLSD-Fisher a été utilisé pour les comparaisons à posteriori. Pour le test de PPC, les comparaisons intra-groupes ont été réalisées avec des tests de Wilcoxon (W). Ces analyses ont été effectuées à l'aide des logiciels R et Statview avec un seuil de significativité de $p < 0.05$.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

La procédure de stress prénatal affecte la réactivité émotionnelle des femelles F1. En effet, si le test d'immobilité tonique ne révèle pas de différence entre nos individus (M-W: Nombre d'induction: $p = 0,202$; Durée: $p = 0,824$, Tab. 1), lors du test d'émergence en revanche, la latence de sortie de la tête des cailles F1-S apparaît plus élevée que celles des cailles F1-NS ($p =$

0,048, Tab. 1). Par ailleurs, lors du test du nouvel objet, les femelles F1-S émettent plus de comportements de peur et moins de comportements d'exploration de l'objet (respectivement $p = 0,035$ et $p = 0,048$, Tab. 1). **Les caillies F1-S présentent donc une plus forte réactivité émotionnelle que les F1-NS**, ce qui concorde avec la littérature puisque de tels effets d'un stress maternel prénatal ont déjà été révélés chez les mammifères et chez l'oiseau (Braastad *et al.*, 1998 ; Guibert *et al.*, 2011).

Les capacités d'apprentissage des femelles F1 semblent également influencées par la procédure de stress prénatal. On observe ainsi des différences entre nos jeunes lors du test d'apprentissage spatial. Pendant la **phase d'habituation**, où tous les pots sont renforcés par un ver, la latence de visite du 1^{er} pot diminue significativement au fil des jours (ANOVA pour mesures répétées : $p < 0,0001$) et tend à différer entre les femelles F1-NS et F1-S ($p = 0,058$). Effectivement, lors du 2^{ème} jour d'habituation, les caillies F1-S mettent plus de temps à visiter leur 1^{er} pot que les caillies F1-NS (PLSD-Fisher : $p_{H1} = 0,296$, $p_{H2} = 0,012$, $p_{H3} = 0,384$, Fig. 1a), elles s'habituent donc moins rapidement au dispositif. Le nombre de pots visités quant à lui augmente au cours du temps ($p < 0,0001$) et on constate à nouveau que les femelles F1-NS et F1-S tendent à différer ($p = 0,0742$). Toutefois les tests à posteriori ne mettent en évidence aucune différence significative entre nos individus ($p_{H1} = 0,085$, $p_{H2} = 0,179$, $p_{H3} = 0,631$, Fig. 1b). Le 3^{ème} jour de cette phase, les femelles F1-NS et F1-S présentent des performances similaires (i.e. latence de visite du 1^{er} pot, nombre de pots différents visités) et semblent donc s'être toutes familiarisées avec le dispositif. Lors de la **phase d'entraînement**, où seul le pot cible est renforcé, on observe au cours du temps, une diminution significative de la latence à rejoindre ce pot ($p < 0,0001$, Fig. 1c). Les femelles F1-NS et F1-S apprennent donc à localiser le pot cible. Toutefois aucune différence entre nos deux lots n'apparaît ici. Lors de la **phase de rétention**, où le pot cible ne contient plus de vers, on constate que les caillies F1-NS et F1-S font un nombre d'erreurs similaire avant de retrouver le pot cible (M-W : $p = 0,627$, Fig. 1d). Cependant, les caillies F1-S mettent plus de temps que les caillies F1-NS à rejoindre ce pot ($p = 0,034$, Fig. 1e). Même si tous les oiseaux ont appris à retrouver le pot cible, les femelles F1-S le font moins rapidement que les F1-NS. Ce résultat pourrait s'expliquer d'une part par la plus forte

émotivité des femelles F1-S qui auraient été davantage perturbées par le changement de point de départ effectué ici. D'autre part, les femelles F1-S pourraient avoir une moins bonne représentation de l'espace, elles auraient donc pu, en partant d'un point de départ différent, avoir plus de difficultés à retrouver le pot cible. Des analyses de trajectométrie actuellement en cours, nous permettront de mieux comprendre les mécanismes impliqués ici. Lors du test de PPC, on constate, après 5 jours d'entraînement, que les femelles F1-NS passent lors de la **phase de rétention**, plus de temps du côté précédemment renforcé que du côté qui ne l'était pas ($W : p = 0,019$, Fig. 2). Les femelles F1-S en revanche passent autant de temps dans les 2 compartiments et n'ont donc pas développé de préférence pour le côté renforcé ($p = 0,959$, Fig. 2). Les résultats de ces tests suggèrent donc que **les femelle F1-S présentent de moins bonnes performances lors des tests d'apprentissage que les femelles F1-NS**. De tels effets du stress prénatal ont pu être observés chez les mammifères (Lordi *et al.*, 1997). En effet de jeunes rats, dont les mères ont été stressées lors de leur gestation, présentent une diminution de leurs capacités d'apprentissage spatial lors d'un test en piscine de Morris (Modir *et al.*, 2014). Ces effets s'expliqueraient par le fait que le stress affecte certaines structures cérébrales impliquées de façon majeure dans les processus d'apprentissage et de mémorisation (Kahn & Bingman, 2009). Ainsi, la procédure de stress maternel prénatal aurait pu affecter les structures cérébrales mises en jeu dans les tâches d'apprentissage spatial et de PPC (respectivement l'hippocampe et l'amygdale) ce qui pourrait expliquer les moins bonnes performances des femelles F1-S. Des prélèvements de cerveaux ont donc été réalisés afin de vérifier cette hypothèse.

CONCLUSION

Cette étude révèle l'impact d'un stress maternel prénatal sur le développement des jeunes femelles de 1^{ère} génération. Les femelles F1-S apparaissent plus émotives et présentent également de moins bonnes performances lors de tests d'apprentissage. L'analyse de ces résultats doit être bien entendu approfondie mais elle paraît d'ores et déjà intéressante notamment si l'on considère l'impact que peut avoir le stress sur l'adaptation des animaux d'élevage à leur milieu.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUE

- Braastad, B. O., 1998. Applied Animal Behaviour Science (61), 159–180.
 Guibert, F., Richard-Yris M.-A. et al., 2011. Applied Animal Behaviour Science (132), 51–60.
 Kahn, M. C. & Bingman, V. P., 2009. European Journal of Neuroscience (30), 1900–1908.
 Laurence, A., Houdelier C. et al., 2014. PLoS ONE 9, e93259.
 Lordi, B., Protais, P., et al., 1997. Physiology & Behavior (62), 1087–1092.
 Modir, F., Elahdadi Salmani, M., et al., 2014. Physiology & Behavior (129), 104–109.
 Morris, R. G. M., Garrud, P. et al., 1982. Nature (297), 681–683.
 Surget, A., Tanti, A. et al., 2011. Molecular Psychiatry (16), 1177–1188.
 White, N. M., McDonald, R. J., 1993. Behavioural Brain Research (5), 269–281.

Tableau 1. Paramètres relevés lors des tests comportementaux (moyenne $\pm$ Erreur Standard) afin d'évaluer la réactivité émotionnelle des femelles F1-NS (n = 41) et F1-S (n = 32). (Mann-Whitney, $p < 0,05$ *).

Test	Comportements	♀ F1 NS	♀ F1 S	Significativité
Immobilité Tonique	Nombre d'induction	2,05 $\pm$ 0,18	1,81 $\pm$ 0,21	$p = 0.202$
	Durée de l'immobilité (s)	74,15 $\pm$ 10,61	69,22 $\pm$ 9,99	$p = 0.824$
Emergence	Latence d'émergence de la tête (s)	24,34 $\pm$ 6,36	52,06 $\pm$ 14,28	$p = 0.048$ *
Nouvel Objet	Latence d'approche (s)	96,88 $\pm$ 20,90	130,72 $\pm$ 25,02	$p > 0.05$
	Latence d'exploration (s)	213,72 $\pm$ 26,95	199,31 $\pm$ 25,16	$p > 0.05$
	Occurrences des comportements de peur	6,19 $\pm$ 1,47	9,50 $\pm$ 1,91	$p = 0,035$ *
	Occurrences des comportements d'exploration	35,25 $\pm$ 2,79	30,28 $\pm$ 1,08	$p = 0,048$ *

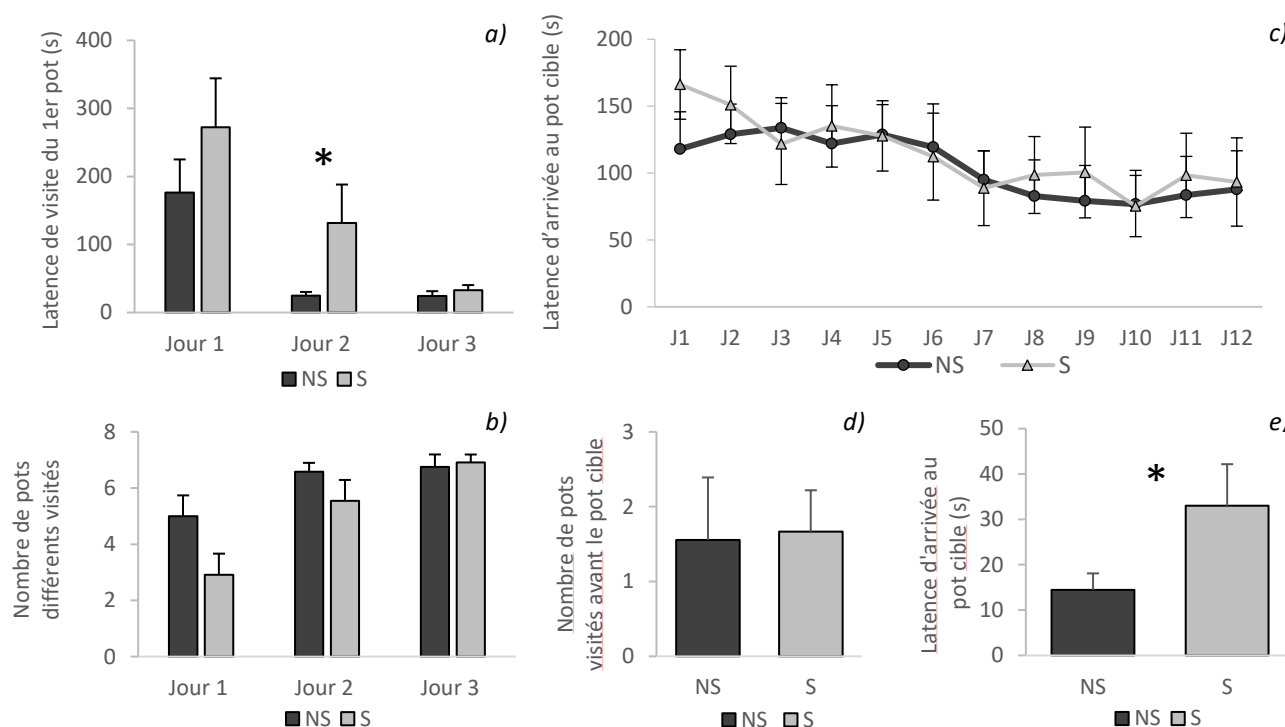


Figure 1. Test d'apprentissage spatial. (a) Latences (s) de visite du 1^{er} pot (moyenne $\pm$ ES) et (b) Nombre de pots différents visités (moyenne $\pm$ ES) par les femelles F1-NS (n=12) et F1-S (n=11) lors des 1^{er} (H1), 2^{ème} (H2) et 3^{ème} jours (H3) de la phase d'habituation (PLSD-Fisher, $p < 0,05$ *) (c) Latence d'arrivée au pot cible (s) (moyenne $\pm$ ES) des femelles F1-NS (n=12) et F1-S (n=11) lors de la phase d'apprentissage (d) Nombre de pots visités avant le pot cible (moyenne $\pm$ ES) et (e) Latence d'arrivée au pot cible (s) (moyenne $\pm$ ES) des femelles F1-NS (n=9) et F1-S (n=9) lors de la phase de rétention (Mann-Whitney, $p < 0,05$ *)

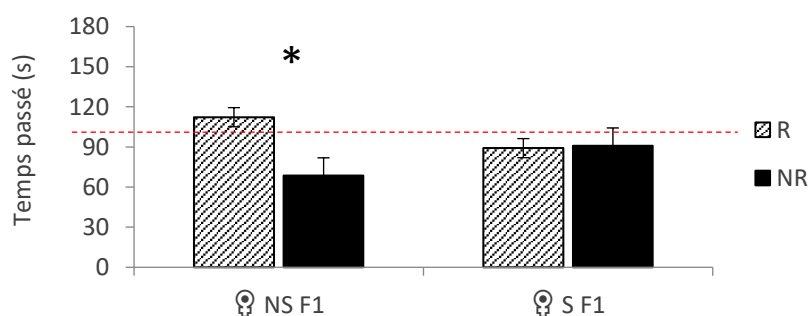


Figure 2. Test de PPC. Temps passé (s) (moyenne $\pm$ ES) par les femelles F1-NS (n=12) et F1-S (n=11) dans les zones précédemment Renforcée (R) et Non Renforcée (NR) lors du test rétention (Test de Wilcoxon, $p < 0,05$ *).