

Université de Montréal

**Vers une universalité des émotions : analyse de la capacité
émotionnelle des vertébrés et invertébrés**

par

Eva Amzallag

Département d'anthropologie

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des arts et des sciences

en vue de l'obtention du grade de M. Sc.

en anthropologie

décembre 2017

© Eva Amzallag, 2017

Résumé

Les études portant sur les émotions chez les vertébrés, les mammifères en particulier, sont abondantes et bien documentées. Toutefois, bien qu'on s'y intéresse de plus en plus, les émotions des invertébrés, elles, suscitent moins l'attention. À telle enseigne que, bien qu'ils composent 97 % du règne animal, les invertébrés sont les grands laissés-pour-compte des études sur la nature et les fonctions de leurs émotions (Willmer, 1990).

Tout en donnant écho aux rarissimes études déjà réalisées, nous avons tenté au travers le présent mémoire de dissiper le doute quant à l'existence des émotions chez les invertébrés par deux moyens principaux : d'une part, en étudiant les émotions en tant qu'*états émotionnels primaires* ou *émotions primitives*, dépourvus de la dimension subjective normalement rattachée à l'étude des émotions et d'autre part, en analysant les circuits neuronaux, neurotransmetteurs et hormones, ainsi que les patrons d'expression comportementale typiquement associés aux émotions humaines.

À travers cette nouvelle façon de conceptualiser les émotions, nos résultats suggèrent que les systèmes émotionnels neuronaux des vertébrés et invertébrés sont possiblement le fruit d'une évolution commune, qui aurait bifurquée il y a des millions d'années. En conséquence, nous concevons les états émotionnels comme universaux et présents dès la naissance.

Mots-clés : Anthropologie biologique, émotion, état émotionnel primitif, neurosciences affectives, neuroanthropologie, système émotionnel, invertébré, évolution, comportement social

Abstract

Studies of emotions in vertebrates, especially in mammals, are abundant and well documented. While researchers have expressed a growing interest to study emotions in invertebrates, they generally attract less attention. Although they account for 97% of the animal kingdom, the nature and functions of emotions in invertebrates have been largely overlooked (Willmer, 1990).

By relating the rare studies that have been carried out by researchers, this thesis is meant as an attempt to dispel the doubts surrounding the existence of emotions in invertebrates by essentially two means: firstly, by studying emotions as *central emotional states* or *emotion primitives*, devoid of the subjective dimension as a defining feature of emotional process; and secondly, by analyzing the neuronal circuits, neurotransmitters and hormones, together with the behavioral patterns typically linked to emotions as a whole.

Through this new conceptualization of emotions, our findings suggest that the neural correlates of emotions in vertebrates and invertebrates are possibly the result of a common evolution, which would have diverged millions of years ago. Thus, we promote emotion states as innate and universal throughout the animal kingdom.

Keywords: Biological anthropology, emotion, central emotional state, affective neuroscience, neuroanthropology, emotional system, invertebrate, evolution, social behavior

Table des matières

Résumé.....	I
Abstract.....	II
Liste des sigles et abréviations.....	V
Liste des figures.....	VI
Liste des tableaux.....	VII
Remerciements.....	VIII
Chapitre 1 : Introduction Générale.....	1
1.1. THEORIES SUR LES ORIGINES DES EMOTIONS.....	2
1.1.1. Théorie évolutionniste des émotions.....	3
1.1.2. Théories physiologiques des émotions.....	5
1.1.3. Vers une théorie neurobiologique des émotions.....	7
1.1.3.1 Le circuit de Papez et les trois cerveaux de MacLean.....	8
1.1.3.2. Panksepp et ses sept systèmes émotionnels.....	10
1.1.4. Approche cognitive aux émotions.....	13
1.1.5. Approche constructiviste aux émotions.....	14
1.2. LES EMOTIONS.....	16
1.2.1. Émotion, sentiment et affect.....	16
1.2.2. Classification des émotions.....	17
1.2.2.1 En catégories.....	18
1.2.2.2. En dimensions.....	20

1.3. TRAITS EMOTIONNELS.....	22
1.4. CONSENSUS SUR LA DEFINITION DE L'EMOTION	24
Chapitre 2: Article.....	27
2.1. ABSTRACT.....	28
2.2. STUDYING EMOTIONS IN INVERTEBRATES	30
2.3. NEURAL BASIS OF EMOTIONS.....	33
2.4. DOPAMINE (DA) AND SEROTONIN (5-HT).....	34
2.5. THE SEEKING SYSTEM.....	36
2.6. THE RAGE SYSTEM	39
2.7. THE FEAR SYSTEM.....	41
2.8. THE LUST AND CARE SYSTEMS	44
2.9. THE PANIC SYSTEM.....	47
2.10. THE PLAY SYSTEM.....	49
2.11. CONCLUSION.....	51
2.12. REFERENCES	52
Chapitre 3 : Conclusion générale.....	63
Bibliographie.....	67

Liste des sigles et abréviations

4-MTA : 4-methylthioamphetamine

5-HT : 5-hydroxytryptamine ou sérotonine

6-OHDA : 6-hydroxydopamine

ADN : acide désoxyribonucléique

BNST : *bed nucleus of the stria terminalis* ou strie terminale

CNS : *central nervous system* ou système nerveux central

DA : 3,4-dihydroxyphenethylamine ou dopamine

ESB : *electrical stimulation of the brain* ou stimulation électrique du cerveau

fMRI : imagerie par résonance magnétique fonctionnelle

MFB : *medial forebrain bundle* ou faisceau médial du télencéphale

NAc : *nucleus accumbens* ou noyau accumbens

PAG : *periaqueducal gray* ou substance grise périaqueducale

PET : tomographie par émission de positons

SNA : système nerveux autonome

VTA : aire tegmentale ventrale

Liste des figures

Figure 1 : Déclenchement de l'émotion selon la théorie de James-Lange (1885).....	5
Figure 2 : Déclenchement de l'émotion selon la théorie de Cannon-Bard (1929)	6
Figure 3 : Déclenchement de l'émotion selon la théorie de Schachter (1964)	7

Liste des tableaux

Table I: Homologues of vasopressin and oxytocin peptide lineages found in vertebrates and invertebrates	46
--	----

Remerciements

Avant toute chose, je tiens à remercier les membres du jury, Isabelle Ribot et Bernard Bernier, qui ont si gentiment accepté de participer à la révision de mon mémoire.

Je remercie mon directeur de recherche, Daniel Pérusse, sans qui l'achèvement de ce projet n'aurait pas été possible. Je vous remercie, Dr. Pérusse, pour votre soutien tout au long de mon parcours académique.

Je remercie mes parents, Ronald et Nicole. Merci de croire en moi tous les jours et de m'accompagner à chaque moment. Vous êtes mes piliers. À Ronald, merci de m'aimer comme tu le fais. À la femme la plus extraordinaire du monde entier, ma meilleure amie, ma vie – ma maman. Il n'y aura jamais assez de mots pour exprimer à quel point je vous aime. Je vous dois absolument tout. À Raph, mon amour et le plus intelligent, merci d'être toi.

À toi, mon bébé, merci d'être là. À chaque instant. Tes encouragements, ta présence et ton support ne pourront jamais être égalés.

À ma grande amie, Siham. Merci de croire en moi.

À ma sœur, Valérie. Tes petites attentions ont fait toute la différence.

Et finalement, à Clochette, le vertébré le plus humain que nous ayons connu. Nous t'aimerons toujours.

Chapitre 1 : Introduction générale

Au regard de la littérature existante, le projet proposé s'intéresse aux caractères inné et universel des émotions à travers l'arbre phylogénétique. L'interrogation des différentes bases de données permet de constater rapidement que les quarante dernières années ont été marquées par un véritable débordement des théories scientifiques sur les émotions. En dehors de la grande divergence qui perdure au cœur des positions scientifiques quant à l'origine, au fonctionnement et à l'influence des émotions chez l'humain, les théoriciens se rallient autour du fait qu'elles occupent une place de choix au sein du système cognitif (Davidson & al., 2004).

Cependant, dans l'état des connaissances actuelles, les émotions représentent une sphère largement réservée aux mammifères, en dépit du fait que ces derniers ne représentent que 8% des vertébrés et moins de 3% de l'ensemble des animaux vivants sur terre (Willmer, 1990). À travers le présent mémoire, notre préoccupation première sera par conséquent, de déceler la présence d'émotions, ou du moins d'états émotionnels primitifs, chez le reste des vertébrés et invertébrés en se basant sur les recherches comportementales et neuroscientifiques réalisées jusqu'à ce jour, pour finalement enquêter sur la portée des émotions dans la vie de ces derniers. L'intérêt anthropologique de notre recherche prend ainsi toute sa place dans ce contexte précis, à savoir l'étude de l'émotion en tant que facteur explicatif déterminant du comportement.

Dans ce chapitre introductif, nous définirons dans un premier temps les théories évolutionnistes, physiologiques, neurobiologiques, constructivistes et cognitives importantes qui ont aidé à l'élaboration et à la compréhension de l'architecture fonctionnelle des processus émotionnels. Pour chaque courant théorique majeur, nous présenterons ses fondements historiques, ses postulats, ainsi que ses caractéristiques principales. Ensuite, nous effectuerons

un bilan des différentes conceptions qu'ont les chercheurs des émotions, dans le but de convenir d'une façon de s'interroger et de trancher sur l'innéité et l'universalité des états émotionnels à travers le règne animal, ce qui permettra le développement de la partie centrale du mémoire. Nous concluons, au final, en exposant le rapport de notre contribution théorique et des pistes à approfondir dans les recherches à venir.

1.1. Théories sur les origines des émotions

Depuis longtemps, les émotions suscitent l'intérêt de nombreuses disciplines et plusieurs théories ont vu le jour, lesquelles ont cherché à décrire le processus émotionnel et à identifier les propriétés qui lui sont associées. Les premiers courants de pensée portent sur la nature des relations entre ce qu'on appelait alors la *passion* et la *raison*, créant d'emblée une rupture entre les deux notions ; dualité qui ne cessera de se développer à travers les années et atteindra son apogée avec Descartes, chez qui la raison domine la passion (Damasio, 1994).

Dans les pages qui suivent, les émotions seront étudiées par-dessus tout en tant qu'objet scientifique, interprété en fonction de ses deux courants théoriques majeurs : les théories évolutionnistes d'une part, qui soutiennent le caractère héréditaire et universel des émotions, et de l'autre, les postulats constructivistes et cognitifs, qui envisagent l'espace affectif en tant que construction du cerveau humain, modulé en fonction des contraintes imposées par un environnement dynamique et changeant.

1.1.1. Théorie évolutionniste des émotions

À la lumière des observations recueillies sur une période de trente ans, le naturaliste Charles Darwin publie en 1872 son ouvrage intitulé « *The expression of the emotions in man and animals* », soit plus d'une décennie après la sortie de son œuvre phare « *On the origin of species* ». Dans ses écrits, Darwin présente avec audace la dimension biologique des émotions humaines, qu'il considère comme étant innée et pour cette raison, intrinsèque à la nature humaine (Hess & Thibault, 2009). Dans cette optique, les expressions faciales traduisent les états émotionnels internes, et sont indispensables pour l'homme comme pour l'animal, car elles sont le symbole d'un avantage adaptatif pour la survie.

S'appuyant également sur les expériences du médecin français Guillaume Duchenne de Boulogne qui, plusieurs années auparavant, déclenche des expressions du visage par stimulations galvaniques ciblées dont le désormais célèbre « sourire du bonheur » ou l'amalgame de la contraction simultanée des muscles buccaux et oculaires, Darwin dégage trois principes ayant présidé au développement des émotions chez l'animal (Black, 2002 ; Hess & Thibault, 2009), résumés ici de façon succincte :

a) « *Serviceable associated habits* » ou principe d'utilité :

On peut s'attendre au fait que, par exemple, face à un danger le corps va réagir de façon propice, voire adaptée, afin de prendre les mesures appropriées pour se défendre. Notamment, l'animal va arrondir ses yeux pour centrer son attention sur la menace qui le guette. Dans ce sens, plusieurs expressions du corps sont le corrélat du ressenti subjectif, la peur dans ce cas, et se manifesteront toutes les fois que cet état mental sera induit. Ainsi, certaines habitudes se

renforcent par l'apprentissage et la mémoire à longue échéance car elles assurent la survie de l'animal et sont de ce fait, héritées par la descendance.

b) « *Principle of antithesis* » ou principe d'opposition :

Selon le premier principe, nous avons vu que certains comportements sont transmis car ils servent un but. Toutefois, le deuxième principe stipule que des états d'esprits opposés conduisent à des mouvements involontaires, à l'inverse de ceux manifestés aux termes du premier principe. Malgré le fait que ces gestes soient très expressifs, ils ne remplissent aucune fonction adaptative en soi. L'exemple concret le plus fréquemment cité concerne le haussement des épaules en réaction à un commentaire ou à une situation. Cette réaction comportementale serait transmise à force d'être répétée, mais n'influence pas la survie.

c) « *Actions due to the constitution of the nervous system* » ou principe d'action directe de l'activation nerveuse :

Darwin souligne la primauté du dernier principe par rapport aux deux premiers. En effet, ces derniers peuvent être soumis à un contrôle volontaire, alors que les modifications corporelles qui suivent une stimulation du système nerveux autonome (SNA) dépassent la conscience. Un individu peut choisir, par exemple, de ne pas crier à la vue d'un ours, mais il n'exercera toutefois aucune emprise sur les battements de son cœur. Ainsi, quoi qu'il fasse, son rythme cardiaque augmentera.

Bien que ces préceptes soulèvent quelques contradictions (Izard, 1990, 1992 ; Black, 2002), il n'en demeure pas moins que Darwin a pavé la route pour les théories scientifiques subséquentes, en particulier pour celles traitant de la dimension psychologique des émotions.

1.1.2. Théories physiologiques des émotions

Pour leur part, les théories physiologiques examinent les connexions entre les émotions et les schémas de leurs expressions physiques, fondées sur le fait que chaque émotion bénéficierait d'un patron d'activation spécifique au niveau du système nerveux central (Lang, 1994 ; Plutchik & Kellerman, 1981). Cette façon de concevoir les émotions a donné lieu au premier grand débat sur la nature des émotions (Lang, 1994).

Vers la fin du XIXe siècle, le psychologue William James (1884) et l'anatomiste Carl Lange (1885) proposent individuellement une théorie d'activation périphérique des émotions, d'après laquelle les réponses physiologiques envers un objet précèdent le label émotionnel (Fig. 1) (Lang, 1994). L'expérience émotionnelle subjective prendrait forme dans la périphérie (à partir des récepteurs des fibres afférentes) et serait, essentiellement, sous la direction du SNA et de l'ensemble des modifications viscérales qui succèdent à son élan. De cette façon, un individu éprouve de la tristesse parce qu'il pleure et non le contraire. Dans ce nouveau cadre théorique, les émotions émergent donc en tant que conséquences, et non comme les causes des réactions corporelles. Force est de constater que cet aspect temporel particulier à la théorie jamesienne est contre-intuitif pour le commun des mortels (D'Hondt & al., 2010).



Figure 1 : Déclenchement de l'émotion selon la théorie de James-Lange (1885)

Les limites du modèle présenté par James et Lange ont été relevées par plusieurs penseurs, dont les plus célèbres furent, sans contredit, l’anatomiste Walter Cannon et son étudiant Philip Bard.

Cannon (1937) démontre principalement l’indépendance du système viscéral et du système nerveux central, dans la mesure où l’émotion peut surgir en l’absence d’un couplage des deux (Lang, 1994). Autrement dit, les réactions somatiques ne seraient pas une condition nécessaire à l’apparition des réactions émotionnelles. De plus, plusieurs émotions, comme la joie et la colère, possèdent des patrons d’activation physiologique similaires (élévation du pouls, dilatation pupillaire, etc.) (Neumann & Waldstein, 2001), alors qu’il s’agit de deux émotions subjectives complètement distinctes. En conséquence, la réponse physiologique ne pourrait précéder la période pendant laquelle l’émotion est différenciée. Du coup, la théorie de Cannon-Bard, dite *centrale*, suggère que l’émotion et les changements physiologiques en réponse à un stimulus surviennent de manière concomitante (Fig. 2). Sous cet angle, un stimulus externe est relayé en tant que signal électrique au thalamus dorsal où l’émotion se concrétise et simultanément, la composante sympathique du SNA s’active et déclenche sa cascade, modifiant ainsi l’homéostasie corporelle (Fig. 2).

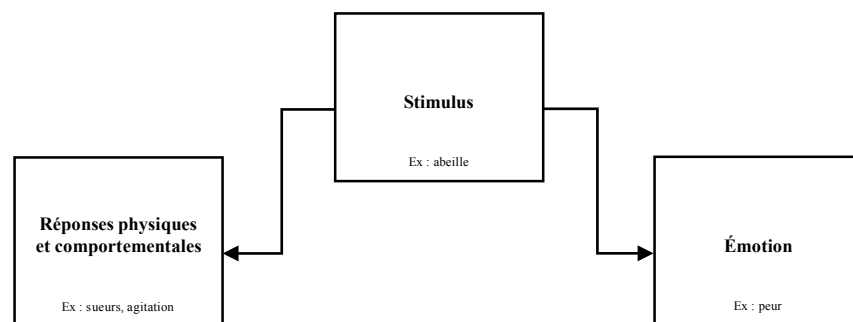


Figure 2 : Déclenchement de l’émotion selon la théorie de Cannon-Bard (1929)

Notons, enfin, que cette théorie eut également son lot de détracteurs. En effet, après la formation de la première réponse émotionnelle, le conditionnement aux stimuli externes s'opère et les processus physiologiques deviennent secondaires (Mandler & al., 1962). De plus, selon le psychologue américain Stanley Schachter (1964), l'émotion émane du corps, certes, mais le système cognitif doit être capable d'identifier la nature de l'émotion ressentie, puisqu'à elle seule, l'activation physiologique n'a aucune valeur émotionnelle intrinsèque et n'est pas une condition suffisante pour déclencher une émotion. Ces deux composantes doivent agir ensemble, faute de quoi l'expérience émotionnelle demeure incomplète. Les propos de Schachter furent à leur tour critiqués par le psychologue américain Robert Zajonc, qui soulève la nature inconsciente de l'émotion, insoumise à la cognition (Berridge & Winkielman, 2003 ; Winkielman, 2010). Dans l'éventualité où émotion et cognition seraient en désaccord, la première remporterait le conflit haut la main.

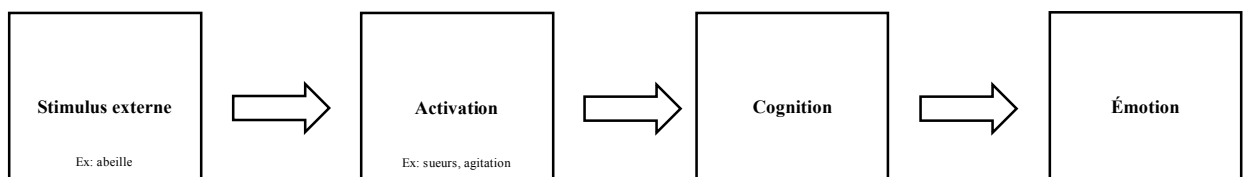


Figure 3 : Déclenchement de l'émotion selon la théorie de Schachter (1964)

1.1.3. Vers une théorie neurobiologique des émotions

De nombreux chercheurs, dont James Papez, Paul MacLean, Jaak Panksepp, António Damásio et plus encore, ont repris et cadrés les propos de Darwin à leurs pensées, et ont tenté de traquer de façon pragmatique les émotions dans le cerveau pour démontrer qu'elles seraient couplées à des comportements bien précis et possèderaient une base neurobiologique, partagée

par l'ensemble des mammifères. À l'heure actuelle, ce cadre théorique de l'étude des émotions fait l'unanimité et demeure l'une des approches les plus influentes.

1.1.3.1 Le circuit de Papez et les trois cerveaux de MacLean

« Is emotion a magic product or is it a physiological process which depends on an anatomic mechanism? » (Papez, 1937).

Voici la question que se pose le neuroanatomiste américain James Papez avant de proposer avec grande originalité, l'existence de circuits impliqués dans la pensée, le mouvement et les émotions. Ainsi, il décrit la boucle, dite de Papez, qui serait à l'origine du processus émotionnel. Grâce à ce circuit, les émotions peuvent, d'un côté, être générées par le traitement des stimuli sensoriels dans les noyaux du thalamus et redirigés vers les autres aires cérébrales, et de l'autre, par des signaux perçus par le cortex cérébral et transmis vers le gyrus cingulaire, l'hippocampe et l'amygdale, pour ensuite transiter vers les corps mamillaires de l'hypothalamus et revenir finalement au cortex cingulaire (Papez, 1937 ; Dalgleish, 2004). Dans la pensée de Papez, l'hypothalamus est central au déclenchement de l'émotion. En effet, Papez a proposé que la saillance d'une information émotionnelle subit un premier traitement au niveau de l'hypothalamus, qui transmet un signal à un circuit de neurones que nous reconnaissons aujourd'hui comme le système limbique, placé en second dans le but d'évaluer le stimulus de manière légèrement plus approfondie et qui, finalement, fait écho à l'hypothalamus, qui déclenchera les réponses endocrines et somatiques appropriées.

La voie décrite par Papez a été appuyée par les chercheurs, mais a néanmoins fait l'objet d'une révision pour tenir compte de la complexité des relations entre les différentes régions du cerveau.

C'est dans cet esprit que le neuroscientifique James MacLean (1949) s'intéresse à l'idée que certaines odeurs aient la capacité d'évoquer des émotions. Dès lors, le rhinencéphale, comprenant les terminaisons olfactives, est considéré par l'auteur pièce maîtresse de l'émotion subjective. En décrivant son système, il reprend le terme *limbique* formulé par Paul Broca, et y intègre le circuit de Papez, l'amygdale, le septum et le cortex préfrontal (Panksepp, 1998). Globalement, ce système émotionnel garantirait la survie de l'organisme par l'intermédiaire de réponses viscérales et affectives adaptées.

De surcroît, il avance l'idée d'un cerveau ayant évolué de manière séquentielle, chacune de ces étapes visibles à travers le chevauchement de trois couches corticales, à l'instar de l'image que nous avons du cerveau aujourd'hui (MacLean, 1970). Le cerveau est scindé en trois parties distinctes, soit reptilien, le paléomammalien et néomammalien.

Le plus ancien des trois cerveaux, le reptilien, renferme le tronc cérébral et cervelet, et assure l'homéostasie corporelle, en contrôlant les fonctions vitales comme la respiration, le rythme cardiaque et la température de l'organisme. Chargé des émotions, le cerveau paléomammalien ou limbique, inclut quant à lui l'hippocampe, l'amygdale et l'hypothalamus. Le plus récent, le cerveau néomammalien ou néocortex, implique les deux hémisphères cérébraux et se situe aux fondements de la pensée abstraite, du langage, de l'apprentissage et de la culture.

MacLean soutient ainsi que les mammifères non-humains possèdent les deux premiers cerveaux mentionnés plus haut par opposition aux espèces d'oiseaux, de reptiles, d'amphibiens

et de poissons qui ne sont dotés que du cerveau reptilien, ce qui expliquerait selon l'auteur, l'absence d'une quelconque capacité émotionnelle chez ces derniers (MacLean, 1970).

Bien que la théorie du cerveau triunique de MacLean marque le progrès des connaissances sur les bases cérébrales des émotions, on lui reproche d'avoir attribué à tort toutes les émotions à une seule région du cerveau (Derryberry et Tucker, 1992). Actuellement, nous savons que ces structures du cerveau ne fonctionnent pas de manière isolée. Au contraire, elles s'influencent de manière réciproque au moyen des nombreuses connexions que l'évolution a tissées entre elles. Au regard de la pluralité des fonctions qui assurent la survie de l'individu, l'implication de plusieurs régions du cerveau est donc une condition *sine qua non* à la genèse des émotions.

1.1.3.2. Panksepp et ses sept systèmes émotionnels

À la fin des années 80, Jaak Panksepp soulève lui aussi le caractère impénétrable des émotions humaines. Toutefois, pour ce neuroscientifique, elles peuvent être comprises par l'étude du comportement animal et les stimulations électriques et chimiques des régions cérébrales primitives. En effet, l'excitation en laboratoire de certaines aires corticales provoque des émotions chez ces animaux et nous savons cela, car ils continuent ou cessent volontairement lesdites stimulations, dans la mesure où elles évoquent des sensations agréables ou désagréables. L'élucidation des processus émotionnels chez les animaux non-humains par une approche neuroscientifique équivaut essentiellement à la découverte du nôtre, sur la base que nous partageons ces régions primitives avec eux, et cela serait fondamental dans le développement des traitements pharmaceutiques adaptés aux différentes pathologies associées aux émotions.

En effet, les troubles dépressifs et anxieux relèvent des régions du cerveau dédiées à certaines émotions complètement normales, mais qui, dans ces cas, sont activées de façon atypique.

Dès lors, Panksepp complexifie d'un cran la théorie d'un cerveau triunique de MacLean et particulièrement celle du cerveau limbique, en identifiant sept systèmes ou circuits émotionnels, qui se seraient développées tôt dans l'évolution et seraient ainsi, fondamentales à la survie de l'organisme. Quant à elles, les régions supérieures du cerveau, fruits d'une évolution plus récente, seraient au service des régions primaires émotionnelles et motivationnelles et agiraient (quand elles en seraient capables) comme régulateurs des états émotionnels. En conséquence, dans son ouvrage de référence "*The archeology of mind : neuroevolutionary origins of human emotions*", les émotions (niveau primaire) seraient encodées à l'échelle du génome du mammifère sous leur forme brute et raffinées à travers les différents mécanismes d'apprentissage (niveau secondaire) et cognitifs (niveau tertiaire) (Panksepp & Biven, 2012). De ce fait, il parvient à identifier sept systèmes émotionnels fortement interconnectés mais distincts, chacun représentant une émotion primaire dédiée à une fonction adaptative spécifique.

Pour capturer la pensée de Panksepp, nous exposons en premier lieu les circuits primitifs situés dans les parties médianes et caudales du cerveau, pour ensuite remonter aux aires plus récentes d'un point de vue évolutif, rajoutées de façon rostrale et latérale : a) le système *SEEKING* (recherche) associé aux comportements exploratoires et médié par le circuit de la récompense ; b) le système *FEAR* (peur) lié à la mobilisation de nos ressources face à une menace, impliquant principalement l'amygdale ; c) le système *RAGE* (colère) afin de protéger les avoirs des yeux indiscrets, faisant appel entre autres à l'amygdale ; d) le système *LUST* (désir/appétit sexuel) afin de transmettre les gènes, contrôlé par la strie terminale et l'amygdale ; e) le système *CARE* (attention/affection) pour assurer le soin des tous petits, nécessitant le cortex

cingulaire, la strie terminale, l'amygdale et l'aire tegmentale ventrale ; f) le système *PANIC* (anxiété de séparation) pour permettre aux enfants de communiquer leurs angoisses et peines aux adultes, impliquant la strie terminale et le thalamus ; et enfin, g) le système *PLAY* (jeu), à la base des compétences sociales, exigeant l'engagement des régions clés du thalamus et de l'hypothalamus.

Nous tenons à pointer au fait que tous les systèmes émotionnels décrits par Panksepp soulignent la participation de la substance grise périaqueducale (PAG).

Afin d'aider à la compréhension de ces circuits, nous fournissons ici aux lecteurs une brève explication des régions cérébrales partagées au sein de ces derniers :

- a) L'hypothalamus : Dans les années 30, Papez décrivait déjà le rôle important de cette région dans le processus émotionnel. Les fonctions de l'hypothalamus ont été confirmées par stimulations électriques des noyaux de ce dernier, lesquelles provoquent des émotions correspondant à la colère et des comportements hostiles ou de défense.
- b) L'amygdale : Cette région du système limbique a fait l'objet de nombreuses recherches au fil des ans, particulièrement celles portant sur la nature du renforcement chez l'animal. L'amygdale jouerait un rôle essentiel dans la vigilance et dans la signification émotionnelle aux stimuli sensoriels par le biais des aires thalamiques ou des différentes aires corticales (Ledoux, 1994, 1995).
- c) Strie terminale (BNST) : Elle s'identifie à un faisceau de fibres sur le thalamus et possède plusieurs connexions majeures avec l'amygdale. Les recherches portant sur les fonctions de la strie terminale démontrent son implication dans l'anxiété, le désir sexuel, la peur et l'affection maternelle (Lebow & Chen, 2016).
- d) Substance grise périaqueducale (PAG) : Centrale au développement de la pensée de

Panksepp, cette aire cérébrale interagit avec toutes les composantes du système limbique dans l'émergence des émotions et ses fonctions majeures incluent également la régulation des processus nociceptifs, du système cardiovasculaire et des vocalisations (Behbehani, 1995).

Nous ne pouvons clore cette section sans mentionner brièvement le néocortex (niveau tertiaire de Panksepp), qui joue un rôle primordial dans l'interprétation des émotions. Ce que nous savons présentement sur cette région du cerveau nous provient en grande partie des observations d'Antonio Damasio et de ses collègues (1990), réalisées sur des patients dont certaines régions du cortex frontal étaient endommagées. Ces individus présentaient des déficits quant à l'analyse des caractéristiques émotionnelles rattachées à une situation sociale et donc, avaient de la difficulté à adopter un comportement approprié face à ce qu'ils vivaient. En conséquence, les travaux de Damasio ont permis, finalement, l'établissement des liens concrets entre émotion et cognition, dans lequel les émotions apparaissent en tant que condition nécessaire dans le fonctionnement optimal de l'organisme.

1.1.4. Approche cognitive aux émotions

En ce qui concerne le mouvement cognitiviste, l'émotion est conçue en tant que facteur étiologique des réactions somatiques. Dans cette veine, l'émotion déclenche, aux termes de négociations avec la cognition, une réponse physiologique adaptée à la situation en question. (Arnold, 1960).

L'approche cognitiviste réunit deux concepts majeurs, soit l'évaluation cognitive subjective (« *appraisal* ») et la préparation à l'action (« *action readiness* ») (Arnold, 1960 ;

Schachter, 1964 ; Frijda & al., 1989), qui envisage essentiellement le processus émotionnel comme un modèle à deux étapes.

L'étape initiale du processus émotionnel ou « *appraisal* », fait référence au degré d'importance qu'un individu accorde à un événement. En effet, une situation capable d'influencer le bien-être et qui rejoint les motivations ou des désirs de l'individu, engendre une analyse cognitive rapide des traits, de la valence et du degré de contrôle associés à la situation (Roseman, 1991). L'émotion se révèle essentiellement sous forme de signal motivationnel, qui indique à l'individu les circonstances qui lui sont le plus bénéfiques, mais qui l'incite aussi à en faire la connaissance. Un accent particulier est mis sur la mémoire, qui conserve les souvenirs d'expériences émotionnelles positives et négatives, et qui va grandement influencer notre façon d'interpréter l'évènement présent (Arnold, 1960).

La seconde étape du processus émotionnel, intimement liée à la première, se rapporte aux changements des composantes physiologiques ou d'expressions faciales en réponse à un évènement (Frijda & al., 1989). Un individu peut s'enfuir et pleurer, sauter de joie et sourire, dépendamment de ce qui le motive à agir dans ce sens. Ainsi, les émotions sont perçues comme des formes de préparation à l'action induites par des structures particulières d'évaluation.

1.1.5. Approche constructiviste aux émotions

À l'inverse de la perspective évolutionniste sur la nature des émotions, les constructivistes n'adhèrent pas, quant à eux, au principe d'une matrice émotionnelle biologiquement innée et transculturelle. Plutôt, ils défendent l'idée à l'effet que la société agirait en tant que génératrice d'émotions (Averill, 1980 ; Russell, 1991, 1999, 2003), au sein de laquelle les états affectifs participeraient à la réalisation des buts dictés par cette même culture. Dans ce cadre théorique,

les émotions sont en fait le reflet de l'ensemble des croyances, normes et valeurs, emblématiques de l'organisation sociale à l'étude – des « syndromes constitués socialement » (Averill, 1980), appris au cours du développement mental et auxquels le milieu serait appelé à répondre. Ainsi, les émotions émergent comme conséquences des phénomènes d'enculturation.

Les Tahitiens, par exemple, ne possèdent pas de mot pour désigner la tristesse (Levy, 1984), de même que les Esquimaux Utka n'ont aucun mot pour caractériser la colère (Vincent, 2010). Les Tahitiens décrivent une sensation de fatigue mais l'attribuent à une maladie ou à l'effet d'une entité métaphysique (Levy, 1984). En conséquence, l'émotion en tant que telle, mais aussi la valeur qui lui est donnée, varient toutes deux en fonction de la culture dans laquelle l'individu évolue.

L'apprentissage des émotions plus complexes, comme l'empathie et l'altruisme, nécessitent une connaissance plus approfondie de la structure sociétale et donc, un enfant ne peut en faire l'expérience jusqu'à temps qu'il acquiert les habilités cognitives pour comprendre pleinement les règles morales de sa propre communauté (Armon-Jones, 1986). Dans ce sens, les émotions ne précéderaient pas la capacité langagière (Bateson, 1972), dans la mesure où l'expérience émotionnelle est créée en la nommant (Vincent, 2010).

Pour conclure, les aspects physiologiques des émotions jouent un rôle négligeable pour les constructivistes, n'étant en fait que des effets secondaires de phénomènes sociaux-culturels plus fondamentaux (Armon-Jones, 1986).

1.2. Les émotions

1.2.1. Émotion, sentiment et affect

En 1984, Beverley Fehr et James A. Russell soulignent avec éloquence et justesse le fait suivant :

« *Everybody knows what an emotion is, until asked to give a definition* »

Véritable source de conflits intellectuels, le neuroscientifique Joseph Ledoux (2012) a même suggéré que le mot soit chassé de notre vocabulaire.

Dans le but de mieux comprendre les émotions, il importe d'établir une distinction entre les concepts d'émotion, d'affect et de sentiment, très souvent employés de manière interchangeable dans la littérature. Ils sont tous le résultat d'états affectifs internes, variables en durée et en intensité. Toutefois, ils représentent des entités différentes dont nous présentons ici une brève définition.

À la base, mouvement et émotion entretiennent une relation sémantique étroite, l'étymologie du terme émotion provenant du latin *ex-movere*, qui signifie mouvement vers l'extérieur (Elnicki, 2010).

En réponse à un stimulus spécifique, les chercheurs contemporains définissent l'émotion comme une réaction transitoire et aigüe, caractérisée par un système cohérent de réponses physiologiques, cognitives et comportementales (Ekman & Davidson, 1994) et des patrons d'activations spécifiques (Ledoux, 2000 ; Calder & al. 2001). Dans certains cas, elle témoigne d'un état affectif intense, qui bloque la capacité d'une personne à répondre convenablement à une situation (Panksepp, 1998).

La notion de sentiment se rapporte principalement à la composante cognitive de l'émotion, dans la mesure où elle correspond à la disposition émotionnelle envers un événement ou un objet en particulier. Par rapport à l'émotion, un sentiment est plus persistant dans le temps (Leavitt, 1996).

Au demeurant, l'affect est un terme relativement nouveau dans la littérature, faisant référence à ce qui est primairement ressenti et qui intègre les motivations et les pulsions (Panksepp, 1998, 2012). Il s'agit de l'ensemble des manifestations subjectives des émotions et qui transigent entre les intentions et les actions (Panksepp, 1998).

1.2.2. Classification des émotions

À travers les années, les chercheurs se sont consacrés à la conceptualisation des émotions afin d'être en position de mieux les définir. De ce fait, nombreux sont les scientifiques qui ont avancé l'idée d'un nombre limité d'émotions universelles et présentes dès la naissance, chacune avec un rôle unique dans l'évolution : il s'agit des émotions de base, dites *primaires* (Panksepp, 1998, 2011, 2012) ou *discrètes* (Izard, 1990, 1992). Dans la continuité des travaux réalisés par Darwin, ces émotions s'apparentent à des outils provenant d'un héritage biologique et qui permettent à l'organisme de naviguer l'environnement et dans ses relations avec autrui.

Les travaux du psychologue américain Paul Ekman sur les expressions faciales en lien aux émotions sont sans doute les plus célèbres (Levenson & Ekman, 1990 ; Ekman, 1992). La pensée de l'auteur quant aux caractéristiques de l'émotion primaire peut être résumée de la manière suivante : a) elle existe chez des primates autres que l'humain ; b) elle possède des propriétés physiologiques spécifiques ; c) elle est générée rapidement et de façon universelle

par des événements particuliers ; d) elle produit des réactions émotionnelles distinctes ; e) elle est reconnue et évaluée automatiquement ; f) elle est brève ; g) elle apparaît naturellement ; et h) elles se distinguent des émotions prosociales ou morales (Ekman, 2009). Toujours selon Ekman, les expressions faciales sont formées par l'interaction constante avec l'environnement physique et constituent le pivot de la communication entre les animaux, incluant l'humain. Dans la même veine, l'expression faciale associée à la peur permet, par exemple, en opposition avec celle du dégoût, d'augmenter l'acquisition sensorielle à travers l'ouverture des yeux, du nez et de la bouche (Susskind, 2008).

Notons, de plus, que les émotions plus complexes, c'est-à-dire secondaires, seraient la conséquence d'une alliance entre paires d'émotions primaires (Ortony et Turner, 1990), ainsi que le résultat d'évaluations cognitives conscientes ou non, formées au niveau du cortex préfrontal (Damasio, 1994).

1.2.2.1 En catégories

Dans les pages qui suivent, nous verrons que les catégories d'émotions proposées par les scientifiques diffèrent souvent en nombre et en genre et sont parfois le sujet de controverses (Izard 1992 ; Plutchik, 1980 ; Tomkins, 1980; Ekman, 1992; Johnson-Laird & Oatley, 1992; MacLean, 1993; Damasio, 1994; Panksepp, 1998). Cette disparité entre les classes proposées témoigne précisément de la difficulté à convenir d'une définition univoque du concept même de l'émotion.

Izard (1992) relate dix émotions *discrètes* : l'intérêt, la joie, la surprise, la tristesse, la colère, le dégoût, le mépris, la peur, la honte et la culpabilité. Ces émotions sont innées et universelles, naissant bien avant l'aptitude au langage ou le développement de la pensée

abstraite et ne sont pas soumises aux variantes culturelles. Autrement dit, elles seraient indépendantes de la cognition. Izard démontre l'indépendance des émotions face au langage en s'inspirant du fait que bien que certaines personnes sachent parler, il n'est pas tout le temps évident d'exprimer ses émotions avec exactitude. Fondamentales aux origines de la conscience, les émotions d'Izard ne peuvent être apprises, enseignées ou créées en travers la cognition, processus qui serait justement rendu possible grâce à ces émotions.

Plutchik (1980) identifie un modèle qui intègre huit émotions primaires : la joie, la tristesse, l'acceptation, le dégoût, la peur, la colère, la surprise et l'anticipation. Ces émotions seraient rattachées à un certain nombre de fonctions adaptatives, chacune pouvant perdre sa valeur dans le cas où elle serait exprimée trop fortement : la protection, la destruction, la reproduction, l'affiliation, le rejet, l'exploration et l'orientation.

De son côté, Tomkins (1980) mentionne neuf émotions primaires : la colère, le dégoût, la joie, la peur, la surprise, le mépris, la honte, l'intérêt et enfin, l'anxiété. En tant qu'émotion primaire, la surprise a fait l'objet d'un bon nombre de controverses (Ortony & Turner, 1990).

Ekman (1992) souligne l'existence de six émotions fondamentales : la colère, le dégoût, la peur, la joie, la tristesse et la surprise.

MacLean (1993) suggère à son tour six émotions primaires : le désir, la colère, la peur, la tristesse, la joie et l'affection.

Plus récemment, Panksepp (1998) propose l'existence d'émotions de bases regroupées comme suit : la joie, la colère, la peur, le désir sexuel, l'attention et l'anxiété. Celles-ci seraient associées respectivement à sept comportements adaptatifs : la recherche, l'agression, la protection, la reproduction, la maternance, l'attachement et l'apprentissage social par le jeu.

Dans la majorité des classifications proposées, quatre émotions semblent ressortir de la foulée : la tristesse, la colère, la joie et la peur. Ces émotions seraient présentes dès la naissance et communiquées à partir d'expressions faciales universelles (Sroufe, 1979).

1.2.2.2. En dimensions

L'objectif principal de la classification dimensionnelle de l'expérience affective serait de pallier aux lacunes de l'approche catégorielle, à laquelle on reproche de nuire à la compréhension de l'émotion et à son fonctionnement (Feldman-Barrett, 2006). Ainsi, cette méthode se veut comme une déconstruction des émotions de base en un nombre encore plus petit de dimensions s'opposant deux par deux, dont les plus communes sont celles de plaisir/déplaisir et d'excitation/dépression, liées respectivement aux dimensions de valence et d'intensité (Rubin & Talarico, 2009). Dans les paragraphes qui suivent, nous effectuerons un bref survol de ses trois principales approches classificatoires.

Le modèle du *circumplex* du psychologue américain James Russell (Russell, 1991 ; Russell & Feldman-Barrett, 1999) organise les *core affects* dans quatre quadrants, distribués dans un espace circulaire bidimensionnel : les dimensions de valence affective (plaisir/déplaisir) sur un axe horizontal et d'activation (faible/forte) sur un axe vertical. Il fut un temps où l'approche de Russell fut beaucoup utilisée en clinique, afin de décrire l'expérience subjective (Posner & al., 2005). D'autre part, son approche fut critiquée car elle place notamment certaines émotions, comme la colère et la peur, aux mêmes niveaux de valence et d'activation. Or, bien que ces deux émotions soient négatives et intenses, elles possèdent des composantes subjective, expressive et comportementale distinctes.

Le modèle vectoriel (Patrick & al., 1993) organise l'espace affectif dans un continuum bidirectionnel en forme de croissant, dans lequel les valeurs de valence et d'intensité sont représentées de nouveau. Contrairement au modèle russellien, celui de Lang et de ses collègues considère qu'il existe une activation émotionnelle sous-jacente constante (Rubin & Talarico, 2009). Les émotions positives ou négatives déplaceraient le vecteur vers le haut ou le bas de manière respective et inciteraient le corps à émettre des comportements d'approche ou d'évitement, tandis que l'intensité correspondrait à la disposition de l'organisme à réagir selon différents niveaux d'activation.

Le dernier modèle influent propose une distinction fondamentale entre émotions positives et négatives, un modèle bifactoriel qui se base sur les descriptions subjectives des émotions recueillies auprès de sujets provenant de différentes cultures (Watson & al., 1988 ; Watson & Clark, 1992). À leur tour, ces deux grandes classes d'émotions présupposent l'existence des deux grands systèmes de comportements mentionnés plus haut, c'est-à-dire le rapprochement et l'évitement.

De plus, les recherches ont démontré que les individus qui endurent des émotions négatives, comme l'anxiété, ont souvent tendance à ressentir d'autres émotions négatives, telles la tristesse ou la culpabilité. Enfin, la prédisposition aux émotions positives ou négatives pourrait être héréditaire, avec les émotions négatives ayant un coefficient plus élevé que leurs homologues positifs (Watson & al., 1988).

1.3. Traits émotionnels

Bien que la présente réflexion se veut comme une démonstration de l'universalité du processus émotionnel dans le monde animal, il convient également de discuter des traits individuels, c'est-à-dire des traits de personnalité, intrinsèques à la personne. Un trait de la personnalité ou émotionnel est considéré comme « une disposition interne, relativement générale et permanente, plus ou moins marquée selon les individus et ayant une valeur explicative » (Huteau, 1985). Par opposition à un état émotionnel, qui se rapporte à une situation transitoire et circonscrite dans un contexte spécifique, un trait émotionnel est une caractéristique individuelle liée à la manière dont l'émotion primaire est vécue et exprimée (Goldsmith, 1994).

Les cinq grands facteurs de la personnalité, ou le modèle du « *Big Five* » ont un impact majeur en recherche et en clinique (Watson & al., 1988 ; Keltner & Buswell, 1996). Ces derniers se résument par l'acronyme OCEAN et sont décrits comme suit (Montag & Panksepp, 2017) :

- a) l'**O**uverture à de nouveaux intérêts ou expériences de vie ;
- b) la **C**onscience professionnelle en lien aux traits de ponctualité et de fiabilité ;
- c) l'**E**xtraversion associée aux dimensions de sociabilité, d'assurance de soi et aux émotions positives ;
- d) l'**A**gréabilité concerne la personnalité empathique ;
- et finalement, e) le **N**évrotisme, pour décrire essentiellement la stabilité émotionnelle de l'individu et son degré d'émotions négatives (Costa & McCrae, 1980; Watson & Clark, 1992).

En effet, beaucoup d'études ont montré qu'il existe des relations assez importantes entre les grandes dimensions de la personnalité et les grandes catégories d'émotions (Watson & Clark, 1992), ainsi qu'entre des traits plus restreints de personnalité et les émotions (Izard et al., 1993). Carroll Izard et ses collègues (1993) ont démontré que l'évaluation et la perception d'un

événement émotionnel ne sont pas seulement associées aux caractéristiques de la situation en question, mais aussi à la personnalité de l'individu. Dans ce contexte, la fréquence à laquelle une expérience se produit influence la façon de vivre une situation émotionnelle et ce fait, va construire la personnalité. Par le biais de leur théorie différentielle des émotions, ils démontrent que : a) chaque émotion possède un potentiel motivationnel différent ; b) l'expression des émotions est stable dans le temps ; c) les émotions possèdent un seuil d'activation ; d) chaque individu possède son propre seuil d'activation pour chaque émotion ; e) les émotions forment des relations entre elles ; et g) chaque émotion est liée à la mémoire. Tel que nous l'avons mentionné plus haut, la cognition et l'émotion sont indépendantes pour Izard. Toutefois, la cognition peut influencer le processus émotionnel, même si elle ne peut pas s'y trouver à l'origine.

D'autre part, la compréhension des relations entre personnalité et émotions doit s'intégrer aux données du domaine de la neuroscience cognitive (Davidson, 2001). Ainsi, les neurosciences affectives représentent ce nouveau sous-domaine des sciences cognitives qui englobe la recherche sur la personnalité, les émotions et pathologies liées aux émotions (Panksepp, 1998). Selon Panksepp, la personnalité serait en fait la preuve de l'existence de circuits primitifs dédiés aux émotions basiques. Les études sur la personnalité démontrent une forte corrélation entre l'activation de certaines structures cérébrales et les émotions positives et négatives, dont l'extraversion et le névrotisme (Canli & al., 2001). Dans la mesure où les émotions sont associées à différents traits de personnalité, il est assez logique d'imaginer que dans les troubles de la personnalité, les manifestations émotionnelles sont perturbées (Panksepp, 1998).

1.4. Consensus sur la définition de l'émotion

Jusqu'à présent, nous avons vu que malgré la diversité des propositions, il est évident pour la majorité des chercheurs que les émotions jouent un rôle majeur dans le comportement de l'animal. Cependant, en raison de sa complexité et de la multiplicité des formes avec lesquelles elle s'exprime, la communauté scientifique ne parvient pas à s'entendre unanimement sur une explication objective de l'émotion. Confrontés à ce paradoxe, de quelle façon faudrait-il redéfinir l'émotion afin de réconcilier les théories cognitives et affectives sur le sujet et de ce fait, y inclure le reste du monde animal ?

Les invertébrés sont les grands laissés-pour-compte des recherches scientifiques sur les émotions. Ces derniers incluent les mollusques, crustacés, échinodermes, cnidaires, annélides, arachnides, myriapodes et insectes. Pour la plupart des chercheurs, les émotions ne peuvent pas être étudiées chez les invertébrés pour de nombreuses raisons, dont les principales sont les suivantes :

- a) Différences notables et constitutives dans l'organisation du système nerveux entre vertébrés et invertébrés (Holland, 2016) ; et
- b) Incapacité au langage humain chez les vertébrés non-humains et les invertébrés (Chittka & Niven, 2009).

Comme nous allons le voir, bon nombre d'études récentes ont démontré que certains neurotransmetteurs et circuits sont actifs chez les invertébrés. Aussi, plusieurs autres études sur leur comportement face à des stimuli agréables et aversifs ont révélé que les invertébrés ont des comportements semblables aux autres espèces, nonobstant le type de système nerveux.

Pour certains chercheurs, la composante subjective de l'expérience émotionnelle est la seule apte à témoigner de l'existence réelle des émotions chez les animaux (Ledoux, 1995, 2000, 2012). Elle comprend tous les processus cognitifs en lien avec l'émotion, qui interviennent dans la perception de la situation, dans son traitement et dans sa consolidation mnésique. Toutefois, elle ne peut être étudiée chez les vertébrés non-humains et invertébrés car le compte rendu subjectif dépend largement de la capacité langagière pour être compris. En conséquence, il nous faut trouver des méthodes alternatives qui nous permettraient de mesurer les états émotionnels chez ces animaux.

Ici, nous proposons l'étude des émotions à travers le cadre défini par David J. Anderson et son collaborateur Ralph Adolphs (2014), lesquels entrevoient l'émotion en tant qu'état interne, discernable chez les invertébrés à travers l'apparition de comportements fonctionnels et adaptatifs, qui s'apparentent à ceux exprimés par les humains aux yeux de la peur ou la colère, par exemple. Ces dispositions internes sont interprétées essentiellement en tant qu'émotions primitives, car elles ne possèdent pas toute la suite des expressions subjectives que nous associons généralement aux émotions humaines, mais retiennent toutefois des propriétés générales, rejoignant de près les principes émis par Darwin : a) la gradation ; b) la valence ; c) la persistance ; et d) la généralisation. C'est précisément cette façon de concevoir les émotions qui permettrait l'étude des émotions chez les autres espèces et qui réconcilierait les théories opposées sur le sujet.

Dans l'article qui suit, nous exposerons les recherches qui ont examiné les liens entre les émotions humaines et leurs articulations au sein des autres organismes vivants. En nous basant principalement sur le modèle des sept systèmes émotionnels de Panksepp comme cadre théorique, nous verrons s'il est possible d'établir une relation entre les structures cérébrales,

neurotransmetteurs et hormones des êtres humains et leurs homologues chez les autres animaux, pour enfin conclure sur l'innéité et l'universalité des émotions dans l'ensemble du règne animal.

Chapitre 2: Article

On the subject of emotion-states in invertebrates: Reflections on past and current studies

Amzallag, Eva

Abstract

In light of the complexity which surrounds the nature of emotion and the diversity of forms through which it is expressed, the study relating to its origin and functions has been a road fraught with difficulties. At the present time, the obstacles brought on by this ongoing debate have been fueled by a growing interest from researchers to study the realm of emotions in non-mammalian animals. In this article, we propose that the investigation of emotions in invertebrates is indeed achievable through *central emotional states* or *emotion primitives*, defined primarily as internal dispositions that have maintained general and adaptive properties through evolution (Anderson & Adolphs, 2014). In conjunction with Jaak Panksepp's framework of emotional brain systems and by relying on an argument-by-analogy approach, the question on whether emotion states are present in invertebrates is examined from three angles: firstly, the neural basis of emotions and its relation to the insect nervous system; secondly, the adaptive role of emotions in mammals and the relevance of this to insect biology; and thirdly, the similarities and contrasts between the emotional behaviors of insects and mammals. In conclusion, our findings suggest the innateness and universality of emotion primitives across phyla.

2.1. Introduction

“If we lack emotional intelligence, whenever stress rises the human brain switches to autopilot and has an inherent tendency to do more of the same, only harder. Which, more often than not, is precisely the wrong approach in today's world.”¹

When one begins to look closer, it becomes fast evident that emotions influence virtually every facet of life, from simple decision-making to the DNA (Schwarz, 2000; Zammatteo, 2014). Against this backdrop, emotions have been the focal point of a great deal of scientific endeavors over the years. To us mammalian vertebrates, we revel in the usefulness of emotions simply because they *feel* the way they do, with their ability to mold and transform our lives each day in such profound, meaningful and compelling manners through experiences of pain and pleasure (Russell, 2003; Kron & al., 2015). They allow the fine-tuning and fulfillment of motivations and needs, via the constant evaluation and interactions with an ever more complex and dynamic environment. Albeit the tendency to isolate them from one another, emotional and motivational processes are highly overlapping concepts (Chiew & Braver, 2011). Beyond the self, emotions act as a vehicle through which communication is rendered possible, granting us access to a wealth of social information and thus establishing the foundation for social intelligence (Adolphs, 2003).

For humans, the inescapable quality of emotions makes them incredibly difficult to ignore, but are they as essential to other species? Given the assumption that they are, in fact, as

¹ Cooper, R. & Sawaf, A. (1996). Executive EQ: Emotional intelligence in leadership and organizations. New York, NY: Berkley Publishing Group.

critical to them as they are to us, are their emotions consumed by similar impulses? Additionally, do they shape and impact their decisions and behaviors on a daily basis as much as they do ours? We wish to point out, however, that these questions are introduced solely to guide us through our meditation, and are free of any desire to anthropomorphize the subject matter.

The purpose of this article is threefold. Firstly, we will analyze the neural correlates of emotion and their relation to the insect nervous system; secondly, the adaptive role of emotions in mammals and the relevance of this to insect biology; and thirdly, the similarities and contrasts between the emotional behaviors of insects and mammals.

2.2. Studying emotions in invertebrates

In light of the complexity which surrounds the nature of emotion and the diversity of forms through which it is expressed, the study relating to its origin and functions has been one fraught with difficulties and has proven to be a bona fide challenge for many scientific disciplines through the years. Appropriately, we have witnessed the rise of opposing theoretical trends, with the development of neuropsychological and neurobiological theories, interested in the fundamental mechanisms of the central nervous system regulating emotions (Panksepp, 1998); the expansion of cognitive approaches, focused on the conscious aspects of emotions and on notions of appraisal and readiness for action (Schachter, 1964; Ellsworth & Scherer, 2003); and the socio-constructivist perspective, which firmly objects to the idea of innate, biologically-determined emotional systems at the core of the neurobiological and cognitive approaches, instead viewing emotions as socio-cultural constructs (Winkielman & al., 2008). In conjunction with these dichotomous theories, many attempts to define the concept of emotion have been made over the years, yielding explanations ranging from intense and short-lived, sometimes

long-lasting reactions or states (in personality traits and psychopathologies) in response to aspects of stimuli or events, as well as neurobiological states (Panksepp, 1998). Plutchik was able to identify 28 different definitions of emotions and noted the tendency for some authors to propose emotional theories without providing explicit definitions of the word itself (Plutchik, 1981). This disagreement is even clearer when it comes time to determine which of these represent its essential properties and those that are likely to constitute the defining characteristics of the concept (Frijda, 1989; Damasio, 1994; LeDoux, 1995; 2012).

At the present time, the obstacles brought on by this ongoing debate have been fueled by a growing interest from researchers to study the realm of emotions in non-mammalian animals (Adolphs, 2003). Confirming their existence would have significant implications for animal welfare (Brydges & al., 2011; Adamo, 2016; Cerqueira & al., 2017), potentially changing the manner in which we interact with them (Harding & al., 2004). The empathy we as humans have towards invertebrates is typically low, and some even believe it would be a hindrance to humans for these animals to feel any kind of pain at all (Kellert, 1993). Above all, it would teach us the ways by which our own brains evolved to produce emotions (Panksepp, 1998).

Before we launch our analysis, it is noteworthy to broach the elements on which most scientists do agree on. They accept that emotion is reducible to three main components, more or less independent from each other: a physiological/biological component, a behavioral component and a cognitive component (Watson & Clark, 1992; Oatley & Johnson-Laird, 2014). The physiological dimension pertains to the physiological activation of the central and autonomous nervous systems (CNS and ANS, respectively) that co-occurs with an emotion and prepares the body to react to an environmental cue in an adaptive way. Changes in the endocrine

system are assessed through secretion levels of hormones, changes in the autonomic system (heart rate, blood pressure, respiratory rate, electrodermal activity, gastrointestinal activity, pupillary responses, etc.). For example, it has been shown that negative emotions present stronger autonomic nervous system responses (Davidson, 2001).

The behavioral component of emotion refers to behavioral and expressive responses, which differ from one individual to another. It is, on one hand, a communicative expression, behaviors that aim at communicating the emotion to others and, on the other hand, immediate reactions to a situation (e.g. reflexes). Facial expression is without a doubt the most studied and significant behavioral component (Keltner and Ekman, 2000). Since the face is the main source of communication of emotions to others, it is not surprising that the majority of the emotional signals come from this part of the body. The expressive component of emotion also includes the gestural and vocal behaviors that accompany an emotional state: posture changes, body and arm movements, touch, gaze and so on. In this sense, the body moves abruptly when a person is angry, while movements are slow and withdrawn when he or she experiences sadness. Finally, the voice changes in an emotional experience: it breaks, twists or rises higher and quicker than usual. It seems, therefore, that emotions are expressed through different channels (verbal and nonverbal) in a complex and elaborate way (Keltner and Ekman, 2000).

Finally, the subjective component includes all the mental processes that develop following an emotion and that intervene in the perception of a situation, in its maintenance and transformation in memory. The subjective component, which is also referred to as the cognitive and experiential component can only be expressed through language (Averill, 1980).

With this said, in order to assess the existence of emotions across the phylogeny, we need to revisit the criteria by which we study them (as described above). Here, we stand by

Anderson and Adolphs' (2014) view of emotions as *emotional-states* or *emotion primitives*, described as internal dispositions that retained general functional and adaptive properties from early evolution, such as scalability (i.e. intensity in response to a stimulus), valence (i.e. positive or negative), persistence (i.e. physiological changes that outlast the stimulus) and generalization (i.e. the same behavior will be expressed in response to similar emotional experiences, much like Darwin's first principle of serviceable habits). In consideration of the foregoing, the subjective component is subtracted as a defining feature of emotional experience, and we can turn towards the studies relating to tasks involving attention, perception, memory, expectation, and decision making, which are known to be influenced by emotional states in humans (Mathews and MacLeod, 1994; Lerner and Keltner, 2000), as reliable tools to assess emotions across a wider range of animal species.

2.3. Neural basis of emotions

Various attempts to track down the neural structures of emotions have been made over the years. Currently, most of the neuropsychological theories consider that emotions are distributed throughout the central nervous system and are not situated in a particular region (Derryberry & Tucker, 1992). Firmly rooted in Darwinian tradition, many neuroscientists have advanced the idea that emotions possess an underlying neurobiological basis, shared by all mammals. This approach, which has gained momentum throughout the century, remains one of today's most promising paths in the quest to establish the origin and functions of emotions.

In the same strain as MacLean's triune brain theory, Panksepp determined the existence of seven basic emotional systems, each tied in to a specific cerebral circuitry: the SEEKING,

RAGE, LUST, FEAR, MATERNAL CARE, PANIC and PLAY systems. Electric brain stimulation (i.e. ESB) and brain damage studies have confirmed that emotions are located in the deep cortices of the mammalian brain and are experienced consciously via the neocortex and basic learning, who depend themselves on this bottom-up regulation. Taken together, these emotional systems form an integrated phylogenetic system, which functions through a dynamic network of excitatory and inhibitory relationships and provide mammals with all the tools needed for survival by generating visceral and instinctual emotional behaviors (Panksepp, 1998, 2011). According to the neuroscientist, the intricacy of the mammalian brain, through its folds and layers, is merely the physical embodiment of evolution – the body’s answer to greater environmental pressures and demands.

Thus, we will attempt to pinpoint the major players involved in the insect neurobiology of central emotional states through Panksepp’s proposed framework, as above-discussed. Furthermore, we will use an argument-by-analogy approach, which suggests that any two species who answer to the same stimulus in a similar manner have the same experience. This concept is generally accepted within the scientific community when it comes to vertebrates, but is seldom attached to invertebrates. However, this approach can be extended to invertebrates by applying a functional and evolutionary perspective to their neurobiology and behavior (Sherwin, 2001).

2.4. Dopamine and serotonin

Before jumping into the thick of things, we will provide the readers with a succinct analysis of the dopaminergic and serotonergic systems by looking at their functions and underlying importance. We consider such a discussion to be crucial, on the grounds that these

neurotransmitters are available in both vertebrates and invertebrates, as they regulate many behaviors. Dubbed simply as the happy chemicals of the brain in popular culture, the effects of monoamines dopamine (DA) and serotonin (5-HT) depend largely on the type of receptor expressed in the target cell (Mustard & al., 2005; Curran & Chalasani, 2012).

Dopamine is produced by L-DOPA (which in turn, synthesizes norepinephrine) in the dopaminergic neurons in the ventral tegmental area (VTA) of the midbrain, the pars compacta of the substantia nigra, and the arcuate nucleus of the hypothalamus. Once released in the synaptic cleft, it binds to its g-protein coupled receptor. There are 5 subtypes of receptors, from D1 to D5, arranged in 2 families. The D1-like family includes receptors D1 and D5, while the D2-like family comprises of D2, D3 and D4. Some of dopamine's most notable functions include memory, reward, emotions, pain processing, learning and attention. Abnormally high dopaminergic transmission has been linked to psychosis and schizophrenia, while low dopamine levels is an etiological factor in Parkinson's disease and depression (Schultz, 2007), among many others.

As for serotonin (5-HT), it is located in several areas of the body. In the brain, it is located in the neurons of raphe nuclei in the brainstem but send axons to the entire brain (Charnay & Léger, 2010), including the limbic and cortical regions. Its precursor is tryptophan. Once it enters the neurons, tryptophan hydroxylase (TPH-1) adds the hydroxyl group and produces 5-HTP. 5-HTP is further decarboxylated by aromatic L-amino acid decarboxylase to produce serotonin. Like dopamine, serotonin is released following an action potential and binds itself to its receptor, located on postsynaptic neurons. There are 14 known receptors, organized in 7 categories. Its involvement has been documented in sleep, aggression, eating habits, sexual behaviors, as well as in emotions. The inhibitory nature of receptors 5-HT1A and 5-HT7 are

associated with the development of anxiety, depression and cognitive function linked to mechanisms of emotional learning and memory. The most common antidepressants, the SSRIs, act by targeting the inhibitory action of receptor 5-HT_{1A}, which supports findings concerning its implication in the pathophysiology of mood disorders (Sanchez & al., 2015).

2.5. The SEEKING system

From early twentieth century and onward, scientists have considered reward-seeking behavior fundamental to life (Tinbergen, 1951). More recently, it has been argued that the SEEKING system, from which arises the exploratory, consummatory and predatory behavior linked to the active pursuit of vital resources, is mediated by the pleasure or reward circuitry represented in the medial forebrain bundle (MFB) (Panksepp, 1998, 2011). In mammals, this neural pathway journeys through the lateral hypothalamus and the basal forebrain in a rostrocaudal direction. The mesolimbic pathway, a cluster of dopaminergic neurons that projects from the ventral tegmental area (VTA) to the nucleus accumbens (NAc), is a component pathway of the MFB (You & al., 2001). Thus, located in the deep cortices of the mammalian brain, the SEEKING system establishes itself as a general purpose, *go-get-it* system, providing the animal with an “enthusiastic affective energy” needed for socio-sexual behaviors, feeding and foraging (Panksepp, 1998, 2011). The circuitry takes meaning and develops through a variety of learning mechanisms and interplay with the environment, linked to the tertiary or neocortical, evolutionarily newer region of the brain. Bouts of depression (Dunlop & Nemeroff, 2007) and pathological gambling behavior (Bergh & al., 1997; Reuter & al., 2005) are correlated with the sub-activation of the SEEKING system, while an over-activation of the system is noted

in individuals suffering from other debilitating psychopathologies such as schizophrenia (Laruelle & al., 1999).

In invertebrates such as honeybees, classic conditioning paradigms reveal that following a basic training period to detect positive and negative stimuli, these insects unveil a clear preference for the sucrose mixture by extending their mouthparts (i.e. proboscis), while a quinine solution – considered aversive to honeybees – triggers the opposite effect (Mendl & al., 2011; Bateson, 2011; Baracchi & al., 2017). Furthermore, in a task involving a virtual flower meadow, bumblebees will choose foraging speed over accuracy when errors are penalized in lieu of being unrewarded (Chittka & al., 2003). Therefore, we notice that the quality of the stimulus, whether good or bad, influences their decision-making process and degrees of motivation, strongly reminiscent of what it does for us.

However, in order to justify objectively the innateness and universality of these core emotional components, researchers observe the scientific obligation to pinpoint their underlying neural programs. In experiments, animals readily self-stimulate this dopamine-facilitated MFB circuitry both electrically and chemically (Dichiaro & Imperato, 1988; Panksepp, 1998; Johnson, 2010). Similarly, PET and fMRI imaging studies in humans reveal that psychotropic drugs like cocaine alter activity of the reward circuitry (Breiter & al., 1997; Schultz, 2007). Injections of cocaine and amphetamine in crayfish *Orconectes rusticus* increased inquisitive behavior and displayed a strong proclivity for the environment previously paired with the drugs (Panksepp & Huber, 2004; Huber & al., 2011). In non-human primates like the monkey, neuronal firing in the striatum is positively correlated to rewarding stimuli, such as food, sex and drugs (Apicella & al., 1991). Similarly, evidence from both classical and operant conditioning of nematodes such as *Caenorhabditis elegans*, the flatworm *Dugesia japonica*, the

mollusk *Aplysia*, emphasize the role of dopamine in reward learning, as well as its reinforcing properties through food-seeking behavior (Barron & al., 2010).

The role of dopamine in seeking behavior was further confirmed by blocking dopaminergic receptors by antagonists of the neurotransmitter (e.g. pimozide), which greatly lowered reward-directed behavior in rats for example (Bailey & al., 1986), and honeybees displayed a pessimistic cognitive bias in response to ambiguous stimuli, suggesting greater expectation of negative outcomes (Perry & al., 2016). Comparable results were obtained from testing monkeys in an operant task, who demonstrated negative cognitive biases to an ambiguous stimulus post health checks (Bethell & al., 2012).

Even greater impacts were noted in rats sapped of their dopamine by the neurotoxic compound 6-OHDA (Marshall, 1974), as food would be placed in front of them but they would not engage with it. In contrast, the biogenic amine octopamine in arthropods (homologous to norepinephrine in vertebrates) affects reward learning and reinforcement more strongly than dopamine (Mustard & al., 2005; Barron & al., 2010). Bateson and collaborators (2011) have found that mimicking an attack on the honeybee by shaking it diminished its levels of octopamine, dopamine, and serotonin.

At the basic level, these researches highlight the evidence which shows that notions of reward and punishment in the learning of specific behaviors, as well as the neural mechanisms which underlie them, are well-preserved in a wider range of animal taxa. Also, we notice that shifts in affective state may be linked to changes in information processing similar to those demonstrated in anxious and depressed humans. Furthermore, the similitudes between the octopamine receptor subtypes in invertebrates and adrenergic receptor subtypes in vertebrates

suggest these two systems may have diverged from a common evolutionary origin (Pfluger and Stevenson, 2005).

2.6. The RAGE system

In the interest of protecting ourselves and our offspring, our gratifying resources from potential predators and immediate threats or to establish hierarchy, evolution has provided animals with dedicated neural pathways able to generate feelings associated with anger (expressed through diverse patterns of vocalizations) and aggressive behavior (Panksepp, 2011). Although they both have been found to be under the authority of dopamine, the combative RAGE system offsets the enthusiastic and hedonic reactivity closely tied to the reward-SEEKING system. Through a series of ESB experiments conducted in mammals, cortical regions involved in RAGE have shown increased activity in the medial amygdala, the bed nucleus of the stria terminalis (BNST) located in the basal forebrain, the hypothalamus, the PAG and other interconnected structures like the prefrontal cortex (Panksepp, 1998, 2011). The implication of the PAG in predatory behavior was further confirmed through the observation of cats having sustained lesions in this area, as they would misconstrue potential or direct threats and no longer be capable of displaying aggressive behavior (Gregg & Siegel, 2001). In mammals, this attitude is facilitated by the release of neurotransmitters substance P, glutamate and acetylcholine and inhibited by serotonergic activity and opioids agonists such as morphine.

For example, knock-out mice who lack the gene that codes for the NK-1 receptor responsible for binding substance P, exhibit significantly reduced levels of aggressiveness when

they are placed in the vicinity of control mice (De Felipe & al., 2008), as well as a surge in 5-HT function followed by a selective desensitization of 5-HT_{1A} inhibitory autoreceptors (Santarelli & al., 2001), thus proving substance P and 5-HT are negatively correlated in the body. In layman's terms, reduced levels of hostility bring about pleasant emotional states. Moreover, Chiavegatto and collaborators (2007) performed an experiment in which rodents bit and attacked intruders after they had been given periodical access to small amounts of alcoholic beverage, bearing a strong resemblance to the type of behavior recorded in humans (Cherek & al., 1985). Subsequently, portions of the rodents' brains were analyzed and confirmed that steady alcohol consumption culminates in decreased expression of 5-HT₁ receptors and ultimately in reduced serotonergic activity (Chiavegatto & al., 2007). A new study has demonstrated that rhesus macaques who possess single-nucleotide polymorphisms (SNPs) in the first exon part of their *OPRM1* gene, which normally codes for μ -opioid receptors, show unprovoked aggressive behavior and low 5-HT activity (Driscoll & al., 2017). Other genetic approaches to the study of aggressiveness in fruit fly *D. melanogaster* have suggested that removing the fruitless gene (FruM) yields the same response as eliminating octopamine: male flies seem to be unable to determine whether to court or fight the females (Yurkovic & al., 2006; Miczek & al., 2007).

In invertebrates, the injection of 5-HT into the hemolymph of crayfish *Procambarus clarkii* lessened displays of combativeness between pairs (Tierney & Mangiamele, 2001). Interestingly enough, a study by Huber and colleagues (1997) has demonstrated that the injection of 5-HT in subordinate crayfish *Astacus Astacus* who express higher levels of octopamine, increased dominant-like postures and the number of attacks towards conspecifics. Along the same line, exogenous 5-HT in ants lowers fighting behavior with other ants but

increases it towards other species (Kostowski & al., 1975). The presence of 5-HT receptors subtypes in the mushroom bodies of the honeybee and the fruit fly *Drosophila melanogaster* has been confirmed by studies, as well as its role in various behaviors including decreased aggression and associative learning in these insects (Blenau & Thamm, 2011; Curran & Chalasani, 2012). In the fruit fly, aggressive behaviors are observed through postural changes, such as lunging or erected wings, and were higher in fruit flies previously held in isolation and who were fed a diet consisting of yeast colonies (Ueda & Kidokoro, 2002).

Collectively, these researches and many others prove that the nature of the underlying relations between serotonin and hostile behavior remain incredibly complex (Curran & Chalasani, 2012). However, as we have shown, the involvement of 5-HT in vertebrate and invertebrate aggressiveness has been confirmed by multiple studies and remain the most abundant and conclusive to date. Also, it is to be noted that combativeness acts as a mediator for a large array of social relationships to establish dominance, and depend immensely on environmental conditions.

2.7. The FEAR system

Over the years, the neurobiological basis of stimuli processing and fear acquisition have been the subject of an extensive body of scientific work. Like rage, fear constitutes the body's natural defense system against predators and involves regions of the amygdala, the hypothalamus and the PAG of mammals. On an evolutionary standpoint, fear is crucial to threat response, as it protects the body from harm, while communicating the need for help or to simply warn others of a looming danger. In humans, the recognition and evaluation of a stressful stimulus constitutes the first component of anxious and fearful behavior. However, we know

today that the over-stimulation of what constitutes the FEAR system is due to the increasing demands of the environment, keeping the body in an unrelenting state of imaginary fear, in which negative emotions abound. With time, this leads to the development of stress-related mood disorders like PTSD, chronic anxiety and phobias, which today affects countless individuals who are forced to rely on pharmacological agents such as benzodiazepines (agonists of the inhibitory actions of the GABAergic receptors) to control its crippling effects. In mammals, GABA's metabolic precursor, glutamate, is said to be the major excitatory neurotransmitter of the body and is known to potentialize the effects of fear in learning and memory (Panksepp, 1998, 2011; Davis & Myers, 2002; Walker & Davis, 2002).

In a series of aversive classical conditioning experiments, Kandel and colleagues (1981) replicated the actions of conditioned fear in mammals in the sea slug *Aplysia californica*. Jolts of electrical current were applied to the sea slug's head as they were presented with shrimp extract to feed on. Following a brief period of time, the electrical shocks were substituted with a simple tap on their head. Coincidentally, similar responses were generated throughout: head and siphon withdrawal reflexes, inking and escape locomotion. What is even more interesting is the sea slug's subsequent aversive attitude towards the shrimp extract. The sea slug simply learned to equate a stimulus to a danger, even in the absence of the stressor itself. Researches have monitored the effects of long-term potentiation (LTP) in *Aplysia* and have shown that the phenomenon is indeed present in contextual fear responses and strongly linked to increased glutamate uptake, which in turn symbolizes the strengthening of synaptic connections closely tied with learning and memory (Levenson & al., 2002; Tsvetkov & al., 2004). In *Drosophila*, dopaminergic neurons were found to project in the beta and gamma regions of their mushroom

bodies, and LTP was activated when they were placed in situations of food deprivation (Huetteroth & al., 2009).

In the fruit fly, the presence of an overhead shadow increased movement, hopping, freezing and kept them from approaching the food source (Gibson & al., 2015). In another experiment, crayfish were placed in a dark/light maze, where two arms were shaded and two arms were exposed to light. Before testing the maze, a group of crayfish was exposed to jolts of electricity. After being placed in the maze, this group hardly explored the light arms and preferred to stay in the dark (Fossat & al., 2015). A follow-up study showed that aggressive crayfish induced anxious behavior in other crayfish, resembling the anxiety effects of psychological harassment in humans (Fossat & al., 2017). Taken together, both of these studies show the striking similitudes between anxiety-related behaviors in invertebrate models and the ones recorded in humans, such as freezing and hiding (Blanchard & al., 2001).

To complete this section, we wish to call attention on the stunning similarities between the serotonin signaling pathways in the nematode *C. elegans* and mammals, especially in regard to the avoidance of aversive stimuli, such as octanol (Sawin & al., 2000). First, the worm's TPH-1 shares strong homologies to the TPH-1 in mammals. Also, just like in mammals, VMAT takes care of the 5-HT transport in *C. elegans* (Duerr & al., 1999), while MOD-5 (worm homologue of mammalian SERT), acts to remove serotonin from synapses (Ranganathan & al., 2001). Interestingly, fluoxetine, a commonly used SSRI that blocks mammalian SERT, can also block MOD-5 (Kullyev & al., 2010). In *Drosophila*, the SERT membrane transporter homologue has also been found. The use of the serotonin-releasing drug 4-MTA decreased behaviors normally linked to anxiety, such as avoidance of the center of the room (in this case, the cage) and decreased chemotaxis towards benzaldehyde, a strong aversive odorant (Hidalgo & al., 2017).

Notwithstanding the fact that that we are separated by some 550 million years of independent trajectories, we can gain a better understanding of fearful and anxiety-related behaviors, such as phobias, and panic attacks in humans by studying similar behaviors in model organisms through multiple pharmacological agents and conditioning paradigms.

2.8. The LUST and CARE systems

Sexual reproduction is universal (Dimijian, 2005). Past what it means to the evolution of species, sexuality is paramount in humans' social and personal lives: beyond its unique power to create and destroy bonds, it has the ability to spawn extraordinary feelings of physical and emotional pleasure (Zeki, 2015). The topic of sex has received considerable attention for many years, and understandably so. On the basis thereof, a special place will be given here to the evolution and significance of sexual urges and socio-sexual behaviors across phyla.

In consonance with Panksepp's theory of primary emotional systems, stimulation of the ancient LUST pathway begets sexual desire in animals to promote species' survival and insure gene inheritance and transmission. After parturition, the maternal CARE system takes over to attend to the offspring's needs and protect them from any harm, essentially making sure that they get to grow up and have progeny themselves (Panksepp, 1998, 2011).

At the neurobiological level, both systems involve once more areas strongly connected to reward pathways, such as the amygdala, BNST, nuclei of the hypothalamus and PAG. However, the hormones linked to activity in the LUST and CARE systems, vasopressin and oxytocin, are gender-specific and their release also promote species-specific behavioral patterns (Donaldson & Young, 2009; Panksepp, 2011). These nanopeptides are synthesized in the hypothalamus and differ from each other by the position of only two amino acids (Donaldson

& Young, 2009). Many studies have shown that these hormones mediate a large number of social behaviors. Within vertebrates and invertebrates, oxytocin and its homologues influence female social-sexual behaviors including sexual intercourse, parturition, lactation, maternal attachment, and pair bonding. Conversely, vasopressin typically influences male reproduction and behavior. Vasopressin is involved in erection and ejaculation in species including humans, rats, and rabbits and it mediates a variety of male-typical social behaviors including aggression, territoriality, and pair bonding in various species (Burkett & Young, 2012).

In males, vasopressin is facilitated by testosterone, while in females, estrogen mediates the release of oxytocin. This seems to be congruent with the idea that the LUST system is overstimulated during puberty, as a net increase of these sex hormones is observed during that period. Also, the neurochemical differences are evident through the sexual dimorphism that exists in the behaviors and appearances between genders, and this, even if it often makes them more visible in the eyes of predators (Dimijian, 2005).

Homologues of vasopressin and oxytocin have been found in a variety of species with robust similarities in sequences (Beets & al., 2002). These are summarized in the table below.

Vasopressin (mammals)	Oxytocin
Lysipressin (pigs, marsupials)	
Phenypressin (marsupials)	
Vasotocin (birds, reptiles, fish)	Mesotocin (birds and reptiles)
	Isotocin (fish)
Annepressin (annelid worms)	
Conopressin (snails, cones, sea hare, leeches)	
Inotocin (some insects)	
Nematocin (<i>C. elegans</i>)	

Table I: Homologues of vasopressin and oxytocin peptide lineages found in vertebrates and invertebrates

Alongside vasopressin and oxytocin, the effects of dopamine in relation to sexual behavior have been studied in a few species. In songbirds, sexually motivated behavior such as female-directed singing brought a surge of dopamine, compared to the levels detected when engaging in undirected singing (Riters, 2011). In rats, dopaminergic antagonists suppress sexually motivated 50 kHz vocalizations in response to estrus females (Ciucci & al., 2009). In *Drosophila*, methamphetamine increases sexual arousal and perception of visual stimuli (Andreatic & al., 2005).

Diverse patterns of parental care behaviors have been recorded in invertebrates and go beyond the instances discussed here (for a comprehensive review, see Trumbo, 1996). In the treehopper *Umberia crassicornus*, mothers protect their young by buzzing away potential threats (Ramaswamy & Cocroft, 2009). Female spider mites (*Stigmaeopsis*) produce void nests

to dupe potential predators (Trumbo, 1996). Moreover, to protect their young, mothers often carry their eggs either in pouches or on their backs. Mothers of the tailless whip scorpion *Phrynus marginemaculatus* protect their young for a period that can last over 11 months. Fathers of all species of sea spiders, simply carry eggs (Barreto & Avise, 2008). Viviparous scorpion mothers provide care by assisting in birth and then transferring young to her back (Trumbo, 1996). The reasons for the evolution of parental care in invertebrates have been investigated and bear striking resemblances with the reasons evoked in mammals, such as the need to seek for food resources, as well as costs of present and future reproduction (Tallamy & Wood, 1986). Also, it is important to note that variations in maternal care has effects on the epigenome, altering the regulation of genes that regulate behavioral and endocrine responses to stress, as well as synaptic development. These findings provide evidence for the importance of parental care as a mediator of the effects of environmental adversity on healthy child development.

2.9. The PANIC system

As the saying goes, nothing is greater nor truer than the bond that exists between a mother and her child. When an infant is separated from his mother early on his life, instances of panic, cries and high-pitched vocalizations have been recorded. As it stands, the separation call is known to only happen in mammals (MacLean, 1993). Separation causes negative emotions such as distress, sadness, anxiety, isolation, and skewed learning patterns that generate socio-behavioral issues later in life (Normansell & Panksepp, 2011). On a neurobiological level, this can be understood by the fact that glutamate is the only neurotransmitter in the PANIC system

that is not downregulated. In the brain, the PANIC system involves the BNST, the PAG and regions of the thalamus, all tied in with anxious and negative emotions.

While we were unable to find clear evidence suggesting that young invertebrates are more prone to anxiety after being separated from their parental unit, experiments that remove parents routinely produced an early onset mortality of offspring due to predators, fungal attack, or desiccation (reviewed in Tallamy and Wood 1986; Trumbo 1996).

In vertebrates, the studies reflecting on the subject have been investigated at lengths, mainly through epigenetic researches. However, we have mentioned earlier that anxious states are reported in invertebrates when the SEEKING system doesn't function as it should be. It would be interesting to set up paradigms involving environmental changes or quality of care to measure anxiety levels in invertebrates following their separation from their mothers, which could be quantified through high-pitched vocalizations and behaviors associated with distress, just as we measure it in other animals. This could also be measured by depleting the body of hormones and neurotransmitters involved in social attachment, as we have seen earlier. An interesting study by Winslow and Insel (2002) has demonstrated that knockout mice for oxytocin (OTKO) emitted fewer ultrasonic vocalizations when they were separated from the mothers, suggesting the role of oxytocin in separation anxiety. The same mice were also more aggressive and failed to recognize once familiar conspecifics, while their visual functions remained intact, suggesting the role of oxytocin in trust, as it was seen in humans (Kosfeld & al., 2005).

2.10. The PLAY system

Play emerges into our lives at such a young age; so much so that we never really bother to think of the reasons we do it. Over time, it becomes an organic part of the growth process. It is only later in life, when we reflect upon these instances, that we gain a better understanding of how much play is a controlling influence in who we develop into as adults. Even as adults, we seek times to engage in play, through social gatherings and activities. Playing alone or with others creates and strengthens social bonds and teaches us about socio-cultural guidelines. Through it all, we discover what makes us unique, our personality, and we begin to test the limits of our abilities. We stumble upon principles of morality, hierarchy, communication, trust and sociality - all this while remaining in a safe environment. Something that seemed so trivial at first, truly isn't after all.

Since play mimics the type of behaviors observed in more serious contexts like predation or copulation, a distinction between them is essential and has been made by researchers (Bekoff, 2001, Burghardt, 2005). From Burghardt's pioneering work within this field of study, play can be identified through five basic principles. In one sentence, play represents spontaneous, voluntary, rewarding, reinforcing forms of repetitive behavior expressed in a relaxed, stress-free environment, that does not affect survival (Burghardt, 2005). Essentially, the difference between serious and playful behavior does not reside in behavioral patterns but in the context in which they are performed (Pellis & Pellis, 1998).

In a similar fashion with the other emotional systems discussed, PLAY runs through the thalamus, hypothalamus (i.e. the diencephalon) and the PAG (Panksepp, 2011). It is further modulated by opioids and once again, by neurotransmitters of the reward system such as

dopamine, serotonin and cannabinoids. As we have seen, DA and 5-HT are present in both vertebrates and invertebrates, and so are endocannabinoids (Salzet & Stefano, 2002).

In comparison to the other subjects discussed in the present article, social play marks a clear opposition in terms of the lengths to which it has been investigated. Until the late 1970s, play was an unexplored area of scientific study. In rats, solitary play often precedes social play, with an increased interest to engage in playful behavior with other conspecifics rather than with members from other species (Poole & Fish, 1975). They also emit vocalizations when they are tickled, much like the laughter denoted in humans (Burgdoff & Panksepp, 2001). Nile soft-shelled turtles have been found to play with colored rings placed directly above them (Burghardt, 2014), while frogs engage in brief playful wrestling bouts (Burghardt, 2014).

In invertebrates, evidence of play has been recorded in only a few instances. Cephalopods, such as the mollusk, play with an object that they are not familiar with (Zylinski, 2015). The most interesting information about play in invertebrates comes from the spider *Anelosimus studiosus*, where juvenile males and females engage periodically in repeated episodes of non-conceptive (play) sexual behavior: the pair courts and engages in mock copulation (Pruitt & al., 2011). Play-like behavior in wasps has been observed, as it is essentially used to establish dominance and answers to Burghardt's criteria for play (Dapporto & al., 2006).

Although the same amines and cannabinoid receptors have been found in vertebrates and invertebrates (Salzet & Stefano, 2002), and albeit our knowledge of their implication in pleasure and reward, we have yet to come up with suitable scientific models to test the probability that these neurochemicals would be involved in play in invertebrate models (Dapporto & al., 2006).

Since this area of research is relatively new, it is understandable why these avenues have yet to be explored. What we do know is the importance of playful behavior is for survival. For

example, it was determined that non-playing wasps were more prone to threats compared to the ones who engaged in play. Furthermore, female wasps who engage in more playing get more food from the helpers (Dapporto & al., 2006).

Nevertheless, the key point here resides in the fact that from birth, children are not taught how to play – they just do it. Evolution must have conserved neurobiological mechanisms for play linked to reward because of how it affects social bonds and personality traits like agreeableness and extraversion (as reported in the Big Five model of emotional traits) later in life.

2.11. Conclusion

Drawing together the threads of current research on the possible occurrence of emotional experiences in invertebrates, scientists have been exceedingly cautious to not impute emotions unto these creatures, even when their experiments have genuinely shown that something may indeed be at hand. Whereas we can readily argue in favor of emotions in humans because of our ability to express them through language, we have seen that the same can't be said of other non-speaking vertebrates and to a lesser extent to lower invertebrates: If they are unable to *tell* us how they feel, how are we to determine they even feel anything at all? Indeed, for many scientists, the subjective dimension of emotion is the only one that can be studied unambiguously, and even measured by different methods, such as clinical interview or self-evaluation scales. Yet, by subtracting this component from the study of emotions in invertebrates, it is indeed possible to analyze emotional states and emotion primitives. As Panksepp states through his law of affect, if a stimulus prompts a certain kind of behavior, then it is naive to think it doesn't imply anything on an emotional level (Panksepp, 2011). Future researches will have to find more clear-cut way to assess emotions in invertebrates, but we can

already start to see a glimpse of what is to be. Thus, these findings suggest that emotions are present throughout the animal kingdom and the deep similarities in the neurobiological mechanisms of vertebrates and invertebrates stem from a common evolutionary origin, that must have diverged at some point during the course of history.

2.12. References

- Adamo, S. A. 2016. "Do insects feel pain? A question at the intersection of animal behaviour, philosophy and robotics." *Animal Behaviour* 118:75-79. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.05.005.
- Adolphs, R. 2003. "Cognitive neuroscience of human social behaviour." *Nature Reviews Neuroscience* 4 (3):165-178. doi: 10.1038/nrn1056.
- Anderson, D. J., and R. Adolphs. 2014. "A Framework for Studying Emotions across Species." *Cell* 157 (1):187-200. doi: 10.1016/j.cell.2014.03.003.
- Andreatic, R., B. van Swinderen, and R. J. Greenspan. 2005. "Dopaminergic modulation of arousal in *Drosophila*." *Current Biology* 15 (13):1165-1175. doi: 10.1016/j.cub.2005.05.025.
- Apicella, P., T. Ljungberg, E. Scarnati, and W. Schultz. 1991. "Responses to reward in monkey dorsal and ventral striatum." *Exp Brain Res* 85 (3):491-500.
- Averill, J.R. "Chapter 12 - A constructivist view of emotion", In *Theories of Emotion*, edited by Robert Plutchik and Henry Kellerman, Academic Press, 1980, Pages 305-339, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-558701-3.50018-1>.
- Bailey, C. S., S. Hsiao, and J. E. King. 1986. "Hedonic reactivity to sucrose in rats - modification by pimozide." *Physiology & Behavior* 38 (4):447-452. doi: 10.1016/0031-9384(86)90409-9.
- Baracchi, D., M. Lihoreau, and M. Giurfa. 2017. "Do Insects Have Emotions? Some Insights from Bumble Bees." *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 11:4. doi: 10.3389/fnbeh.2017.00157.
- Barreto, F. S., and J. C. Avise. 2008. "Polygynandry and sexual size dimorphism in the sea spider *Ammothea hilgendorfi* (Pycnogonida : Ammotheidae), a marine arthropod with brood-carrying males." *Molecular Ecology* 17 (18):4164-4175. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03895.x.

- Barron, A. B., E. Søvik, and J. L. Cornish. 2010. "The roles of dopamine and related compounds in reward-seeking behavior across animal phyla." *Front Behav Neurosci* 4:163. doi: 10.3389/fnbeh.2010.00163.
- Bateson, M., S. Desire, S. E. Gartside, and G. A. Wright. 2011. "Agitated Honeybees Exhibit Pessimistic Cognitive Biases." *Current Biology* 21 (12):1070-1073. doi: 10.1016/j.cub.2011.05.017.
- Beets, I., T. Janssen, E. Meelkop, L. Temmerman, N. Suetens, S. Rademakers, G. Jansen, and L. Schoofs. 2012. "Vasopressin/Oxytocin-Related Signaling Regulates Gustatory Associative Learning in *C. elegans*." *Science* 338 (6106):543-545. doi: 10.1126/science.1226860.
- Bekoff, M. 2001. "The evolution of animal play, emotions, and social morality: On science, theology, spirituality, personhood, and love." *Zygon* 36 (4):615-655. doi: 10.1111/0591-2385.00388.
- Bergh, C., T. Eklund, P. Sodersten, and C. Nordin. 1997. "Altered dopamine function in pathological gambling." *Psychological Medicine* 27 (2):473-475. doi: 10.1017/s0033291796003789.
- Bethell, E. J., A. Holmes, A. MacLarnon, and S. Semple. 2012. "Cognitive bias in a non-human primate: husbandry procedures influence cognitive indicators of psychological well-being in captive rhesus macaques." *Animal Welfare* 21 (2):185-195. doi: 10.7120/09627286.21.2.185.
- Blanchard, C., A.L. Hynd, K.A. Minke, T. Minemoto and R.J. Blanchard. 2001. "Human defensive behaviors to threat scenarios show parallels to fear- and anxiety-related defense patterns of non-human mammals." In *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, Volume 25, Issues 7-8, Pages 761-770, ISSN 0149-7634, [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(01\)00056-2](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(01)00056-2).
- Blenau, W., and M. Thamm. 2011. "Distribution of serotonin (5-HT) and its receptors in the insect brain with focus on the mushroom bodies. Lessons from *Drosophila melanogaster* and *Apis mellifera*." *Arthropod Structure & Development* 40 (5):381-394. doi: 10.1016/j.asd.2011.01.004.
- Breiter, H. C., R. L. Gollub, R. M. Weisskoff, D. N. Kennedy, N. Makris, J. D. Berke, J. M. Goodman, H. L. Kantor, D. R. Gastfriend, J. P. Riorden, R. T. Mathew, B. R. Rosen, and S. E. Hyman. 1997. "Acute effects of cocaine on human brain activity and emotion." *Neuron* 19 (3):591-611.
- Brydges, Nichola M., Matthew Leach, Katie Nicol, Rebecca Wright, and Melissa Bateson. 2011. "Environmental enrichment induces optimistic cognitive bias in rats." *Animal Behaviour* 81 (1):169-175. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.09.030.

- Bubak, A. N., J. L. Grace, M. J. Watt, K. J. Renner, and J. G. Swallow. 2014. "Neurochemistry as a bridge between morphology and behavior: Perspectives on aggression in insects." *Current Zoology* 60 (6):778-790.
- Burgdorf, J., and J. Panksepp. 2001. "Tickling induces reward in adolescent rats." *Physiology & Behavior* 72 (1-2):167-173. doi: 10.1016/s0031-9384(00)00411-x.
- Burghardt, G. M. 2005. "The genesis of animal play (vol 434, pg 273, 2005)." *Nature* 434 (7033):565-565. doi: 10.1038/434565b.
- Burghardt, G. M. 2014. "A Brief Glimpse at the Long Evolutionary History of Play." *Animal Behavior and Cognition*, 1(2), 90-98. doi: 10.12966/abc.05.01.2014
- Burkett, J. P., and L. J. Young. 2012. "The behavioral, anatomical and pharmacological parallels between social attachment, love and addiction." *Psychopharmacology* 224 (1):1-26. doi: 10.1007/s00213-012-2794-x.
- Cerqueira, M., S. Millot, M. F. Castanheira, A. S. Felix, T. Silva, G. A. Oliveira, C. C. Oliveira, C. I. M. Martins, and R. F. Oliveira. 2017. "Cognitive appraisal of environmental stimuli induces emotion-like states in fish." *Scientific Reports* 7:10. doi: 10.1038/s41598-017-13173-x.
- Charnay Y. and L. Léger. 2010. "Brain serotonergic circuitries." *Dialogues in Clinical Neuroscience*. 12(4):471-487.
- Cherek, D. R., J. L. Steinberg, and B. R. Manno. 1985. "Effects of alcohol on human aggressive-behavior." *Journal of Studies on Alcohol* 46 (4):321-328. doi: 10.15288/jsa.1985.46.321.
- Chiavegatto, S., I. M. H. Quadros, G. Ambar, and K. A. Miczek. 2010. "Individual vulnerability to escalated aggressive behavior by a low dose of alcohol: decreased serotonin receptor mRNA in the prefrontal cortex of male mice." *Genes Brain and Behavior* 9 (1):110-119. doi: 10.1111/j.1601-183X.2009.00544.x.
- Chiew, Kimberly S., and Todd S. Braver. 2011. "Positive affect versus reward: emotional and motivational influences on cognitive control." *Frontiers in Psychology* 2. doi: 10.3389/fpsyg.2011.00279.
- Chittka, L., A. G. Dyer, F. Bock, and A. Dornhaus. 2003. "Psychophysics - Bees trade off foraging speed for accuracy." *Nature* 424 (6947):388-388. doi: 10.1038/424388a.
- Clucci, M. R., A. M. Ahrens, S. T. Ma, J. R. Kane, E. B. Windham, M. T. Woodlee, and T. Schallert. 2009. "Reduction of Dopamine Synaptic Activity: Degradation of 50-kHz Ultrasonic Vocalization in Rats." *Behavioral Neuroscience* 123 (2):328-336. doi: 10.1037/a0014593.

- Cooper, R. & Sawaf, A. (1996). "Executive EQ: Emotional intelligence in leadership and organizations." New York, NY: Berkley Publishing Group.
- Curran, K. P., and S. H. Chalasani. 2012. "Serotonin circuits and anxiety: what can invertebrates teach us?" *Invertebrate Neuroscience* 12 (2):81-92. doi: 10.1007/s10158-012-0140-y.
- Dapporto, Leonardo, Stefano Turillazzi, and Elisabetta Palagi. 2006. "Dominance Interactions in Young Adult Paper Wasp (*Polistes dominulus*) Foundresses: A Playlike Behavior?" *Journal of Comparative Psychology* 120 (4):394-400. doi: 10.1037/0735-7036.120.4.394.
- Davidson, R. J. 2001. "Central psychophysiology of emotion: Past, present, and future." *Psychophysiology* 38:S5-S5.
- Davidson, R. J. 2004. "What does the prefrontal cortex "do" in affect: perspectives on frontal EEG asymmetry research." *Biological Psychology* 67 (1-2):219-233. doi: 10.1016/j.biopsycho.2004.03.008.
- Davis, M., and K. M. Myers. 2002. "The role of glutamate and gamma-aminobutyric acid in fear extinction: Clinical implications for exposure therapy." *Biological Psychiatry* 52 (10):998-1007. doi: 10.1016/s0006-3223(02)01507-x.
- De Felipe, C., J. F. Herrero, J. A. O'Brien, J. A. Palmer, C. A. Doyle, A. J. H. Smith, J. M. A. Laird, C. Belmonte, F. Cervero, and S. P. Hunt. 1998. "Altered nociception, analgesia and aggression in mice lacking the receptor for substance P." *Nature* 392 (6674):394-397.
- Derryberry, D., and D. M. Tucker. 1992. "Neural mechanisms of emotion." *Journal of Consulting and Clinical Psychology* 60 (3):329-338. doi: 10.1037/0022-006x.60.3.329.
- Dichiara, G., and A. Imperato. 1988. "Drugs abused by humans preferentially increase synaptic dopamine concentrations in the mesolimbic system of freely moving rats." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85 (14):5274-5278.
- Dimijian, G. G. 2005. "Evolution of sexuality: biology and behavior." *Proc (Bayl Univ Med Cent)* 18 (3):244-58.
- Donaldson, Z. R., and L. J. Young. 2009. "Oxytocin, vasopressin, and the neurogenetics of sociality (vol 322, pg 900, 2008)." *Science* 323 (5920):1429-1429.
- Driscoll, C. A., S. G. Lindell, M. L. Schwandt, S. J. Suomi, J. D. Higley, M. Heilig, and C. S. Barr. 2017. "OPRM1 genotype interacts with serotonin system dysfunction to predict alcohol-heightened aggression in primates." *Addiction Biology* 22 (6):1655-1664. doi: 10.1111/adb.12428.
- Duerr, J. S., D. L. Frisby, J. Gaskin, A. Duke, K. Asermely, D. Huddleston, L. E. Eiden, and J. B. Rand. 1999. "The cat-1 gene of *Caenorhabditis elegans* encodes a vesicular monoamine

- transporter required for specific monoamine-dependent behaviors." *Journal of Neuroscience* 19 (1):72-84.
- Dunlop, B. W., and C. B. Nemeroff. 2007. "The role of dopamine in the pathophysiology of depression." *Archives of General Psychiatry* 64 (3):327-337. doi: 10.1001/archpsyc.64.3.327.
- Ellsworth, P. C. and K.R. Scherer. 2003. "Appraisal processes in emotion." In R. J. Davidson, K. R. Scherer, & H. Goldsmith (Eds.), *Handbook of the Affective Sciences* (pp. 572- 595). New York: Oxford University Press.
- Frijda, N. H., P. Kuipers, and E. Terschure. 1989. "Relations among emotion, appraisal, and emotional action readiness." *Journal of Personality and Social Psychology* 57 (2):212-228. doi: 10.1037//0022-3514.57.2.212.
- Fujino, Y., T. Nagahama, T. Oumi, K. Ukena, F. Morishita, Y. Furukawa, O. Matsushima, M. Ando, H. Takahama, H. Satake, H. Minakata, and K. Nomoto. 1999. "Possible functions of oxytocin/vasopressin-superfamily peptides in annelids with special reference to reproduction and osmoregulation." *Journal of Experimental Zoology* 284 (4):401-406. doi: 10.1002/(sici)1097-010x(19990901)284:4<401::aid-jez6>3.0.co;2-u.
- Fossat, P., Bacqué-Cazenave, J., Delbecque, J. and Cattaert, D. 2015. "Measuring Anxiety-like Behavior in Crayfish by Using a Sub Aquatic Dark-light Plus Maze." *Bio-protocol* 5(3): e1396. DOI: 10.21769/BioProtoc.1396.
- Fossat, Pascal, Julien Bacque-Cazenave, Philippe De Deurwaerdere, Jean-Paul Delbecque, and Daniel Cattaert. 2014. "Comparative behavior Anxiety-like behavior in crayfish is controlled by serotonin." *Science* 344 (6189):1293-1297. doi: 10.1126/science.1248811.
- Gibson, W. T., C. R. Gonzalez, C. Fernandez, L. Ramasamy, T. Tabachnik, R. R. Du, P. D. Felsen, M. R. Maire, P. Perona, and D. J. Anderson. 2015. "Behavioral Responses to a Repetitive Visual Threat Stimulus Express a Persistent State of Defensive Arousal in *Drosophila*." *Current Biology* 25 (11):1401-1415. doi: 10.1016/j.cub.2015.03.058.
- Gregg, T. R., and A. Siegel. 2001. "Brain structures and neurotransmitters regulating aggression in cats: Implications for human aggression." *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry* 25 (1):91-140. doi: 10.1016/s0278-5846(00)00150-0.
- Harding, E. J., E. S. Paul, and M. Mendl. 2004. "Animal behavior - Cognitive bias and affective state." *Nature* 427 (6972):312-312. doi: 10.1038/427312a.
- Hidalgo, S., D. Molina-Mateo, P. Escobedo, R. V. Zarate, E. Fritz, A. Fierro, E. G. Perez, P. Iturriaga-Vasquez, M. Reyes-Parada, R. Varas, N. Fuenzalida-Urbe, and J. M. Campusano. 2017. "Characterization of a Novel *Drosophila* SERT Mutant: Insights on the Contribution of the Serotonin Neural System to Behaviors." *Acs Chemical Neuroscience* 8 (10):2168-2179. doi: 10.1021/acschemneuro.7b00089.

- Horvath, Kelsey, Dario Angeletti, Giuseppe Nascetti, and Claudio Carere. 2013. "Invertebrate welfare: an overlooked issue." *Annali Dell Istituto Superiore Di Sanita* 49 (1):9-17. doi: 10.4415/ann_13_01_04.
- Huber, R., J. B. Panksepp, T. Nathaniel, A. Alcaro, and J. Panksepp. 2011. "Drug-sensitive reward in crayfish: An invertebrate model system for the study of SEEKING, reward, addiction, and withdrawal." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35 (9):1847-1853. doi: 10.1016/j.neubiorev.2010.12.008.
- Huber, R., K. Smith, A. Delago, K. Isaksson, and E. A. Kravitz. 1997. "Serotonin and aggressive motivation in crustaceans: Altering the decision to retreat." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94 (11):5939-5942. doi: 10.1073/pnas.94.11.5939.
- Huetteroth, W., E. Perisse, S. W. Lin, M. Klappenbach, C. Burke, and S. Waddell. 2015. "Sweet Taste and Nutrient Value Subdivide Rewarding Dopaminergic Neurons in Drosophila." *Current Biology* 25 (6):751-758. doi: 10.1016/j.cub.2015.01.036.
- Iliadi, K. G., N. Iliadi, and G. L. Boulianne. 2017. "Drosophila mutants lacking octopamine exhibit impairment in aversive olfactory associative learning." *Eur J Neurosci* 46 (5):2080-2087. doi: 10.1111/ejn.13654.
- Johnson, P. M., and P. J. Kenny. 2010. "Dopamine D2 receptors in addiction-like reward dysfunction and compulsive eating in obese rats." *Nature Neuroscience* 13 (5):635-641. doi: 10.1038/nn.2519.
- Kellert, S. R. 1993. "Values and perceptions of invertebrates." *Conservation Biology* 7 (4):845-855. doi: 10.1046/j.1523-1739.1993.740845.x.
- Keltner, D., and P. Ekman. 2000. "Facial expression of emotion." In M. Lewis & J. M. Haviland-Jones (Eds.), *The handbook of emotions* (pp. 236-249). New York : Guilford Press.
- Kosfeld, M., M. Heinrichs, P. J. Zak, U. Fischbacher, and E. Fehr. 2005. "Oxytocin increases trust in humans." *Nature* 435 (7042):673-676. doi: 10.1038/nature03701.
- Kostowski, W., B. Tarchalskakrynska, and L. Markowska. 1975. "Aggressive-behavior and brain-serotonin and catecholamines in ants (*formica-rufa*)." *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 3 (4):717-719. doi: 10.1016/0091-3057(75)90200-2.
- Kron, Assaf, Maryna Pilkiw, Jasmin Banaei, Ariel Goldstein, and Adam Keith Anderson. 2015. "Are Valence and Arousal Separable in Emotional Experience?" *Emotion* 15 (1):35-44. doi: 10.1037/a0038474.
- Kullyev, A., C. M. Dempsey, S. Miller, C. J. Kuan, V. M. Hapiak, R. W. Komuniecki, C. T. Griffin, and J. Y. Sze. 2010. "A Genetic Survey of Fluoxetine Action on Synaptic

- Transmission in *Caenorhabditis elegans*." *Genetics* 186 (3):929-U261. doi: 10.1534/genetics.110.118877.
- Laruelle, M., A. Abi-Dargham, R. Gil, L. Kegeles, and R. Innis. 1999. "Increased dopamine transmission in schizophrenia: relationship to illness phases." *Biol Psychiatry* 46 (1):56-72.
- Lebow, M. A., and A. Chen. 2016. "Overshadowed by the amygdala: the bed nucleus of the stria terminalis emerges as key to psychiatric disorders." *Molecular Psychiatry* 21 (4):450-463. doi: 10.1038/mp.2016.1.
- Ledoux, J. E. 1995. "Emotion - clues from the brain." *Annual Review of Psychology* 46:209-235. doi: 10.1146/annurev.ps.46.020195.001233.
- LeDoux, J. 2012. "Rethinking the Emotional Brain (vol 73, pg 653, 2012)." *Neuron* 73 (5):1052-1052. doi: 10.1016/j.neuron.2012.02.018.
- Lerner, J. S., and D. Keltner. 2000. "Beyond valence: Toward a model of emotion-specific influences on judgement and choice." *Cognition & Emotion* 14 (4):473-493. doi: 10.1080/026999300402763.
- Levenson, J., E. Weeber, J. C. Selcher, L. S. Kategaya, J. D. Sweatt, and A. Eskin. 2002. "Long-term potentiation and contextual fear conditioning increase neuronal glutamate uptake." *Nature Neuroscience* 5 (2):155-161. doi: 10.1038/nn791.
- Marshall, J. F., J. S. Richardson, and P. Teitelbaum. 1974. "Nigrostriatal bundle damage and the lateral hypothalamic syndrome." *J Comp Physiol Psychol* 87 (5):808-30.
- Mathews, A., and C. Macleod. 1994. "Cognitive approaches to emotion and emotional disorders." *Annual Review of Psychology* 45:25-50. doi: 10.1146/annurev.psych.45.1.25.
- Mendl, M., E. S. Paul, and L. Chittka. 2011. "Animal Behaviour: Emotion in Invertebrates?" *Current Biology* 21 (12):R463-R465. doi: 10.1016/j.cub.2011.05.028.
- Miczek, Klaus A., Rosa M. M. de Almeida, Edward A. Kravitz, Emilie F. Rissman, Sietse F. de Boer, and Adrian Raine. 2007. "Neurobiology of escalated aggression and violence." *Journal of Neuroscience* 27 (44):11803-11806. doi: 10.1523/jneurosci.3500-07.2007.
- Mustard, J. A., K. T. Beggs, and A. R. Mercer. 2005. "Molecular biology of the invertebrate dopamine receptors." *Arch Insect Biochem Physiol* 59 (3):103-17. doi: 10.1002/arch.20065.
- Normansell, L., and J. Panksepp. 2011. "Glutamatergic modulation of separation distress: Profound emotional effects of excitatory amino acids in chicks." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35 (9):1890-1901. doi: 10.1016/j.neubiorev.2011.06.004.

- Oatley, Keith, and P. N. Johnson-Laird. 2014. "Cognitive approaches to emotions." *Trends in Cognitive Sciences* 18 (3):134-140. doi: 10.1016/j.tics.2013.12.004.
- Panksepp, J.B. 1998. *Affective neuroscience: the foundations of human and animal emotions*. New York: Oxford University Press.
- Panksepp, J.B. 2011. "Cross-Species Affective Neuroscience Decoding of the Primal Affective Experiences of Humans and Related Animals." *Plos One* 6 (9). doi: 10.1371/journal.pone.0021236.
- Panksepp, J. B., and R. Huber. 2004. "Ethological analyses of crayfish behavior: a new invertebrate system for measuring the rewarding properties of psychostimulants." *Behavioural Brain Research* 153 (1):171-180. doi: 10.1016/j.bbr.2003.11.014.
- Pellis, S. M., and V. C. Pellis. 1998. "Play fighting of rats in comparative perspective: a schema for neurobehavioral analyses." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23 (1):87-101. doi: 10.1016/s0149-7634(97)00071-7.
- Perry, C. J., L. Baciadonna, and L. Chittka. 2016. "Unexpected rewards induce dopamine-dependent positive emotion-like state changes in bumblebees." *Science* 353 (6307):1529-1531. doi: 10.1126/science.aaf4454.
- Pflugger, H. J., and P. A. Stevenson. 2005. "Evolutionary aspects of octopaminergic systems with emphasis on arthropods." *Arthropod Structure & Development* 34 (3):379-396. doi: 10.1016/j.asd.2005.04.004.
- Poole, T. B., and J. Fish. 1975. "Investigation of playful behavior in *rattus-norvegicus* and *mus-musculus* (mammalia)." *Journal of Zoology* 175 (JAN):61-71.
- Plutchik, R. 1980. *Emotion: A Psycho-evolutionary synthesis*. New York: Harper and Row.
- Plutchik, R., and H. Kellerman, 1981. "Theories of emotion." *Psychological Medicine* 11 (1):207-207.
- Pruitt, J. N., G. M. Burghardt, and S. E. Riechert. 2012. "Non-Conceptive Sexual Behavior in Spiders: A Form of Play Associated with Body Condition, Personality Type, and Male Intrasexual Selection." *Ethology* 118 (1):33-40. doi: 10.1111/j.1439-0310.2011.01980.x.
- Ramaswamy, K., and R. B. Cocroft. 2009. "Collective signals in treehopper broods provide predator localization cues to the defending mother." *Animal Behaviour* 78 (3):697-704. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.06.017.

- Ranganathan, R., E. R. Sawin, C. Trent, and H. R. Horvitz. 2001. "Mutations in the *Caenorhabditis elegans* serotonin reuptake transporter MOD-5 reveal serotonin-dependent and -independent activities of fluoxetine." *Journal of Neuroscience* 21 (16):5871-5884.
- Reuter, J., T. Raedler, M. Rose, I. Hand, J. Gläscher, and C. Büchel. 2005. "Pathological gambling is linked to reduced activation of the mesolimbic reward system." *Nat Neurosci* 8 (2):147-8. doi: 10.1038/nn1378.
- Riters, L. V. 2011. "Pleasure seeking and birdsong." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35 (9):1837-1845. doi: 10.1016/j.neubiorev.2010.12.017.
- Russell, J. A. 2003. "Core affect and the psychological construction of emotion." *Psychological Review* 110 (1):145-172. doi: 10.1037/0033-295x.110.1.145.
- Salzet, M., and G. B. Stefano. 2002. "The endocannabinoid system in invertebrates." *Prostaglandins Leukotrienes and Essential Fatty Acids* 66 (2-3):353-361. doi: 10.1054/plf.2001.0347.
- Sanchez, C., K. E. Asin, and F. Artigas. 2015. "Vortioxetine, a novel antidepressant with multimodal activity: Review of preclinical and clinical data." *Pharmacology & Therapeutics* 145:43-57. doi: 10.1016/j.pharmthera.2014.07.001.
- Santarelli, L., G. Gobbi, P. C. Debs, E. L. Sibille, P. Blier, R. Hen, and M. J. S. Heath. 2001. "Genetic and pharmacological disruption of neurokinin 1 receptor function decreases anxiety-related behaviors and increases serotonergic function." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98 (4):1912-1917. doi: 10.1073/pnas.041596398.
- Sawin, E. R., R. Ranganathan, and H. R. Horvitz. 2000. "C-elegans locomotory rate is modulated by the environment through a dopaminergic pathway and by experience through a serotonergic pathway." *Neuron* 26 (3):619-631. doi: 10.1016/s0896-6273(00)81199-x.
- Schachter, S. 1964. "The interaction of cognitive and physiological determinants of emotional state." *Advances in Experimental Social Psychology* 1 (1):49-80. doi: 10.1016/s0065-2601(08)60048-9.
- Schultz, W. 2007. "Multiple dopamine functions at different time courses." *Annual Review of Neuroscience* 30:259-288. doi: 10.1146/annurev.neuro.28.061604.135722.
- Sherwin, C. M. 2001. "Can invertebrates suffer? Or, how robust is argument-by-analogy?" *Animal Welfare* 10:S103-S118.
- Tallamy, D. W., and T. K. Wood. 1986. "Convergence patterns in subsocial insects." *Annual Review of Entomology* 31:369-390. doi: 10.1146/annurev.en.31.010186.002101.

- Tierney, A. J., and L. A. Mangiamele. 2001. "Effects of serotonin and serotonin analogs on posture and agonistic behavior in crayfish." *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 187 (10):757-767.
- Tinbergen, N. 1951. *The Study of Instinct*. Oxford: Oxford University Press.
- Tomkins, S. S. 1980. "Affect as amplification: some modifications in theory." In R. Plutchik & H. Kellerman (Eds.), *Emotion, theory, research and experience: Theory of emotions* (pp. 141-165). New York: Academic Press.
- Trumbo ST. 1996. "Parental care in invertebrates." *Advances in the Study of Behavior*. 25:3–51.
- Tsvetkov, E., R. M. Shin, and V. Y. Bolshakov. 2004. "Glutamate uptake determines pathway specificity of long-term potentiation in the neural circuitry of fear conditioning." *Neuron* 41 (1):139-151. doi: 10.1016/s0896-6273(03)00800-6.
- Ueda, A., and Y. Kidokoro. 2002. "Aggressive behaviours of female *Drosophila melanogaster* are influenced by their social experience and food resources." *Physiological Entomology* 27 (1):21-28. doi: 10.1046/j.1365-3032.2002.00262.x.
- Walker, D. L., and M. Davis. 2002. "The role of amygdala glutamate receptors in fear learning, fear-potentiated startle, and extinction." *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 71 (3):379-392. doi: 10.1016/s0091-3057(01)00698-0.
- Walters, E. T., T. J. Carew, and E. R. Kandel. 1981. "Associative learning in aplysia - evidence for conditioned fear in an invertebrate." *Science* 211 (4481):504-506. doi: 10.1126/science.7192881.
- Winkielman, P., P.M. Niedenthal, and L. Oberman. 2008. "The embodied emotional mind." In G. R. Semin & E. R. Smith (Eds.), *Embodied grounding: Social, cognitive, affective, and neuroscientific approaches* (pp. 263-288).
- Winslow, J. T., and T. R. Insel. 2002. "The social deficits of the oxytocin knockout mouse." *Neuropeptides* 36 (2-3):221-229. doi: 10.1054/npep.2002.0909.
- You, Z. B., Y. Q. Chen, and R. A. Wise. 2001. "Dopamine and glutamate release in the nucleus accumbens and ventral tegmental area of rat following lateral hypothalamic self-stimulation." *Neuroscience* 107 (4):629-639. doi: 10.1016/s0306-4522(01)00379-7.
- Yurkovic, A., O. Wang, A. C. Basu, and E. A. Kravitz. 2006. "Learning and memory associated with aggression in *Drosophila melanogaster*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (46):17519-17524. doi: 10.1073/pnas.0608211103.
- Zammatteo, N. 2014. *L'impact des émotions sur l'ADN*. France : Éditions Quintessence.

Zeki, S. "The neurobiology of love." 2007. *Febs Letters* 581 (14):2575-2579. doi: 10.1016/j.febslet.2007.03.094.

Zylinski, S. "Fun and play in invertebrates." 2015. *Current Biology* 25 (1):R10-R12.

Chapitre 3 : Conclusion générale

À travers les pages qui ont composé ce mémoire, nous avons vu que les chercheurs sont très réfractaires à toute proposition qui appuie l'existence d'une capacité émotionnelle au sein d'espèces autres que l'humain. Malgré le fait que plusieurs expériences aient démontré la présence indéniable d'états émotionnels chez les vertébrés et invertébrés, aussi primitifs qu'ils soient, les conclusions qu'ils apportent à leurs travaux font encore preuve d'une prudence extrême. Toutefois, ces résultats ne peuvent être négligés ou assimilés à de simples comportements automatiques et stéréotypés à l'instar d'un robot (Menzel & Giurfa, 2001 ; Menzel, 2012 ; Adamo, 2016).

Comme nous l'avons mentionné au début, le naturaliste Charles Darwin fut un des tous premiers penseurs à remarquer que les comportements des insectes n'étaient en fait que les réverbérations expressives des émotions humaines. Or, ce faisant, il n'a fourni aucun critère opérationnel pour identifier les instances d'expression émotionnelle dans de telles espèces éloignées, autre que sa propre intuition. Par ailleurs, l'impossibilité à parvenir à une définition univoque de l'émotion n'a guère contribué à améliorer l'état des choses. Dans la partie centrale du mémoire, nous avons vu que les théories évolutionnistes, neurobiologiques, cognitives et constructives et leurs dichotomies au sujet des origines de l'émotion et de son fonctionnement peuvent justement être réconciliées en abordant le concept d'émotion sous un autre œil. En effet, en offrant un nouveau cadre conceptuel à l'étude de l'émotion, en le remplaçant essentiellement par l'analyse de l'état émotionnel primitif, dépourvu de la composante subjective que les chercheurs ont longtemps rattaché au processus émotionnel, nous nous émancipons d'un

domaine désireux de calquer tout l'éventail d'expression des émotions humaines aux autres animaux. Plusieurs tâches comportementales impliquant l'attention, la perception, la mémoire, les attentes et la prise de décision, reconnues comme des régulateurs des états émotionnels chez l'humain, ont été suggérées en tant qu'outils fiables pour étudier les émotions à travers un plus grand nombre d'espèces animales (Mathews & MacLeod, 1994 ; Lerner & Keltner, 2000). D'autre part, les quelques études génétiques relatées soulignent l'innéité des émotions dans l'ensemble du monde animal. En conséquence, en combinant une étude des comportements émotionnels par les études mentionnées plus haut à une approche neurobiologique visant la découverte et la compréhension des mécanismes neuronaux sous-jacents, nous sommes invités à réfléchir sur les différents scénarios évolutifs possibles qui ont fait naître les émotions chez les animaux non-humains.

Au tout début de notre réflexion, nous avons apporté une brève définition aux concepts d'émotion, d'affect et de sentiment. Nous avons souligné que la notion d'émotion est intimement liée à celle de mouvement, toutes deux possédant une racine latine similaire. Au-delà de ce qui les unit du point de vue étymologique, ces deux concepts nous offrent un aperçu de leur possible relation dans l'histoire évolutive de la capacité émotionnelle des animaux. En effet, un environnement d'une complexité croissante aurait fait appel au déplacement accru de l'organisme pour s'y familiariser et donc, les organismes unicellulaires auraient évolué de manière à répondre à la pression et aux exigences de cet environnement changeant. Dans cette veine, le système nerveux de l'animal est essentiellement le reflet du monde extérieur qui l'entoure, qui le guide vers ce qui lui est bénéfique et l'éloigne de ce qui lui néfaste. Dès lors, nous pouvons comprendre les états émotionnels primaires comme des panneaux routiers, dictant à l'animal les façons appropriées de se comporter pour garantir sa survie et sa reproduction. Les

vertébrés, ensembles avec les invertébrés, transigent avec des environnements composites, qui sont certes différents à bien des niveaux. Toutefois, il faut se poser la question suivante : Pour quelles raisons la minorité, représentée par les humains, aurait bénéficié d'éléments à travers l'évolution (dans ce cas, les émotions) que la majorité n'aurait pas eu ?

Quant aux chercheurs qui relient la taille du cerveau aux degrés de complexités comportementale et cognitive, leurs travaux ont été réfutés au profit de ceux démontrant que de vastes répertoires moteurs et cognitifs sont possibles avec des cerveaux plus petits (Chittka & Niven, 2004 ; Broom & Zanella, 2004). Les systèmes nerveux de certains invertébrés possèdent une complexité surprenante, et seraient donc suffisantes pour générer des comportements et des émotions très diverses (Broom, 2007). Nous avons noté également que beaucoup d'espèces d'insectes, de crustacés, de poissons, d'oiseaux et de reptiles possèdent les homologues de neurotransmetteurs qui se retrouvent chez l'humain, et génèrent des comportements qui sont, de toute évidence, les esquisses des nôtres.

Comme plusieurs avant nous, nous sommes d'avis que l'apprentissage joue un rôle majeur dans les façons au travers desquelles l'organisme négocie avec l'environnement, en nous indiquant les comportements qui sont les mieux adaptés dans les différentes situations. Toutefois, l'émergence des émotions en temps normal fait en sorte que les meilleures options, les meilleures opportunités, sont choisies par l'animal. En conséquence, l'émotion accorde à l'apprentissage une versatilité sans pareil. Elle est là pour affiner le comportement selon ce qui est le plus approprié, ou le plus important, dans des circonstances données. L'évolution a conçu et a ancré dans l'ensemble du règne animal, de nombreuses façons d'activer les circuits de récompense et de punition, dont les émotions. Très probablement, il y a une tendance prédéfinie à donner la priorité à certains types d'objectifs. Ainsi, une capacité à apprendre, en conjonction

avec les émotions, offrent pour ces animaux une stratégie plus avancée pour assurer un comportement flexible et adaptatif.

Au final, nous aimerions insister de nouveau sur le fait que le PAG est impliqué dans chaque circuit émotionnel décrit par Panksepp. Étant donné que cette région du cerveau mammalien est en partie responsable de la régulation des processus nociceptifs, nous pouvons concevoir les émotions comme des mécanismes d'évitement de la douleur, mis en place par l'évolution pour protéger l'organisme de toute condition qui pourrait affecter sa survie. Nous arrivons à la même conclusion pour les invertébrés, chez qui toute la gamme de comportements exprimée en réponse aux différentes caractéristiques environnementales fait en sorte que l'organisme n'est jamais soumis aux proies du déplaisir (Adamo, 2016).

Somme toute, l'émotion est non seulement centrale dans les agissements de tous les êtres, mais elle anime toutes les composantes du corps, de la cellule jusqu'au système. Elle est à la base de la nature humaine, mais elle fait également le propre de la nature de tous les autres animaux. En effet, elle s'exprime dans tous les recoins du corps et contrôle tous les processus. Il s'agit d'un a priori, qui se situe avant tout, et crée tout.

Bibliographie

- Adamo, S. A. 2016. "Do insects feel pain? A question at the intersection of animal behaviour, philosophy and robotics." *Animal Behaviour* 118:75-79. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.05.005.
- Adolphs, R. 2003. "Cognitive neuroscience of human social behaviour." *Nature Reviews Neuroscience* 4 (3):165-178. doi: 10.1038/nrn1056.
- Anderson, D. J., and R. Adolphs. 2014. "A Framework for Studying Emotions across Species." *Cell* 157 (1):187-200. doi: 10.1016/j.cell.2014.03.003.
- Andreatic, R., B. van Swinderen, and R. J. Greenspan. 2005. "Dopaminergic modulation of arousal in *Drosophila*." *Current Biology* 15 (13):1165-1175. doi: 10.1016/j.cub.2005.05.025.
- Apicella, P., T. Ljungberg, E. Scarnati, and W. Schultz. 1991. "Responses to reward in monkey dorsal and ventral striatum." *Exp Brain Res* 85 (3):491-500.
- Armon-Jones, C. 1986. "The Thesis of Constructionism. In *The Social Construction of Emotions*" Oxford : Basil Blackwell.
- Arnold, Magda B. 1960. *Emotion and personality*: New York, NY, US: Columbia University Press.
- Averill, J.R. "Chapter 12 - A constructivist view of emotion", In *Theories of Emotion*, edited by Robert Plutchik and Henry Kellerman, Academic Press, 1980, Pages 305-339, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-558701-3.50018-1>.
- Bailey, C. S., S. Hsiao, and J. E. King. 1986. "Hedonic reactivity to sucrose in rats - modification by pimozide." *Physiology & Behavior* 38 (4):447-452. doi: 10.1016/0031-9384(86)90409-9.
- Baracchi, D., M. Lihoreau, and M. Giurfa. 2017. "Do Insects Have Emotions? Some Insights from Bumble Bees." *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 11:4. doi: 10.3389/fnbeh.2017.00157.
- Barreto, F. S., and J. C. Avise. 2008. "Polygynandry and sexual size dimorphism in the sea spider *Ammothea hilgendorfi* (Pycnogonida : Ammotheidae), a marine arthropod with brood-carrying males." *Molecular Ecology* 17 (18):4164-4175. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03895.x.
- Barrett, Lisa Feldman. 2006. "Are Emotions Natural Kinds?" *Perspectives on Psychological Science* 1 (1):28-58. doi: 10.1111/j.1745-6916.2006.00003.x.

- Barron, A. B., E. Sovik, and J. L. Cornish. 2010. "The roles of dopamine and related compounds in reward-seeking behavior across animal phyla." *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 4. doi: 10.3389/fnbeh.2010.00163.
- Bateson, G. 1972. "*Steps to an ecology of mind; collected essays in anthropology, psychiatry, evolution, and epistemology*". San Francisco: Chandler Pub. Co.
- Bateson, M., S. Desire, S. E. Gartside, and G. A. Wright. 2011. "Agitated Honeybees Exhibit Pessimistic Cognitive Biases." *Current Biology* 21 (12):1070-1073. doi: 10.1016/j.cub.2011.05.017.
- Beets, I., T. Janssen, E. Meelkop, L. Temmerman, N. Suetens, S. Rademakers, G. Jansen, and L. Schoofs. 2012. "Vasopressin/Oxytocin-Related Signaling Regulates Gustatory Associative Learning in *C. elegans*." *Science* 338 (6106):543-545. doi: 10.1126/science.1226860.
- Behbehani, M. M. 1995. "Functional-characteristics of the midbrain periaqueductal gray." *Progress in Neurobiology* 46 (6):575-605. doi: 10.1016/0301-0082(95)00009-k.
- Bekoff, M. 2001. "The evolution of animal play, emotions, and social morality: On science, theology, spirituality, personhood, and love." *Zygon* 36 (4):615-655. doi: 10.1111/0591-2385.00388.
- Bergh, C., T. Eklund, P. Sodersten, and C. Nordin. 1997. "Altered dopamine function in pathological gambling." *Psychological Medicine* 27 (2):473-475. doi: 10.1017/s0033291796003789.
- Berridge, K. C., and P. Winkielman. 2003. "What is an unconscious emotion? (The case for unconscious "liking")." *Cognition & Emotion* 17 (2):181-211. doi: 10.1080/02699930244000273.
- Bethell, E. J., A. Holmes, A. MacLarnon, and S. Semple. 2012. "Cognitive bias in a non-human primate: husbandry procedures influence cognitive indicators of psychological well-being in captive rhesus macaques." *Animal Welfare* 21 (2):185-195. doi: 10.7120/09627286.21.2.185.
- Black, J. 2002. "Darwin in the world of emotions." *Journal of the Royal Society of Medicine* 95 (6):311-313. doi: 10.1258/jrsm.95.6.311.
- Blanchard, C., A.L. Hynd, K.A. Minke, T. Minemoto and R.J. Blanchard. 2001. "Human defensive behaviors to threat scenarios show parallels to fear- and anxiety-related defense patterns of non-human mammals." In *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, Volume 25, Issues 7-8, Pages 761-770, ISSN 0149-7634, [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(01\)00056-2](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(01)00056-2).

- Blenau, W., and M. Thamm. 2011. "Distribution of serotonin (5-HT) and its receptors in the insect brain with focus on the mushroom bodies. Lessons from *Drosophila melanogaster* and *Apis mellifera*." *Arthropod Structure & Development* 40 (5):381-394. doi: 10.1016/j.asd.2011.01.004.
- Breiter, H. C., R. L. Gollub, R. M. Weisskoff, D. N. Kennedy, N. Makris, J. D. Berke, J. M. Goodman, H. L. Kantor, D. R. Gastfriend, J. P. Riorden, R. T. Mathew, B. R. Rosen, and S. E. Hyman. 1997. "Acute effects of cocaine on human brain activity and emotion." *Neuron* 19 (3):591-611.
- Broom, D. M. 2007. "Cognitive ability and sentience: Which aquatic animals should be protected?" *Diseases of Aquatic Organisms* 75 (2):99-108. doi: 10.3354/dao075099.
- Broom, D. M., and A. J. Zanella. 2004. "Brain measures which tell us about animal welfare." *Animal Welfare* 13:S41-S45.
- Brydges, Nichola M., Matthew Leach, Katie Nicol, Rebecca Wright, and Melissa Bateson. 2011. "Environmental enrichment induces optimistic cognitive bias in rats." *Animal Behaviour* 81 (1):169-175. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.09.030.
- Bubak, A. N., J. L. Grace, M. J. Watt, K. J. Renner, and J. G. Swallow. 2014. "Neurochemistry as a bridge between morphology and behavior: Perspectives on aggression in insects." *Current Zoology* 60 (6):778-790.
- Burgdorf, J., and J. Panksepp. 2001. "Tickling induces reward in adolescent rats." *Physiology & Behavior* 72 (1-2):167-173. doi: 10.1016/s0031-9384(00)00411-x.
- Burghardt, G. M. 2005. "The genesis of animal play (vol 434, pg 273, 2005)." *Nature* 434 (7033):565-565. doi: 10.1038/434565b.
- Burghardt, G. M. 2014. "A Brief Glimpse at the Long Evolutionary History of Play." *Animal Behavior and Cognition*, 1(2), 90-98. doi: 10.12966/abc.05.01.2014
- Burkett, J. P., and L. J. Young. 2012. "The behavioral, anatomical and pharmacological parallels between social attachment, love and addiction." *Psychopharmacology* 224 (1):1-26. doi: 10.1007/s00213-012-2794-x.
- Calder, A. J., A. D. Lawrence, and A. W. Young. 2001. "Neuropsychology of fear and loathing." *Nature Reviews Neuroscience* 2 (5):352-363. doi: 10.1038/35072584.
- Canli, T., Z. Zhao, J. E. Desmond, E. J. Kang, J. Gross, and J. D. E. Gabrieli. 2001. "An fMRI study of personality influences on brain reactivity to emotional stimuli." *Behavioral Neuroscience* 115 (1):33-42. doi: 10.1037//0735-7044.115.1.33.
- Cerqueira, M., S. Millot, M. F. Castanheira, A. S. Felix, T. Silva, G. A. Oliveira, C. C. Oliveira, C. I. M. Martins, and R. F. Oliveira. 2017. "Cognitive appraisal of environmental stimuli

- induces emotion-like states in fish." *Scientific Reports* 7:10. doi: 10.1038/s41598-017-13173-x.
- Charnay Y. and L. Léger. 2010. "Brain serotonergic circuitries." *Dialogues in Clinical Neuroscience*. 12(4):471-487.
- Cherek, D. R., J. L. Steinberg, and B. R. Manno. 1985. "Effects of alcohol on human aggressive-behavior." *Journal of Studies on Alcohol* 46 (4):321-328. doi: 10.15288/jsa.1985.46.321.
- Chiavegatto, S., I. M. H. Quadros, G. Ambar, and K. A. Miczek. 2010. "Individual vulnerability to escalated aggressive behavior by a low dose of alcohol: decreased serotonin receptor mRNA in the prefrontal cortex of male mice." *Genes Brain and Behavior* 9 (1):110-119. doi: 10.1111/j.1601-183X.2009.00544.x.
- Chiew, Kimberly S., and Todd S. Braver. 2011. "Positive affect versus reward: emotional and motivational influences on cognitive control." *Frontiers in Psychology* 2. doi: 10.3389/fpsyg.2011.00279.
- Chittka, L., A. G. Dyer, F. Bock, and A. Dornhaus. 2003. "Psychophysics - Bees trade off foraging speed for accuracy." *Nature* 424 (6947):388-388. doi: 10.1038/424388a.
- Chittka, L., and J. Niven. 2009. "Are Bigger Brains Better?" *Current Biology* 19 (21):R995-R1008. doi: 10.1016/j.cub.2009.08.023.
- Clucci, M. R., A. M. Ahrens, S. T. Ma, J. R. Kane, E. B. Windham, M. T. Woodlee, and T. Schallert. 2009. "Reduction of Dopamine Synaptic Activity: Degradation of 50-kHz Ultrasonic Vocalization in Rats." *Behavioral Neuroscience* 123 (2):328-336. doi: 10.1037/a0014593.
- Cooper, R. & Sawaf, A. (1996). "Executive EQ: Emotional intelligence in leadership and organizations." New York, NY: Berkley Publishing Group.
- Costa, P. T., and R. R. McCrae. 1980. "Influence of extraversion and neuroticism on subjective well-being - happy and unhappy people." *Journal of Personality and Social Psychology* 38 (4):668-678. doi: 10.1037/0022-3514.38.4.668.
- Curran, K. P., and S. H. Chalasani. 2012. "Serotonin circuits and anxiety: what can invertebrates teach us?" *Invertebrate Neuroscience* 12 (2):81-92. doi: 10.1007/s10158-012-0140-y.
- Dalgleish, T. 2004. "The emotional brain." *Nature Reviews Neuroscience* 5 (7):583-589. doi: 10.1038/nrn1432.
- Damasio, A.R. 1994. *Descartes' error: emotion, reason, and the human brain*. New York: Quill.

- Damasio, A. R., D. Tranel, and H. Damasio. 1990. "Individuals with sociopathic behavior caused by frontal damage fail to respond autonomically to social-stimuli." *Behavioural Brain Research* 41 (2):81-94. doi: 10.1016/0166-4328(90)90144-4.
- Dapporto, Leonardo, Stefano Turillazzi, and Elisabetta Palagi. 2006. "Dominance Interactions in Young Adult Paper Wasp (*Polistes dominulus*) Foundresses: A Playlike Behavior?" *Journal of Comparative Psychology* 120 (4):394-400. doi: 10.1037/0735-7036.120.4.394.
- Davidson, R. J. 2001. "Central psychophysiology of emotion: Past, present, and future." *Psychophysiology* 38:S5-S5.
- Davidson, R. J. 2004. "What does the prefrontal cortex "do" in affect: perspectives on frontal EEG asymmetry research." *Biological Psychology* 67 (1-2):219-233. doi: 10.1016/j.biopsycho.2004.03.008.
- Davis, M., and K. M. Myers. 2002. "The role of glutamate and gamma-aminobutyric acid in fear extinction: Clinical implications for exposure therapy." *Biological Psychiatry* 52 (10):998-1007. doi: 10.1016/s0006-3223(02)01507-x.
- De Felipe, C., J. F. Herrero, J. A. O'Brien, J. A. Palmer, C. A. Doyle, A. J. H. Smith, J. M. A. Laird, C. Belmonte, F. Cervero, and S. P. Hunt. 1998. "Altered nociception, analgesia and aggression in mice lacking the receptor for substance P." *Nature* 392 (6674):394-397.
- Derryberry, D., and D. M. Tucker. 1992. "Neural mechanisms of emotion." *Journal of Consulting and Clinical Psychology* 60 (3):329-338. doi: 10.1037/0022-006x.60.3.329.
- Dichiara, G., and A. Imperato. 1988. "Drugs abused by humans preferentially increase synaptic dopamine concentrations in the mesolimbic system of freely moving rats." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85 (14):5274-5278.
- Dimijian, G. G. 2005. "Evolution of sexuality: biology and behavior." *Proc (Bayl Univ Med Cent)* 18 (3):244-58.
- D'Hondt, F., M. Lassonde, O. Collignon, A. S. Dubarry, M. Robert, S. Rigoulot, J. Honore, F. Lepore, and H. Sequeira. 2010. "Early brain-body impact of emotional arousal." *Frontiers in Human Neuroscience* 4. doi: 10.3389/fnhum.2010.00033.
- Donaldson, Z. R., and L. J. Young. 2009. "Oxytocin, vasopressin, and the neurogenetics of sociality (vol 322, pg 900, 2008)." *Science* 323 (5920):1429-1429.
- Driscoll, C. A., S. G. Lindell, M. L. Schwandt, S. J. Suomi, J. D. Higley, M. Heilig, and C. S. Barr. 2017. "OPRM1 genotype interacts with serotonin system dysfunction to predict alcohol-heightened aggression in primates." *Addiction Biology* 22 (6):1655-1664. doi: 10.1111/adb.12428.

- Duerr, J. S., D. L. Frisby, J. Gaskin, A. Duke, K. Asermely, D. Huddleston, L. E. Eiden, and J. B. Rand. 1999. "The cat-1 gene of *Caenorhabditis elegans* encodes a vesicular monoamine transporter required for specific monoamine-dependent behaviors." *Journal of Neuroscience* 19 (1):72-84.
- Dunlop, B. W., and C. B. Nemeroff. 2007. "The role of dopamine in the pathophysiology of depression." *Archives of General Psychiatry* 64 (3):327-337. doi: 10.1001/archpsyc.64.3.327.
- Ekman, P. 1992. "An argument for basic emotions." *Cognition & Emotion* 6 (3-4):169-200. doi: 10.1080/02699939208411068.
- Ekman, P., and R.J. Davidson. 1994. *The Nature of Emotion*. Oxford University Press.
- Ekman, P. 2009. "Darwin's contributions to our understanding of emotional expressions." *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364 (1535):3449-3451. doi: 10.1098/rstb.2009.0189.
- Ellsworth, P. C. and K.R. Scherer. 2003. "Appraisal processes in emotion." In R. J. Davidson, K. R. Scherer, & H. Goldsmith (Eds.), *Handbook of the Affective Sciences* (pp. 572- 595). New York: Oxford University Press.
- Elnicki, D. M. 2010. "Learning With Emotion: Which Emotions and Learning What?" *Academic Medicine* 85 (7):1111-1111. doi: 10.1097/ACM.0b013e3181e20205.
- Fehr, B., and J. A. Russell. 1984. "Concept of emotion viewed from a prototype perspective." *Journal of Experimental Psychology-General* 113 (3):464-486. doi: 10.1037/0096-3445.113.3.464.
- Fossat, P., Bacqué-Cazenave, J., Delbecque, J. and Cattaert, D. 2015. "Measuring Anxiety-like Behavior in Crayfish by Using a Sub Aquatic Dark-light Plus Maze." *Bio-protocol* 5(3): e1396. DOI: 10.21769/BioProtoc.1396.
- Fossat, Pascal, Julien Bacque-Cazenave, Philippe De Deurwaerdere, Jean-Paul Delbecque, and Daniel Cattaert. 2014. "Comparative behavior Anxiety-like behavior in crayfish is controlled by serotonin." *Science* 344 (6189):1293-1297. doi: 10.1126/science.1248811.
- Frijda, N. H., P. Kuipers, and E. Terschure. 1989. "Relations among emotion, appraisal, and emotional action readiness." *Journal of Personality and Social Psychology* 57 (2):212-228. doi: 10.1037//0022-3514.57.2.212.
- Fujino, Y., T. Nagahama, T. Oumi, K. Ukena, F. Morishita, Y. Furukawa, O. Matsushima, M. Ando, H. Takahama, H. Satake, H. Minakata, and K. Nomoto. 1999. "Possible functions of oxytocin/vasopressin-superfamily peptides in annelids with special reference to reproduction and osmoregulation." *Journal of Experimental Zoology* 284 (4):401-406. doi: 10.1002/(sici)1097-010x(19990901)284:4<401::aid-jez6>3.0.co;2-u.

- Gibson, W. T., C. R. Gonzalez, C. Fernandez, L. Ramasamy, T. Tabachnik, R. R. Du, P. D. Felsen, M. R. Maire, P. Perona, and D. J. Anderson. 2015. "Behavioral Responses to a Repetitive Visual Threat Stimulus Express a Persistent State of Defensive Arousal in *Drosophila*." *Current Biology* 25 (11):1401-1415. doi: 10.1016/j.cub.2015.03.058.
- Goldsmith, H. H. 1994. "Parsing the emotional domain from a developmental perspective." In P. Ekman & R. J. Davidson (Eds.), *The nature of emotions : Fundamental questions* (pp. 68-73). New York : Oxford University Press.
- Gregg, T. R., and A. Siegel. 2001. "Brain structures and neurotransmitters regulating aggression in cats: Implications for human aggression." *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry* 25 (1):91-140. doi: 10.1016/s0278-5846(00)00150-0.
- Harding, E. J., E. S. Paul, and M. Mendl. 2004. "Animal behavior - Cognitive bias and affective state." *Nature* 427 (6972):312-312. doi: 10.1038/427312a.
- Hess, U., and P. Thibault. 2009. "Darwin and Emotion Expression." *American Psychologist* 64 (2):120-128. doi: 10.1037/a0013386.
- Hidalgo, S., D. Molina-Mateo, P. Escobedo, R. V. Zarate, E. Fritz, A. Fierro, E. G. Perez, P. Iturriaga-Vasquez, M. Reyes-Parada, R. Varas, N. Fuenzalida-Urbe, and J. M. Campusano. 2017. "Characterization of a Novel *Drosophila* SERT Mutant: Insights on the Contribution of the Serotonin Neural System to Behaviors." *Acs Chemical Neuroscience* 8 (10):2168-2179. doi: 10.1021/acscemneuro.7b00089.
- Holland, N. D. 2016. "Nervous systems and scenarios for the invertebrate-to-vertebrate transition." *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 371 (1685). doi: 10.1098/rstb.2015.0047.
- Horvath, Kelsey, Dario Angeletti, Giuseppe Nascetti, and Claudio Carere. 2013. "Invertebrate welfare: an overlooked issue." *Annali Dell Istituto Superiore Di Sanita* 49 (1):9-17. doi: 10.4415/ann_13_01_04.
- Huber, R., J. B. Panksepp, T. Nathaniel, A. Alcaro, and J. Panksepp. 2011. "Drug-sensitive reward in crayfish: An invertebrate model system for the study of SEEKING, reward, addiction, and withdrawal." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35 (9):1847-1853. doi: 10.1016/j.neubiorev.2010.12.008.
- Huber, R., K. Smith, A. Delago, K. Isaksson, and E. A. Kravitz. 1997. "Serotonin and aggressive motivation in crustaceans: Altering the decision to retreat." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94 (11):5939-5942. doi: 10.1073/pnas.94.11.5939.

- Huetteroth, W., E. Perisse, S. W. Lin, M. Klappenbach, C. Burke, and S. Waddell. 2015. "Sweet Taste and Nutrient Value Subdivide Rewarding Dopaminergic Neurons in *Drosophila*." *Current Biology* 25 (6):751-758. doi: 10.1016/j.cub.2015.01.036.
- Huteau, M. 1985. *Les conceptions cognitives de la personnalité*. Paris: Presses Universitaires de France.
- Iliadi, K. G., N. Iliadi, and G. L. Boulianne. 2017. "Drosophila mutants lacking octopamine exhibit impairment in aversive olfactory associative learning." *Eur J Neurosci* 46 (5):2080-2087. doi: 10.1111/ejn.13654.
- Izard, C. E. 1990. "Facial expressions and the regulation of emotions." *Journal of Personality and Social Psychology* 58 (3):487-498. doi: 10.1037/0022-3514.58.3.487.
- Izard, C. E. 1992. "Basic emotions, relations among emotions, and emotion cognition relations." *Psychological Review* 99 (3):561-565. doi: 10.1037/0033-295x.99.3.561.
- Izard, C. E., D. Z. Libero, P. Putnam, and O. M. Haynes. 1993. "Stability of emotion experiences and their relations to traits of personality." *Journal of Personality and Social Psychology* 64 (5):847-860. doi: 10.1037/0022-3514.64.5.847.
- Johnson, P. M., and P. J. Kenny. 2010. "Dopamine D2 receptors in addiction-like reward dysfunction and compulsive eating in obese rats." *Nature Neuroscience* 13 (5):635-641. doi: 10.1038/nn.2519.
- Johnson-Laird, P. N., and K. Oatley. 1992. "Basic emotions, rationality, and folk theory." *Cognition & Emotion* 6 (3-4):201-223. doi: 10.1080/02699939208411069.
- Kellert, S. R. 1993. "Values and perceptions of invertebrates." *Conservation Biology* 7 (4):845-855. doi: 10.1046/j.1523-1739.1993.740845.x.
- Keltner, D., and B. N. Buswell. 1996. "Evidence for the distinctness of embarrassment, shame, and guilt: A study of recalled antecedents and facial expressions of emotion." *Cognition & Emotion* 10 (2):155-171. doi: 10.1080/026999396380312.
- Keltner, D., and P. Ekman. 2000. "Facial expression of emotion." In M. Lewis & J. M. Haviland-Jones (Eds.), *The handbook of emotions* (pp. 236-249). New York : Guilford Press.
- Kosfeld, M., M. Heinrichs, P. J. Zak, U. Fischbacher, and E. Fehr. 2005. "Oxytocin increases trust in humans." *Nature* 435 (7042):673-676. doi: 10.1038/nature03701.
- Kostowski, W., B. Tarchalskakrynska, and L. Markowska. 1975. "Aggressive-behavior and brain-serotonin and catecholamines in ants (*formica-rufa*)." *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 3 (4):717-719. doi: 10.1016/0091-3057(75)90200-2.

- Kron, Assaf, Maryna Pilkiw, Jasmin Banaei, Ariel Goldstein, and Adam Keith Anderson. 2015. "Are Valence and Arousal Separable in Emotional Experience?" *Emotion* 15 (1):35-44. doi: 10.1037/a0038474.
- Kullyev, A., C. M. Dempsey, S. Miller, C. J. Kuan, V. M. Hapiak, R. W. Komuniecki, C. T. Griffin, and J. Y. Sze. 2010. "A Genetic Survey of Fluoxetine Action on Synaptic Transmission in *Caenorhabditis elegans*." *Genetics* 186 (3):929-U261. doi: 10.1534/genetics.110.118877.
- Lang, P. J. 1994. "The varieties of emotional experience - a meditation on James-Lange theory." *Psychological Review* 101 (2):211-221. doi: 10.1037/0033-295x.101.2.211.
- Laruelle, M., A. Abi-Dargham, R. Gil, L. Kegeles, and R. Innis. 1999. "Increased dopamine transmission in schizophrenia: relationship to illness phases." *Biol Psychiatry* 46 (1):56-72.
- Leavitt, J. 1996. "Meaning and feeling in the anthropology of emotions." *American Ethnologist* 23 (3):514-539. doi: 10.1525/ae.1996.23.3.02a00040.
- Lebow, M. A., and A. Chen. 2016. "Overshadowed by the amygdala: the bed nucleus of the stria terminalis emerges as key to psychiatric disorders." *Molecular Psychiatry* 21 (4):450-463. doi: 10.1038/mp.2016.1.
- Ledoux, J. E. 1994. "Emotion, memory and the brain." *Scientific American* 270 (6):50-57. doi: 10.1038/scientificamerican0694-50.
- Ledoux, J. E. 1995. "Emotion - clues from the brain." *Annual Review of Psychology* 46:209-235. doi: 10.1146/annurev.ps.46.020195.001233.
- LeDoux, J. E. 2000. "Emotion circuits in the brain." *Annual Review of Neuroscience* 23:155-184. doi: 10.1146/annurev.neuro.23.1.155.
- LeDoux, J. 2012. "Rethinking the Emotional Brain (vol 73, pg 653, 2012)." *Neuron* 73 (5):1052-1052. doi: 10.1016/j.neuron.2012.02.018.
- Lerner, J. S., and D. Keltner. 2000. "Beyond valence: Toward a model of emotion-specific influences on judgement and choice." *Cognition & Emotion* 14 (4):473-493. doi: 10.1080/026999300402763.
- Levenson, J., E. Weeber, J. C. Selcher, L. S. Kategaya, J. D. Sweatt, and A. Eskin. 2002. "Long-term potentiation and contextual fear conditioning increase neuronal glutamate uptake." *Nature Neuroscience* 5 (2):155-161. doi: 10.1038/nn791.
- Levy, R. 1984. "The Emotions in Comparative Perspective." In K. S. Scherer & P. Ekman (Eds.), *Approaches to Emotion* (pp. 397-412). Hillsdale : Lawrence Erlbaum Associates.

- Mandler, G., C. K. Kuhlman, and D. W. Preven. 1962. "Effects of operant reinforcement on GSR." *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 5 (3):317-&. doi: 10.1901/jeab.1962.5-317.
- Marshall, J. F., J. S. Richardson, and P. Teitelbaum. 1974. "Nigrostriatal bundle damage and the lateral hypothalamic syndrome." *J Comp Physiol Psychol* 87 (5):808-30.
- Mathews, A., and C. Macleod. 1994. "Cognitive approaches to emotion and emotional disorders." *Annual Review of Psychology* 45:25-50. doi: 10.1146/annurev.psych.45.1.25.
- Maclean, P. D. 1949. "Psychosomatic disease and the visceral brain - recent developments bearing on the Papez theory of emotion." *Psychosomatic Medicine* 11 (6):338-353. doi: 10.1097/00006842-194911000-00003.
- MacLean, P. D. (1970). "The triune brain, emotion and scientific basis." In F.O. Schitt (Eds.), *The neurosciences: second study program* (pp. 336-349). New York: Rockefeller University Press.
- MacLean, P. D. (1993). "Cerebral evolution of emotion." In M. Lewis & J. M. Haviland (Eds.), *Handbook of emotions* (pp. 67-83). New-York: Guilford Press.
- Mendl, M., E. S. Paul, and L. Chittka. 2011. "Animal Behaviour: Emotion in Invertebrates?" *Current Biology* 21 (12):R463-R465. doi: 10.1016/j.cub.2011.05.028.
- Menzel, Randolph. 2012. "The honeybee as a model for understanding the basis of cognition." *Nature Reviews Neuroscience* 13 (11):758-768. doi: 10.1038/nrn3357.
- Menzel, R., and M. Giurfa. 2001. "Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee." *Trends in Cognitive Sciences* 5 (2):62-71. doi: 10.1016/s1364-6613(00)01601-6.
- Miczek, Klaus A., Rosa M. M. de Almeida, Edward A. Kravitz, Emilie F. Rissman, Sietse F. de Boer, and Adrian Raine. 2007. "Neurobiology of escalated aggression and violence." *Journal of Neuroscience* 27 (44):11803-11806. doi: 10.1523/jneurosci.3500-07.2007.
- Montag, Christian, and Jaak Panksepp. 2017. "Primary Emotional Systems and Personality: An Evolutionary Perspective." *Frontiers in Psychology* 8. doi: 10.3389/fpsyg.2017.00464.
- Mustard, J. A., K. T. Beggs, and A. R. Mercer. 2005. "Molecular biology of the invertebrate dopamine receptors." *Arch Insect Biochem Physiol* 59 (3):103-17. doi: 10.1002/arch.20065.

- Neumann, S. A., and S. R. Waldstein. 2001. "Similar patterns of cardiovascular response during emotional activation as a function of affective valence and arousal and gender." *Journal of Psychosomatic Research* 50 (5):245-253. doi: 10.1016/s0022-3999(01)00198-2.
- Normansell, L., and J. Panksepp. 2011. "Glutamatergic modulation of separation distress: Profound emotional effects of excitatory amino acids in chicks." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35 (9):1890-1901. doi: 10.1016/j.neubiorev.2011.06.004.
- Oatley, Keith, and P. N. Johnson-Laird. 2014. "Cognitive approaches to emotions." *Trends in Cognitive Sciences* 18 (3):134-140. doi: 10.1016/j.tics.2013.12.004.
- Ortony, A., and T. J. Turner. 1990. "What's basic about basic emotions." *Psychological Review* 97 (3):315-331. doi: 10.1037//0033-295x.97.3.315.
- Panksepp, Jaak. 1998. *Affective neuroscience: the foundations of human and animal emotions*. New York: Oxford University Press.
- Panksepp, Jaak. 2011. "Cross-Species Affective Neuroscience Decoding of the Primal Affective Experiences of Humans and Related Animals." *Plos One* 6 (9). doi: 10.1371/journal.pone.0021236.
- Panksepp, Jaak, and L. Biven. 2012. *The archaeology of mind: neuroevolutionary origins of human emotions*. New York: W.W Norton.
- Panksepp, J. B., and R. Huber. 2004. "Ethological analyses of crayfish behavior: a new invertebrate system for measuring the rewarding properties of psychostimulants." *Behavioural Brain Research* 153 (1):171-180. doi: 10.1016/j.bbr.2003.11.014.
- Papez, J. W. 1995. "A proposed mechanism of emotion (reprinted from archives of neurology and psychiatry, vol 38, pg 725, 1937)." *Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neurosciences* 7 (1):103-112.
- Patrick, C. J., M. M. Bradley, and P. J. Lang. 1993. "Emotion in the criminal psychopath - startle reflex modulation." *Journal of Abnormal Psychology* 102 (1):82-92. doi: 10.1037//0021-843x.102.1.82.
- Pellis, S. M., and V. C. Pellis. 1998. "Play fighting of rats in comparative perspective: a schema for neurobehavioral analyses." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23 (1):87-101. doi: 10.1016/s0149-7634(97)00071-7.
- Perry, C. J., L. Baciadonna, and L. Chittka. 2016. "Unexpected rewards induce dopamine-dependent positive emotion-like state changes in bumblebees." *Science* 353 (6307):1529-1531. doi: 10.1126/science.aaf4454.

- Pfluger, H. J., and P. A. Stevenson. 2005. "Evolutionary aspects of octopaminergic systems with emphasis on arthropods." *Arthropod Structure & Development* 34 (3):379-396. doi: 10.1016/j.asd.2005.04.004.
- Plutchik, R., and H. Kellerman, 1981. "Theories of emotion." *Psychological Medicine* 11 (1):207-207.
- Poole, T. B., and J. Fish. 1975. "Investigation of playful behavior in *rattus-norvegicus* and *mus-musculus* (mammalia)." *Journal of Zoology* 175 (JAN):61-71.
- Posner, J., J. A. Russell, and B. S. Peterson. 2005. "The circumplex model of affect: An integrative approach to affective neuroscience, cognitive development, and psychopathology." *Development and Psychopathology* 17 (3):715-734. doi: 10.1017/s0954579405050340.
- Pruitt, J. N., G. M. Burghardt, and S. E. Riechert. 2012. "Non-Conceptive Sexual Behavior in Spiders: A Form of Play Associated with Body Condition, Personality Type, and Male Intrasexual Selection." *Ethology* 118 (1):33-40. doi: 10.1111/j.1439-0310.2011.01980.x.
- Ramaswamy, K., and R. B. Cocroft. 2009. "Collective signals in treehopper broods provide predator localization cues to the defending mother." *Animal Behaviour* 78 (3):697-704. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.06.017.
- Ranganathan, R., E. R. Sawin, C. Trent, and H. R. Horvitz. 2001. "Mutations in the *Caenorhabditis elegans* serotonin reuptake transporter MOD-5 reveal serotonin-dependent and -independent activities of fluoxetine." *Journal of Neuroscience* 21 (16):5871-5884.
- Reuter, J., T. Raedler, M. Rose, I. Hand, J. Gläscher, and C. Büchel. 2005. "Pathological gambling is linked to reduced activation of the mesolimbic reward system." *Nat Neurosci* 8 (2):147-8. doi: 10.1038/nn1378.
- Riters, L. V. 2011. "Pleasure seeking and birdsong." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35 (9):1837-1845. doi: 10.1016/j.neubiorev.2010.12.017.
- Roseman, I. J. 1991. "Appraisal determinants of discrete emotions." *Cognition & Emotion* 5 (3):161-200. doi: 10.1080/02699939108411034.
- Rubin, David C., and Jennifer M. Talarico. 2009. "A comparison of dimensional models of emotion: Evidence from emotions, prototypical events, autobiographical memories, and words." *Memory* 17 (8):802-808. doi: 10.1080/09658210903130764.
- Russell, J. A. 1991. "Culture and the categorization of emotions." *Psychological Bulletin* 110 (3):426-450. doi: 10.1037/0033-2909.110.3.426.
- Russell, J. A., and L. F. Barrett. 1999. "Core affect, prototypical emotional episodes, and other things called Emotion: Dissecting the elephant." *Journal of Personality and Social Psychology* 76 (5):805-819. doi: 10.1037//0022-3514.76.5.805.

- Russell, J. A. 2003. "Core affect and the psychological construction of emotion." *Psychological Review* 110 (1):145-172. doi: 10.1037/0033-295x.110.1.145.
- Salzet, M., and G. B. Stefano. 2002. "The endocannabinoid system in invertebrates." *Prostaglandins Leukotrienes and Essential Fatty Acids* 66 (2-3):353-361. doi: 10.1054/plf.2001.0347.
- Sanchez, C., K. E. Asin, and F. Artigas. 2015. "Vortioxetine, a novel antidepressant with multimodal activity: Review of preclinical and clinical data." *Pharmacology & Therapeutics* 145:43-57. doi: 10.1016/j.pharmthera.2014.07.001.
- Santarelli, L., G. Gobbi, P. C. Debs, E. L. Sibille, P. Blier, R. Hen, and M. J. S. Heath. 2001. "Genetic and pharmacological disruption of neurokinin 1 receptor function decreases anxiety-related behaviors and increases serotonergic function." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98 (4):1912-1917. doi: 10.1073/pnas.041596398.
- Sawin, E. R., R. Ranganathan, and H. R. Horvitz. 2000. "C-elegans locomotory rate is modulated by the environment through a dopaminergic pathway and by experience through a serotonergic pathway." *Neuron* 26 (3):619-631. doi: 10.1016/s0896-6273(00)81199-x.
- Schachter, S. 1964. "The interaction of cognitive and physiological determinants of emotional state." *Advances in Experimental Social Psychology* 1 (1):49-80. doi: 10.1016/s0065-2601(08)60048-9.
- Schultz, W. 2007. "Multiple dopamine functions at different time courses." *Annual Review of Neuroscience* 30:259-288. doi: 10.1146/annurev.neuro.28.061604.135722.
- Sherwin, C. M. 2001. "Can invertebrates suffer? Or, how robust is argument-by-analogy?" *Animal Welfare* 10:S103-S118.
- Sroufe, L. A. 1979. Socioemotional development. In J. D. Osofsky (Eds.), *Handbook of Infant Development* (pp 462-516). New York : Wiley.
- Susskind, J. M., D. H. Lee, A. Cusi, R. Feiman, W. Grabski, and A. K. Anderson. 2008. "Expressing fear enhances sensory acquisition." *Nature Neuroscience* 11 (7):843-850. doi: 10.1038/nn.2138.
- Tallamy, D. W., and T. K. Wood. 1986. "Convergence patterns in subsocial insects." *Annual Review of Entomology* 31:369-390. doi: 10.1146/annurev.en.31.010186.002101.

- Tierney, A. J., and L. A. Mangiamele. 2001. "Effects of serotonin and serotonin analogs on posture and agonistic behavior in crayfish." *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 187 (10):757-767.
- Tinbergen, N. 1951. *The Study of Instinct*. Oxford: Oxford University Press.
- Trumbo ST. 1996. "Parental care in invertebrates." *Advances in the Study of Behavior*. 25:3-51.
- Tsvetkov, E., R. M. Shin, and V. Y. Bolshakov. 2004. "Glutamate uptake determines pathway specificity of long-term potentiation in the neural circuitry of fear conditioning." *Neuron* 41 (1):139-151. doi: 10.1016/s0896-6273(03)00800-6.
- Ueda, A., and Y. Kidokoro. 2002. "Aggressive behaviours of female *Drosophila melanogaster* are influenced by their social experience and food resources." *Physiological Entomology* 27 (1):21-28. doi: 10.1046/j.1365-3032.2002.00262.x.
- Vincent, E. 2010. *Les émotions*. Les Essentiels Milan.
- Walker, D. L., and M. Davis. 2002. "The role of amygdala glutamate receptors in fear learning, fear-potentiated startle, and extinction." *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 71 (3):379-392. doi: 10.1016/s0091-3057(01)00698-0.
- Walters, E. T., T. J. Carew, and E. R. Kandel. 1981. "Associative learning in aplysia - evidence for conditioned fear in an invertebrate." *Science* 211 (4481):504-506. doi: 10.1126/science.7192881.
- Watson, D., and L. A. Clark. 1992. "On traits and temperament - general and specific factors of emotional experience and their relation to the 5-factor model." *Journal of Personality* 60 (2):441-476. doi: 10.1111/j.1467-6494.1992.tb00980.x.
- Watson, D., L. A. Clark, and A. Tellegen. 1988. "Development and validation of brief measures of positive and negative affect - the panas scales." *Journal of Personality and Social Psychology* 54 (6):1063-1070. doi: 10.1037//0022-3514.54.6.1063.
- Willmer, Pat. 1990. *Invertebrates relations: patterns in animal evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. doi: 10.1017/CBO9780511623547.
- Winkielman, P., P.M. Niedenthal, and L. Oberman. 2008. "The embodied emotional mind." In G. R. Semin & E. R. Smith (Eds.), *Embodied grounding: Social, cognitive, affective, and neuroscientific approaches* (pp. 263-288).
- Winslow, J. T., and T. R. Insel. 2002. "The social deficits of the oxytocin knockout mouse." *Neuropeptides* 36 (2-3):221-229. doi: 10.1054/npep.2002.0909.

- You, Z. B., Y. Q. Chen, and R. A. Wise. 2001. "Dopamine and glutamate release in the nucleus accumbens and ventral tegmental area of rat following lateral hypothalamic self-stimulation." *Neuroscience* 107 (4):629-639. doi: 10.1016/s0306-4522(01)00379-7.
- Winkielman, P. 2010. "Bob Zajonc and the Unconscious Emotion." *Emotion Review* 2 (4):353-362. doi: 10.1177/1754073910375480.
- Yurkovic, A., O. Wang, A. C. Basu, and E. A. Kravitz. 2006. "Learning and memory associated with aggression in *Drosophila melanogaster*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (46):17519-17524. doi: 10.1073/pnas.0608211103.
- Zammatteo, N. 2014. *L'impact des émotions sur l'ADN*. France : Éditions Quintessence.
- Zeki, S. 2007. "The neurobiology of love." *Febs Letters* 581 (14):2575-2579. doi: 10.1016/j.febslet.2007.03.094.
- Zylinski, S. 2015. "Fun and play in invertebrates." *Current Biology* 25 (1):R10-R12.

