

Université de Montréal

Étude exploratoire sur les effets de l'impulsivité et de l'incertitude sur les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage chez l'humain.

Par

Étienne Richard-Dionne

Département de sciences biologiques, Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de Maîtrise ès arts
en sciences biologiques

Décembre 2020

© Étienne Richard-Dionne, 2020

Université de Montréal

Département de sciences biologiques, Faculté des arts et des sciences

Ce mémoire intitulé

Étude exploratoire sur les effets de l'impulsivité et de l'incertitude sur les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage chez l'humain.

Présenté par

Étienne Richard-Dionne

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Sophie Breton

Présidente-rapporteuse

Frédérique Dubois

Directrice de recherche

Denis Réale

Membre du jury

Résumé

Les individus diffèrent les uns des autres dans leur manière générale de se comporter au fil du temps et entre les contextes, ainsi que dans leur habileté à ajuster leurs comportements lorsqu'un changement environnemental survient. Encore aujourd'hui, les causes proximales et ultimes de ces différences ne sont pas bien comprises. Certains défendent que différents compromis de risque liant les types comportementaux rapide/proactif-lent/réactif aux styles cognitifs rapide/inflexible-exact/flexible pourraient en partie expliquer le maintien de ces différences. Toutefois, il semble y avoir des écarts dans la littérature quant à l'existence et la nature d'un tel compromis vitesse-exactitude. Une explication serait que ce genre de relations entre la personnalité et la cognition peuvent être modérées par différents facteurs. Ici, nous explorons la possibilité que l'impulsivité d'action, l'impulsivité de choix et l'incertitude attendue interagissent sur les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage chez l'humain. Pour évaluer leur impulsivité, les participants devaient remplir le questionnaire d'impulsivité de Barratt et effectuer une tâche de signal de stop ainsi qu'une tâche de dévaluation temporelle expérientielle. Puis, leurs performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage ont été mesurées avec une nouvelle tâche de renversement de l'apprentissage, sous différents niveaux d'incertitude attendue. Les résultats démontrent que les patrons de performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage associés à l'impulsivité d'action dépendent de l'incertitude attendue et de l'impulsivité de choix. Ils appuient également l'idée que l'impulsivité ne serait pas inadaptée *per se*, ce qui pourrait en partie expliquer le maintien des différences interindividuelles d'impulsivité et de flexibilité.

Mots-clés: différences individuelles, personnalité, flexibilité, performances cognitives, compromis vitesse-exactitude, apprentissage, renversement de l'apprentissage, incertitude, impulsivité

Abstract

Individuals differ in how they each generally behave across time and contexts, as well as in their ability to acquire new information, and flexibly adjust their behavioral responses when a change in contingencies occurs. Still today, the proximal and ultimate causes of these differences are not well understood. In recent years, some advocate that divergent risk-reward trade-offs linking fast/proactive-slow/reactive behavioral types to fast/inflexible-accurate/flexible cognitive styles could partly explain the maintenance of these differences. However, it seems that there is a discrepancy in the literature about the existence and nature of such a speed-accuracy trade-off. One explanation could be that the link between personality and cognition is moderated by different factors. Thus, we propose here an exploratory study on how impulsive actions, impulsive choices, and expected uncertainty may interact altogether on learning and reversal learning performances in humans. To assess their impulsivity, participants had to fill out the Barratt impulsiveness scale questionnaire and to complete both a stop signal task and an experiential discounting task. Then, their learning and reversal learning performances were measured in a new reversal learning task, under different levels of reinforcer uncertainty. Results show that learning and reversal learning performances patterns linked to action impulsivity depend on expected uncertainty and choice impulsivity. In addition, they also support the idea that these dimensions of impulsivity are not maladaptive *per se*, which may provide another line of explanation for the maintenance of variation in impulsivities and flexibility.

Keywords: individual differences, personality, flexibility, cognitive performances, speed-accuracy trade-off, learning, reversal learning, uncertainty, impulsivity

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Table des matières.....	iii
Liste des tableaux.....	v
Liste des figures	vi
Liste des sigles et abréviations	vii
Remerciements.....	x
Préambule.....	xi
Chapitre 1 : Introduction générale	1
Entrée en matière et organisation du mémoire	1
Différents niveaux d'analyse structurelle de la personnalité animale	2
Différents types de plasticité comportementale.....	6
L'origine et le maintien des différences comportementales interindividuelles.....	9
Les styles cognitifs et le compromis vitesse-exactitude.....	12
L'incertitude environnementale et le compromis vitesse-exactitude	15
L'impulsivité et le compromis vitesse-exactitude	17
Objectifs	19
Justification de l'utilisation de sujets humains et de tests cognitifs informatisés	21
Chapitre 2 : Effets modérateurs du profil d'impulsivité et de l'incertitude sur un compromis cognitif vitesse-exactitude associé à l'impulsivité.....	23
Moderating effects of impulsivity profile and uncertainty in an impulsivity-related cognitive speed-accuracy trade-off.....	24
Abstract.....	25
Introduction	26
Methods.....	30
Recruitment and general procedure.....	30
Barratt Impulsiveness Scale (BIS-11).....	31
Stop Signal Task (SST).....	32
Experiential Discounting Task (EDT)	32
Reversal Learning Task (RLT).....	34
Statistical analysis	37

Results.....	39
Discussion.....	44
Action impulsivity and choice impulsivity proxy measures reflect distinct dimensions of impulsivity, or impulsivities.....	44
Action impulsivity is linked to different speed-accuracy trade-off patterns depending on expected uncertainty.....	45
Performances linked to action impulsivity depend on environmental uncertainty and choice impulsivity.....	47
Concluding remarks	48
Chapitre 3 : Conclusion	50
Retour sur les principaux résultats	50
Difficultés et limites	52
Ouverture.....	54
Bibliographie	57
Annexe A – Aperçu de l’offre de participation sur CloudResearch	i
Effects of spontaneity, motivation and uncertainty on learning performance.....	i
Annexe B – Formulaire de consentement	iii
Consent Form – <i>Main Study</i>	iii
Annexe C – Test de discrimination de couleur	vi
Color Discrimination – <i>Main Study</i>	vi
Annexe D – Procédure détaillée et déclaration d’honneur	vii
Procedure and Declaration of honour – <i>Main Study</i>	vii
Annexe E – Questionnaire d’impulsivité de Barratt	ix
Acting and Thinking Questionnaire – <i>Main Study</i>	ix
Annexe F – Instruction Inquisit	xi
Inquisit Instructions – <i>Main Study</i>	xi
Annexe G – Formulaire de clôture.....	xii
Debriefing Form – <i>Main Study</i>	xii
Annexe S – Matériel supplémentaire de l’article	xiii

Liste des tableaux

Tableau 1.1. Typologie pavlovienne. 3

Table 2.1. Pairwise correlations using Kendall's tau coefficient between Barratt Impulsiveness Scale (BIS-11; non-planning impulsivity [NP], motor impulsivity [MOT], and attentional impulsivity [ATT]) and behavioral proxy measures of impulsivity (action impulsivity [SSRT] and choice impulsivity [K]). 39

Table S1. Generalized mixed-effect models (GLMM) explaining success scores through time with all participants (n = 91). Model included trial periods (TP) and each two-, three- and four-way interactions between TP and phase (RLP stands for reversal learning phase), level of reinforcer uncertainty (LRU), action impulsivity (SSRT) and/or choice impulsivity (K). xvi

Table S2. Generalized mixed-effect models (GLMMs) explaining success scores through time in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), with all participants (a; 91 participants) and participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (b, c; 42 participants). xvii

Table S3. Linear models (GLMMs) explaining initial success scores in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), with all participants (a; 91 participants) and participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (b, c; 42 participants). xviii

Table S4. Best final generalized mixed-effect models (GLMMs) explaining success scores through time in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), with all participants (a; 91 participants) and participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (b, c; 42 participants). xix

Liste des figures

Figure 1.1. Normes de réactions comportementales illustrant différents scénarios selon lesquels les différences phénotypiques comportementales interindividuelles peuvent être à la fois consistantes et plastiques entre les situations.....	6
Figure 1.2. Schéma des relations entre l'apprentissage, le renversement de l'apprentissage et les construits d'impulsivité d'action et d'impulsivité de choix, sous l'effet de l'incertitude attendue.....	20
Figure 2.1. Effect size of trial periods (TPs) and each two- and tree-way interactions between TP and level of reinforcer uncertainty (LRU), action impulsivity (SSRT) and/or choice impulsivity (K) in generalized mixed-effect models (GLMMs) explaining success scores through time, in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), with all participants (a; 91 participants) and participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (b, c; 42 participants).....	41
Figure 2.2. Predicted probability of success over trial periods (TPs) resulting from the interaction between TP, action impulsivity (SSRT) and levels of reinforcer uncertainty (LRU; a, c) or choice impulsivity (K; b), in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), estimated from generalized mixed-effect models (GLMMs) on participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (42 participants).....	42
Figure S1. Screenshots of the Stop Signal Task (SST) interface, adapted from Millisecond Software (2018a).....	xiii
Figure S2. Screenshots of the Experiential Delay Discounting Task (EDT) interface, adapted from Millisecond Software (2018b).....	xiv
Figure S3. Screenshots of the Reversal Learning Task (RLT) interface.....	xv

Liste des sigles et abréviations

$\hat{\theta}$: Estimated coefficient

A : Transformed value of the reinforcer

ATT : Attentional Impulsivity

BIS-11 : Barratt Impulsiveness Scale Version 11

CERSES : Comité d'Éthique de la Recherche en Sciences et en Santé

EDT : Experiential Discounting Task

GAP : Gross Amount of Points

GIF : Graphics Interchange Format

GLMM : Generalized Linear Mixed Model

HIT : Human Intelligence Task

HTML : Hypertext Markup Language

I_i : Indifference points

K : Subjective discount rate (indice d'impulsivité de choix)

LP : Learning Phase

LRU : Levels of Reinforcer Uncertainty

MAGAP : Moving Average of GAP

MOT : Motor Impulsivity

ms : milliseconds

MTurk : Mechanical Turk

MTurk Worker ID : Mechanical Turk Worker Identifier

NP : Non-Planning impulsivity

p : p-value

RLP : Reversal Learning Phase

RLT: Reversal Learning Task

s : seconds

SD : Standard Deviation

SST : Stop Signal Task

SSRT: Stop Signal Reaction Time (indice d'impulsivité d'action)

TP : Trial Period

US\$ / \$ US / \$ US/h : United Stated Dollars / Dollars American / Dollars American par heure

V : Subjective value of the delayed reinforcer

*À mes parents,
pour tout ce qu'ils sont et ce qu'ils m'ont enseigné,
et dont j'espère être digne*

Remerciements

Je voudrais d'abord remercier ma directrice de recherche, Frédérique Dubois, pour son support, son ouverture d'esprit et pour avoir cru en moi tout au long de la réalisation mon projet.

Sur le plan technique, je remercie Stephane Dandeneau pour son aide avec les outils psychométriques utilisés.

Et, parce que la réalisation d'une maîtrise comprend ses hauts, mais aussi ses bas, je tiens également à remercier tous mes proches pour leur soutien moral, affectif et psychologique. À cet égard, j'aimerais remercier tout spécialement Isabelle, mon amoureuse, ma « partner », ma conjointe en secret, mon amie (...), avec qui j'ai passé le plus clair de mon temps depuis le début de la pandémie et traversé les moments plus difficiles de ma maîtrise.

Je tiens aussi à exprimer mes profonds remerciements à mes collègues et amis, Julie, Marie, Guillaume et Victoria. Merci pour toutes ces discussions que nous avons eues au laboratoire et pour tous les moments que nous avons vécus ensemble, en colloques ou ailleurs.

Par la même occasion, je désire sincèrement remercier les laboratoires de Sandra Binning et de Sophie Breton. Merci de nous avoir accueillis comme les vôtres, dans vos clubs de lectures et vos sorties.

Pour terminer, je me dois aussi de remercier le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada, le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologie, la Banque Nationale ainsi que l'Université de Montréal pour leur aide financière, sans lequel la réalisation de cette maîtrise aurait été autrement plus difficile.

Préambule

Ce projet de maîtrise s'inscrit dans le programme de recherche du laboratoire d'écologie comportementale de Frédérique Dubois, professeure agrégée au département de sciences biologiques de l'Université de Montréal, sous l'axe de recherche sur les différences comportementales interindividuelles. Sous cet axe, dans le cadre du projet de recherche « The ecology and evolution of behavioral plasticity », les travaux menés au laboratoire abordent diverses pistes de solution à la question de l'origine et du maintien des différences interindividuelles de plasticité comportementale. À différents niveaux d'explication, différentes approches théoriques et expérimentales sont employées, combinant l'utilisation de modèles de théorie des jeux à l'étude empirique du comportement. En parallèle à mon projet de maîtrise principal, j'ai collaboré à la réalisation de publications qui abordent la question sous différents angles. J'ai travaillé à l'élaboration de certains modèles (analytiques et de simulations) du jeu producteur-chapardeur, afin de démontrer l'influence jusqu'aujourd'hui sous-estimée des découvertes multiples sur les proportions populationnelles d'utilisation de différentes stratégies d'approvisionnement (Dubois & Richard-Dionne, 2020). J'ai aussi pu travailler sur le rôle de la sélection sexuelle (ou du choix de partenaire sexuel) dans le maintien des différences interindividuelles de plasticité comportementale, utilisant en laboratoire le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) comme modèle d'étude biologique (Barou-Dagues et al., 2020). Le projet faisant l'objet de ce mémoire, quant à lui, fait suite à certaines recherches sur la relation entre la personnalité et la cognition, ainsi que sur l'existence et la nature de certains compromis pouvant contribuer à expliquer l'origine et le maintien des différences interindividuelles de flexibilité (Gibelli & Dubois, 2017; Gibelli et al., 2018, 2019).

Chapitre 1 : Introduction générale

Entrée en matière et organisation du mémoire

De manière générale, l'apprentissage est considéré comme une adaptation évolutive à l'incertitude inhérente d'un environnement changeant, hétérogène et complexe (*e.g.* Aoki & Feldman, 2014; Dridi & Lehmann, 2016; Plotkin & Odling-Smee, 1979). Le fait est que la capacité d'apprentissage confère aux individus une certaine forme de plasticité comportementale réversible (*e.g.* Dukas, 1998; Snell-Rood, 2013; Stamps, 2016). Grâce à elle, les représentants de certaines espèces arrivent à appréhender différentes relations de contingences pertinentes et à ajuster leurs comportements en conséquence, au cours d'une même génération. Cette forme de plasticité est réversible dans la mesure où, lorsqu'un changement (spatial ou temporel) de contingences survient, une certaine flexibilité cognitive permet aux individus de mettre à jour les informations qu'ils possèdent, afin de réajuster leurs comportements (*e.g.* Izquierdo et al., 2017; Stamps, 2016; Tello-Ramos et al., 2019). C'est pourquoi la capacité d'apprendre est largement considérée comme adaptative, favorisant l'aptitude des individus (leur « fitness »), c.-à-d. leur survie et leur succès reproducteur. Or, il existe de grandes variations intra- et interspécifiques dans les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus (Cauchoix et al., 2018), et pourtant, l'état actuel des connaissances ne nous permet pas de savoir exactement pourquoi. Au cours des dernières années, de plus en plus d'études suggèrent qu'il existe un lien entre la cognition et la personnalité animale (*e.g.* Bebus et al., 2016; Carere & Locurto 2011; Griffin et al. 2015). Selon l'une des hypothèses dominantes, cette variabilité dans les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus est le résultat de différentes stratégies d'investissements cognitifs, le reflet de certains compromis entre vitesse et exactitude (Sih & Del Giudice, 2012). Toutefois, plusieurs études empiriques testant cette hypothèse montrent des résultats contradictoires (*e.g.* Guillette et al., 2015; Mazza et al., 2018; Raine & Chittka, 2012).

Dans ce contexte, le projet de recherche faisant l'objet de ce mémoire de maîtrise se veut une étude empirique exploratoire sur l'existence, la nature et l'effet potentiel de différents modérateurs (intrinsèques et extrinsèques) de la relation pouvant exister entre certaines dimensions de la personnalité et les performances cognitives d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus. Faisant office d'introduction générale, le Chapitre 1 permettra de présenter le cadre théorique et conceptuel du projet, sous forme de revue de littérature. Dans les prochaines sections seront présentés différents concepts relatifs à la personnalité animale et à la plasticité comportementale, aux explications de l'origine et du maintien des différences de personnalité ainsi qu'au compromis cognitif vitesse-exactitude. Il sera ensuite possible de présenter la pertinence de s'intéresser aux effets potentiels de différents types d'incertitudes et d'impulsivité sur les performances cognitives d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus, avant de présenter les objectifs spécifiques du projet de recherche et de justifier l'appel à l'humain comme modèle d'étude biologique. Au Chapitre 2, conformément aux modalités de rédaction d'un mémoire par article, les principaux résultats du projet de recherche seront présentés sous la forme d'un manuscrit, prêt à être soumis pour publication. En conclusion, au Chapitre 3, un retour sur les principaux résultats sera fait, suivi d'une brève discussion sur certaines limites de l'étude et d'une ouverture.

Différents niveaux d'analyse structurelle de la personnalité animale

Bien que l'étude des différences comportementales interindividuelles connaisse depuis une vingtaine d'années une popularité grandissante (Dougherty & Guillette, 2018; Réale, Dingemanse et al., 2010), celle-ci ne date pas d'hier. Déjà, début XXe siècle, Pavlov reconnaissait l'existence de différents types comportementaux chez les chiens qu'il utilisait dans ses recherches sur la digestion et les réflexes conditionnés (Pavlov & Gantt, 1941, p.64, 73, 92, 177-178). Selon lui, différents « types de systèmes nerveux » sont responsables, de pair avec l'environnement, de l'expression et de la fixation de ces différents phénotypes :

“[...] type [of nervous system] is an innate constitutional kind of the nervous activity of an animal - or a genotype. But, as an animal from the time of its birth is subjected to the various effects produced by its environment which it inevitably has to answer by definite activities that often may become fixed for the rest of its life, the final nervous activity present in an animal is an alloy of the

features peculiar to the type and of the changes wrought by the environment - *i.e.*, the phenotype, or character.”

Pavlov & Gantt (1941, p. 178)

Selon sa théorie, ces différents types de systèmes nerveux pourraient être identifiés en fonction de la *force* des processus nerveux d’excitation et d’inhibition (ou de la force avec laquelle les individus répondent aux conditionnements excitateurs et inhibiteurs), de l’*équilibre* mutuel entre la force de ces processus (balancé ou non) et de la *mobilité* de ceux-ci (ou de la rapidité avec laquelle les individus sont capables d’alterner entre conditionnements excitateurs et inhibiteurs). D’après la typologie pavlovienne, des différentes combinaisons de ces propriétés résulteraient les types de personnalité « excitable », « vivant », « calme » et « inhibé », analogues aux tempéraments d’Hippocrate, desquels découlerait l’expression de différents phénotypes comportementaux (Tableau 1.1).

Tableau 1.1. Typologie pavlovienne. Les associations faites entre les types de réponses aux conditionnements (excitateurs et inhibiteurs), les types de systèmes nerveux, les personnalités pavloviennes, les tempéraments d’Hippocrate et les phénotypes comportementaux des chiens de Pavlov sont tirées de différents passages de Pavlov et Gantt (1941, p.51, 73, 105, 120, 177-178, traduction libre).

Conditionnement Excitateur - Inhibiteur	Types de systèmes nerveux	Types de personnalités pavloviennes	Tempéraments d’Hippocrate	Phénotypes comportementaux
Rapide - Lent	Fort ↳ Ø Balancé	Excitable	Colérique	Agressif, animé et indiscipliné
Rapide - Rapide	Fort ↳ Balancé ↳ Mobile	Vivant	Sanguin	Actif et vivant
Lent - Lent	Fort ↳ Balancé ↳ Lent	Calme	Flegmatique	Calme et indifférent
Lent - Rapide	Faible	Inhibé	Mélancolique	Peureux et anxieux

Pour l'une des premières fois dans la littérature, des différences de personnalité étaient attribuées aux représentants d'une espèce animale non humaine, mais aussi un lien entre la personnalité et la cognition était établi.

Depuis, l'étude de la personnalité animale s'est développée dans différents champs de la littérature, en psychologie et en écologie comportementale, de manière plus ou moins indépendante. Aussi, de nombreux concepts apparentés à celui de la personnalité ont été générés, de part et d'autre, selon différentes approches théoriques et méthodologiques, rendant parfois les parallèles interdisciplinaires difficiles et trompeurs (Uher, 2011). Malgré tout, au fil des années, différentes terminologies se sont imbriquées dans la littérature, sans que l'usage historique de certains termes soit toujours respecté ou mis à jour (MacKay & Haskell, 2015). Victimes d'erreurs de Jingle-Jangle, différents concepts ont été désignés sous la même appellation et différentes appellations ont été utilisées pour traiter du même concept (Block, 1995; Uher, 2011). Et pourtant, il existe entre certains de ces concepts des distinctions conceptuelles fondamentales qui relèvent du niveau d'analyse structurelle des différences comportementales interindividuelles.

Sur le plan individuel, différents « traits de personnalité », peuvent caractériser les patrons comportementaux d'un organisme. Utilisé au sens biologique du terme, le concept de « traits de personnalité » réfère à toutes caractéristiques phénotypiques comportementales individuelles, ou à toutes mesures empiriques répétables du comportement, pouvant varier d'un individu à l'autre le long de différents « axes » (ou « continuums ») comportementaux qui représentent différentes « dimensions » de la personnalité (*e.g.* Carter et al., 2013; Dochtermann et al., 2019; Réale et al., 2007; Sih et al., 2004). En écologie comportementale, cinq principales dimensions sont utilisées pour caractériser la personnalité des individus : l'audace, l'activité, l'exploration, l'agressivité et la sociabilité (*e.g.* Dougherty & Guillette, 2018; Mazza et al., 2018; Réale et al., 2007). La configuration multidimensionnelle que forme l'ensemble des traits de personnalité d'un individu constitue alors ce qui peut être considéré comme son « profil de personnalité » (Uher, 2011). En soit, il s'agit d'un ensemble d'attributs qui caractérise la structure comportementale d'un individu donné, mais qui ne permet pas de déduire quoi que ce soit de la

structure comportementale des individus de la population ou de l'espèce auxquelles il appartient. Savoir s'il existe certains patrons dans l'organisation structurale du comportement relève d'une analyse populationnelle des profils de personnalité et demande à être testé empiriquement. Sur le plan populationnel, lorsque certains comportements fonctionnellement distincts co-varient, le phénomène est le plus souvent décrit sous le concept de « syndrome comportemental » (*e.g.* Sih & Bell, 2008; Sih et al., 2004; Garamszegi et al., 2012). Les auteurs réfèrent alors aux différents profils de personnalité impliqués dans le syndrome en tant que « types comportementaux », ou « types de personnalité », départageant ainsi les individus en catégories discrètes définies par différentes combinaisons de traits (*e.g.* Conrad et al., 2011; Groothuis & Carere, 2005; Locurto, 2007). D'autres parlent plutôt de « styles d'adaptation » (« coping styles »), se rapportant aux suites de traits corrélés (c.-à-d. aux syndromes comportementaux) desquels découlent différents types de réponses comportementales et physiologiques au stress (*e.g.* Coppens et al., 2010; Koolhaas et al., 1999; Øverli et al., 2007).

Quoi qu'il en soit, de plus en plus de chercheurs en psychologie et en écologie comportementale utilisent aujourd'hui le concept de « personnalité », au sens large, pour référer à l'ensemble des différences comportementales interindividuelles qui sont consistantes au fil du temps et entre les contextes (*e.g.* Gosling, 2001; Dall et al., 2004; Réale et al., 2007). Pour être en mesure de parler de personnalité, cela ne veut toutefois pas dire que le comportement des individus doit être parfaitement répétable¹. Bien qu'une part importante de la variabilité comportementale relève de différences interindividuelles consistantes, de nombreux facteurs peuvent affecter la répétabilité des mesures comportementales (Bell et al., 2009). Il est possible de distinguer l'existence de différentes personnalités lorsque, au fil du temps et entre les contextes, la *différence* interindividuelle est consistante, et donc que les individus diffèrent entre eux dans l'expression moyenne de leurs comportements (Réale et al., 2007; Dingemanse et al., 2010). Toutefois, les patrons comportementaux des individus peuvent être, à différents degrés,

¹ Bien que la mesure de « répétabilité » (ou plus spécifiquement le coefficient de corrélation intraclasse) soit utilisée comme une mesure de consistance, le concept de « répétabilité » réfère ici de manière plus restrictive à la reproductibilité des mesures absolues, alors que le concept de « consistance » réfère de manière plus inclusive à la reproductibilité des mesures relatives, ajustées ou centrées réduites (Nakagawa & Schielzeth, 2010).

à la fois consistants et plastiques entre les situations. Les individus peuvent différer les uns des autres de manière consistante et être capables d'ajuster leur comportement, dans une certaine mesure, en fonction du contexte environnemental (Figure 1.1, a). Or, il est intéressant de noter que les individus ne sont pas aussi plastiques les uns que les autres entre les situations (Figure 1.1, b); il semble qu'ils diffèrent dans leur capacité à s'ajuster à leur environnement (e.g. Benus et al., 1987; Dingemanse et al., 2010; Stamps & Groothuis, 2010).

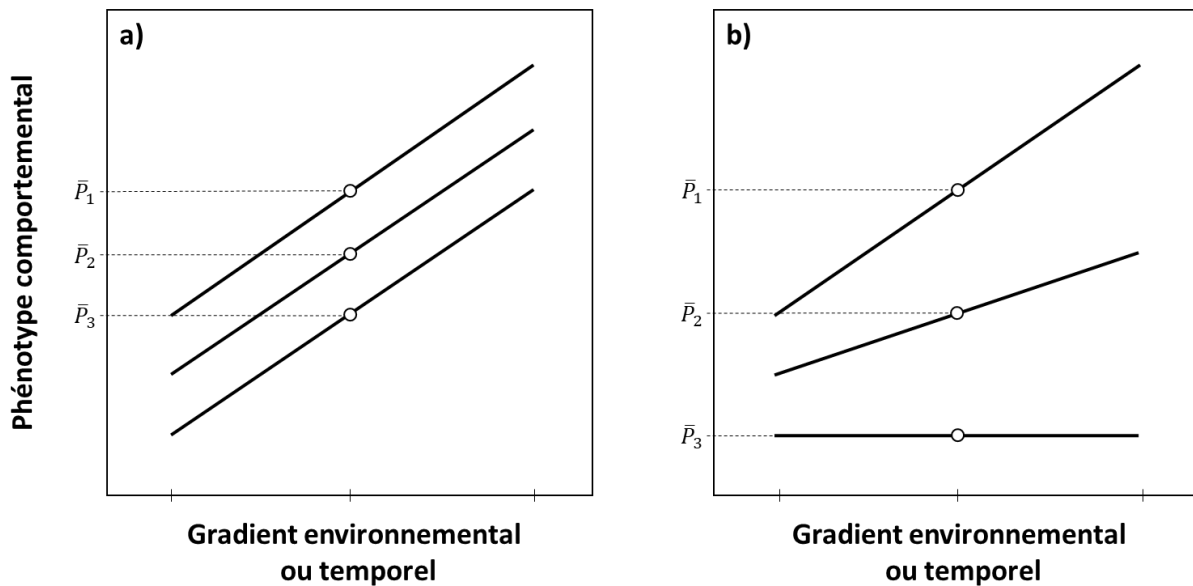


Figure 1.1. Normes de réactions comportementales illustrant différents scénarios selon lesquels les différences phénotypiques comportementales interindividuelles peuvent être à la fois consistantes et plastiques entre les situations. Chaque ligne représente l'expression du phénotype comportemental de différents individus ($i = 1, 2, 3$) en fonction d'un gradient environnemental ou temporel. En a), les individus diffèrent dans l'expression moyenne de leur comportement (\bar{P}_i), en étant aussi plastique les uns que les autres. En b), les individus diffèrent dans l'expression moyenne de leur comportement et dans l'expression de leur plasticité comportementale. Inspiré de Dingemanse et al. (2010) et Réale et al. (2007).

Différents types de plasticité comportementale

Dans la littérature, l'ambiguïté de la terminologie utilisée pour traiter de la variabilité comportementale intraindividuelle et de la capacité des individus à ajuster leurs comportements semble être, elle aussi, à l'origine d'une certaine confusion (Stamps, 2016). Certains parlent de plasticité comportementale et d'autres, de flexibilité ou encore de sensibilité/réactivité aux

variations environnementales. Toutefois, entre les auteurs, il arrive que certains de ces termes soient utilisés pour décrire le même phénomène, ou alors, que le même terme soit utilisé pour décrire des phénomènes différents; trop souvent, certaines erreurs de Jingle-Jangle semblent encore être commises. En écologie comportementale, nombreux sont ceux qui utilisent le concept de « plasticité comportementale », de manière générale, pour référer à la pente des normes de réaction comportementale ou à l'étendue des phénotypes comportementaux qu'un individu peut exprimer, sous différentes conditions environnementales (*e.g.* Dingemanse et al., 2010; Mathot et al., 2012; Réale et al., 2007; Sih et al., 2004). Cela dit, il existe différents types de plasticités comportementales.

Suivant le cadre conceptuel de Stamps (2016), la plasticité endogène et la plasticité exogène constitue deux grandes catégories de plasticités. La plasticité endogène dépendrait de variations spontanées dans les états internes des individus, sans qu'aucune variation dans les stimuli externes ne soit impliquée. Tous les changements comportementaux attribués au hasard ou à des variations hormonales spontanées (en fonction du rythme circadien ou du rythme circannuel de l'organisme par exemple) pourraient donc être considérés comme d'origine endogène. La plasticité exogène, quant à elle, dépendrait de variations d'états engendrées sous l'effet des conditions externes. Parmi les plasticités de type exogène, il serait possible de distinguer la plasticité contextuelle (ou activationnelle) et la plasticité développementale (*e.g.* Snell-rood, 2013; Stamps, 2016; Stamps & Groothuis, 2010). La plasticité contextuelle se manifesterait en réaction immédiate aux stimuli externes. Elle résulterait de l'activation de mécanismes (hormonaux et neuronaux) liant différents intrants sensoriels à différentes réponses physiologiques et comportementales déterminées. Par comparaison, la plasticité développementale se manifesterait en écho aux expériences passées. Sous l'effet des conditions environnementales, elle permettrait donc au fil du temps l'organisation différentielle des mécanismes susmentionnés de réponse aux stimuli externes. Autrement dit, la plasticité contextuelle permettrait aux individus de réagir à différentes situations données, en adoptant des réponses spécifiques à chacune, alors que la plasticité développementale influencerait la nature et l'intensité de leurs réponses futures, en fonction de leurs expériences. Classiquement, l'étude de la plasticité développementale ne s'attardait qu'à la plasticité ontogénique, c.-à-d. aux

variations phénotypiques qui résultent d'expériences survenues à un âge précoce, ayant affecté la « trajectoire développementale » des individus, et dont les effets sont irréversibles (*e.g.* Gabriel et al., 2005; Piersma & Drent, 2003; West-Eberhard, 2003). Cela dit, plusieurs auteurs considèrent aujourd'hui l'apprentissage comme une forme de plasticité développementale (*e.g.* Dukas, 1998; Shettleworth, 2010; Snell-Rood, 2013; Stamps, 2016).

La flexibilité comportementale (ou cognitive), quant à elle, relève pour plusieurs de l'habileté à modifier son comportement de manière appropriée lorsque survient un changement dans la contingence d'une situation familière (*e.g.* Coppens et al., 2010; Izquierdo et al., 2017; Stamps, 2016; Tello-Ramos et al., 2019). Le plus souvent, elle est mesurée suivant une méthode similaire à celle originalement utilisée en psychologie expérimentale, lors d'une tâche de renversement de l'apprentissage (Izquierdo et al., 2017). Sous cet angle, la flexibilité comportementale constituerait donc une forme de plasticité exogène développementale, apparentée à l'apprentissage (Stamps, 2016). D'autres fois cependant, la flexibilité comportementale est mesurée en contexte d'innovation/de résolution de problème (*e.g.* Leal & Powell, 2012; Lefebvre et al., 1997; Sol & Lefebvre, 2000; Sol et al., 2002), ou encore, lors de tâches de redirection de l'attention (*e.g.* Heisler et al., 2015; Miller & Cohen, 2001). Pourtant, ces différentes approches ne mesurent pas nécessairement les mêmes phénomènes, ou les mêmes habiletés cognitives. D'ailleurs, il semble que la capacité d'un individu à renverser un apprentissage puisse être négativement corrélée à sa capacité d'innover pour résoudre un problème (Griffin et al., 2013). Aussi, le fait qu'un individu démontre de la flexibilité dans un contexte donné n'est pas nécessairement gage de sa flexibilité dans tous les contextes. Corollairement, si une étude révèle qu'il existe un lien entre la flexibilité et la personnalité, ce lien ne pourrait pas être considéré comme valable pour toute autre mesure de flexibilité. Là encore, l'utilisation du concept de « flexibilité comportementale », au sens large, est donc source de confusion, et devrait être évitée (Audet & Lefebvre, 2017).

Cela dit, il semble que certains facteurs pourraient influencer, du même coup, différents types de plasticités exogènes, comme la plasticité contextuelle ou la flexibilité, sous ses diverses formes. À cet égard, plusieurs suggèrent que s'il existe des différences dans la capacité générale

des individus à modifier leurs comportements selon le contexte, ce pourrait être attribuable à des différences interindividuelles de sensibilité/réactivité aux stimuli externes (*e.g.* Boyce & Ellis 2005; Coppens et al. 2010; Koolhaas et al., 1999; Mathot et al., 2012; Sih & Bell 2008 ; Sih & Del Giudice, 2012). Autrement dit, si le comportement de certains individus tend à être plus ou moins flexible, ce pourrait être le reflet de différences stables dans le degré auquel leurs comportements répondent de déterminants internes ou externes. Les individus les moins flexibles, plus rigides et routiniers, auraient un style d'adaptation « proactif », agissant de manière plus spontanée, sur la base de leurs expériences passées, de préférences innées ou de toutes autres propensions individuelles déterminées (internes); quant à eux, les individus les plus flexibles auraient un style « réactif », répondant de manière plus avertie, en fonction du déroulement des événements récents et du contexte environnemental actuel (externes). Dans le champ de la littérature sur les styles d'adaptation, il semble que la sensibilité/réactivité des individus les plus flexibles constitue en soi une sorte de trait de personnalité (Stamps & Groothuis, 2010). S'inspirant de la littérature sur la personnalité animale et la biologie évolutive, certains suggèrent d'ailleurs que la « sensibilité du traitement sensoriel » pourrait être considérée comme un métatrait de personnalité chez l'humain (*e.g.* Aron & Aron, 1997; Aron et al., 2012; Homberg et al., 2016). Cette sensibilité/réactivité permettrait à certains individus de percevoir des différences environnementales plus subtiles et de modifier en conséquence l'expression d'un ensemble de comportements fonctionnellement distincts. Aussi, sur les traces de Pavlov, plusieurs considèrent aujourd'hui qu'il existe un lien entre la personnalité et les performances cognitives des individus, relatif à la manière par laquelle chacun acquière, traite, emmagasine et utilise l'information provenant de son environnement (*e.g.* Bebus et al., 2016; Carere & Locurto 2011; Griffin et al. 2015; Locurto 2007). Cela dit, considérant que seuls les endophénotypes les plus adaptés auraient dû être conservés au cours de l'évolution, il est étonnant de constater que les individus diffèrent dans leur acuité à percevoir et à répondre de manière appropriée aux changements de contingences de leur environnement immédiat.

L'origine et le maintien des différences comportementales interindividuelles

À ce jour, des différences de personnalité ont été reconnues au sein d'une diversité d'espèces animales, humaine et non humaines, chez les reptiles, les oiseaux, les poissons, les

pieuvres, les rongeurs et plusieurs autres mammifères (*e.g.* Gosling, 2001, 2008; Stamps & Groothuis, 2010). On reconnaît l'existence de différentes dimensions de la personnalité (*e.g.* Carter et al., 2013; Dochtermann et al., 2019; Réale et al., 2007) et de plusieurs syndromes comportementaux (*e.g.* Sih & Bell, 2008; Sih et al., 2004; Garamszegi et al., 2012). On reconnaît également l'existence de différences interindividuelles de plasticité comportementale, contextuelle et développementale (*e.g.* Dingemanse et al., 2010; Mathot et al., 2012), comme de flexibilité (*e.g.* Beauchamp, 2001; Benus et al., 1990; Leal & Powell, 2012). Toutefois, dans une perspective évolutionniste, cette variabilité comportementale interindividuelle est source d'un certain étonnement philosophique. En théorie, pour autant qu'elle ait une composante héréditaire et qu'elle soit associée à des valeurs différentielles d'aptitude (de "fitness"), elle devrait s'éroder au fil des générations sous l'effet du processus d'attrition de la sélection naturelle, au profit des formes les plus adaptées et performantes. Or, de nombreux traits comportementaux ont une composante héréditaire non négligeable (*e.g.* Dingemanse et al., 2002; Dochtermann et al., 2019; Dochtermann et al., 2015; van Oers et al., 2004) et semblent affecter différents indices de la valeur sélective des individus (*e.g.* Dingemanse & Réale, 2005; Smith & Blumstein, 2008; Wolf & Weissing, 2012). Par ailleurs, ces différences interindividuelles pourraient avoir des implications écologiques et évolutives importantes, que ce soit sur les traits d'histoire de vie des individus, la productivité des populations, les processus de colonisation de nouveaux habitats, le potentiel adaptatif et l'évolutivité des espèces, pour ne donner que quelques exemples (Wolf & Weissing, 2012). Aussi, l'existence même de la personnalité est un enjeu majeur en écologie comportementale.

Partant du constat que la personnalité animale semble être hautement structurée, de nombreuses études empiriques et conceptuelles se sont intéressées aux causes proximales et ultimes des syndromes comportementaux (*e.g.* Sih & Bell, 2008; Sih et al., 2004; Stamps & Groothuis, 2010; Wolf & Weissing, 2010). Deux grandes approches sont employées dans la littérature : l'approche des contraintes (« constraints view ») et l'approche adaptative (« adaptive view »; Wolf et al., 2008). Bien qu'elle soit mise de l'avant par peu de chercheurs, la première suggère que certaines contraintes dans l'architecture des comportements limitent leur évolution indépendante et optimale (Sih et al., 2004). Les syndromes comportementaux ne

seraient donc pas nécessairement adaptatifs; ils pourraient être expliqués par l'effet pléiotropique des gènes et de certains neurotransmetteurs (Conrad et al., 2011). Toutefois, pour les partisans de la seconde approche, ceci n'explique pas pourquoi la sélection naturelle n'a pas favorisé le découplage structurel des comportements, au profit d'une architecture moins rigide, permettant l'évolution indépendante et optimale des comportements (Wolf et al., 2008). Pour eux, les phénotypes comportementaux sont des entités intégrées de traits coadaptés, ayant été sélectionnés ensemble parce qu'ils fonctionnent bien ensemble (Wolf, 2009). Contre l'idée que les syndromes comportementaux seraient déterminés par un ensemble de contraintes architecturales, certaines études ont d'ailleurs démontré que la force de la corrélation entre les comportements impliqués sous un syndrome donné peut varier d'une population à une autre en fonction de l'environnement sélectif (*e.g.* Bell & Sih, 2007; Dingemanse et al., 2007). Aussi, différentes hypothèses adaptatives ont été proposées pour expliquer l'origine et le maintien de différents types comportementaux au sein des populations (*e.g.* Dingemanse & Wolf, 2010; Luttbeg & Sih, 2010; Sih, 2011; Sih et al., 2015; Sinervo & Svensson, 2002; Wolf & Weissing, 2010).

Une hypothèse aujourd'hui largement répandue suggère que différents types comportementaux pourraient être générés comme autant de réponses adaptatives à des différences d'états, plus ou moins labiles, entre les individus. En écologie comportementale, l'état d'un individu se définit comme l'ensemble des caractéristiques (intrinsèques ou extrinsèques) qui peuvent affecter le rapport entre les coûts et les bénéfices des comportements qu'il adopte (Houston & McNamara, 1999). Cela inclurait toutes les caractéristiques relatives aux traits d'histoire de vie, à la morphologie, à la physiologie ou à la condition générale de l'individu, de même que ses compétences, son expérience, l'état de ses connaissances ou toutes caractéristiques de son environnement susceptibles d'influencer ce rapport (*e.g.* Dingemanse & Wolf, 2010; Luttbeg & Sih, 2010; Sih & Bell, 2008). Ainsi, il semble que l'on ait relayé la question du maintien des différences de personnalité à celle du maintien des différences d'états entre les individus. Différents modèles (formels et verbaux) suggèrent que ces différences d'état, selon leur nature, pourraient être maintenues sous l'effet de processus de sélection fréquence dépendante (Wolf et al., 2007), d'événements stochastiques (Rands et al., 2003), de variations spatio-temporelles dans les conditions environnementales (Dingemanse et al., 2004; Stamps,

2007), ou encore, sous l'effet de différentes boucles de rétroaction positive entre l'état des individus et les comportements qu'ils adoptent (*e.g.* Luttbeg & Sih, 2010; Mathot et al., 2012; Sih et al., 2015; Sih & Bell, 2008; Wolf & Weissing, 2010). Dans cette perspective, bien que les traits comportementaux soient parmi les traits phénotypiques les plus labiles, ou changeants, leur plasticité serait toutefois limitée par celle des particularités de l'état desquelles ils répondent (Sih & Bell, 2008). Si certaines différences comportementales interindividuelles demeurent consistantes, ce pourrait être expliqué par des différences d'états relativement stables, que ces dernières soient stables par essence, et maintenues sous l'effet de processus de sélection, ou qu'elles soient labiles, et maintenues sous l'effet de boucles de rétroaction positive, par exemple. D'une manière ou d'une autre, différents phénotypes comportementaux pourraient alors coévoluer et/ou se codévelopper au sein d'une même population, tant et aussi longtemps que chacun d'eux assure le succès adaptatif des individus, compte tenu de leur état respectif. Or, une variété de compromis coûts-bénéfices pourrait permettre à différents types comportementaux de tirer leur épingle du jeu (*e.g.* Biro & Stamps, 2008; Luttbeg & Sih, 2010; Stamps, 2007; Wolf et al., 2007). De tels compromis pourraient expliquer l'existence de différents patrons de variation entre la physiologie, le comportement et les traits d'histoire de vie des individus, que ce soit à l'échelle intrapopulationnelle, interpopulationnelle ou interspécifique (Réale, Garant et al., 2010). Par ailleurs, différentes stratégies d'histoire de vie pourraient aussi expliquer que les individus diffèrent dans leurs normes de réaction comportementale, ou dans le degré auquel ils répondent à leur environnement (*e.g.* Houston & McNamara, 1992; Mathot et al., 2012; McNamara & Houston, 1996; Tello-Ramos et al., 2019). Pour certains, ce genre de compromis pourrait même expliquer que les individus adoptent différentes stratégies cognitives face à leur environnement (Sih & Del Giudice, 2012).

Les styles cognitifs et le compromis vitesse-exactitude

La perception, l'apprentissage, la mémoire et la prise de décision, tout comme l'ensemble des processus d'acquisition, de traitement, de stockage et d'utilisation de l'information, sont considérés comme relevant de la cognition (Shettleworth, 2001). De manière générale, on considère que ces processus sont déterminants dans l'expression de certains types de plasticité, comme la flexibilité comportementale (*e.g.* Dukas, 2004; Snell-Rood, 2013; Stamps, 2016). Aussi,

l'étude des différences cognitives interindividuelles devrait permettre de mieux comprendre pourquoi les individus varient dans leur capacité à modifier leurs comportements en fonction des circonstances environnementales. Déjà, plusieurs études démontrent que les individus diffèrent les uns des autres dans leur performance à différentes tâches cognitives (*e.g.* Cole et al., 2011; Guillette et al., 2015; Matzel et al., 2003). Toutefois, si la mesure des performances cognitives des individus diffère pour une tâche donnée, ce pourrait être en fonction de leur habileté cognitive, c.-à-d. de leur *capacité* à acquérir, traiter, emmagasiner et utiliser l'information, ET de leur style cognitif, c.-à-d. de la *stratégie* suivant laquelle ils acquièrent, traitent, emmagasinent et utilisent cette information (Bebus et al., 2016). Aussi, de plus en plus de chercheurs s'intéressent aujourd'hui à la relation entre le profil de personnalité des individus, leur style cognitif et leurs performances cognitives (*e.g.* Bebus et al., 2016; Carere & Locurto, 2011; Griffin et al., 2015; Guillette et al., 2015; Mazza et al., 2018; Sih & Del Giudice, 2012).

Suivant Sih et Del Giudice (2012), s'il existe un lien entre le type comportemental et le style cognitif des individus, ce pourrait être que l'un et l'autre découlent des mêmes compromis de risque. Le fait est que pour la plupart des tâches de discrimination auxquelles un individu peut être confronté, il est raisonnable de penser qu'il y ait une relation inverse entre la vitesse à laquelle une décision est prise et l'exactitude, la justesse ou la qualité de cette décision (Chittka, 2009). Plus le processus de prise de décision est rapide, plus le risque d'erreur devrait être élevé, puisque l'acquisition et le traitement de l'information nécessaire à une prise de décision optimale demandent du temps. Aussi, selon l'hypothèse Sih et Del Giudice (2012), les différences cognitives qui s'observent entre les types comportementaux proactif et réactif pourraient être en partie expliquées par différentes stratégies de compromis cognitifs entre vitesse et exactitude (« speed-accuracy trade-off »). Considérant que l'état de certains individus puisse faire en sorte qu'il soit dans leur intérêt d'adopter un mode de vie à plus haut risque, et un type comportemental proactif, plus « rapide », agressif, audacieux et explorateur, il pourrait également favoriser l'expression d'un style cognitif qui mise davantage sur la vitesse que sur l'exactitude. Afin de maximiser la vitesse de leurs processus décisionnels, les individus proactifs auraient donc tendance à explorer leur environnement de manière plus superficielle et à baser leurs décisions sur un moins grand volume d'information. Ainsi, ils éviteraient de collecter un

excès d'informations inutiles ou redondantes, et pourraient être en mesure d'apprendre certaines associations plus rapidement. Toutefois, comme ils seraient moins sensibles ou attentifs aux détails, et moins enclins à investir du temps dans la collecte de nouvelles informations, ils devraient aussi être plus lents à répondre d'un changement de contingence dans une situation familière. Inversement, si l'état de certains individus fait en sorte qu'il soit plutôt dans leur intérêt d'adopter un mode de vie à plus faible risque, et un type comportemental réactif, plus « lent », passif, timide et prudent, il pourrait alors favoriser l'expression d'un style cognitif qui mise davantage sur l'exactitude que sur la vitesse. Afin de prendre les décisions les plus sûres, les individus réactifs auraient donc tendance à explorer leur environnement de manière plus approfondie et à évaluer les choix qui s'offrent à eux sur la base d'un plus grand volume d'information. Ainsi, ils auraient tendance à collecter plus d'informations que nécessaire, ce qui serait susceptible de nuire à la rapidité avec laquelle ils apprennent certaines associations. En contrepartie, cependant, comme ils seraient plus sensibles ou attentifs aux détails, et plus enclins à réévaluer leurs choix à la lumière de nouvelles informations, ils devraient être plus rapides à percevoir un changement de contingence et à s'y ajuster. Bien que ni le fait d'être proactif ni celui d'être réactif ne soit adapté dans tous les contextes, l'une et l'autre de ces stratégies représenteraient des solutions de compromis adaptées aux différences d'états entre les individus, ce qui pourrait expliquer le maintien de différents styles d'adaptation, plus ou moins flexibles, au sein d'une même population.

Empiriquement, suivant l'hypothèse d'un tel compromis entre vitesse et exactitude, il devrait donc y avoir une corrélation négative entre les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus. Cela dit, plusieurs études testant cette hypothèse présentent des résultats contradictoires. Alors que certaines études ont démontré l'existence d'une corrélation négative entre les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus (e.g. Bebus et al., 2016; Griffin et al., 2013 ; Mazza et al., 2018), d'autres ont obtenu une corrélation positive (e.g. Guillette et al., 2015; Raine & Chittka, 2012) ou n'ont obtenu aucune corrélation (e.g. Boogert et al., 2010; Gibelli & Dubois, 2017; Shaw et al., 2015). Qui plus est, la méta-analyse de Dougherty et Guillette (2018) démontre que le sens de la relation entre certaines dimensions de la personnalité (c.-à-d. l'activité, l'agressivité, l'audace et

l'exploration) et les performances d'apprentissage est inconsistant entre les études, ce qui suggère que certains modérateurs pourraient être impliqués. Or, plusieurs facteurs externes et internes sont susceptibles d'interagir avec la personnalité sur les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus. D'une part, différents aspects relatifs à la mécanique de renforcement ou au mode de présentation de telles tâches pourraient influencer la difficulté subjective de chacune d'elles en fonction du style cognitif des individus. Par conséquent, la relation entre la personnalité et les performances cognitives des individus pourraient en être affectée, mais aussi l'intensité et le sens de la relation entre leurs performances d'apprentissage et de renversement. D'autre part, catégoriser le style cognitif des individus suivant le « speed-accuracy trade-off », le long d'un continuum entre le style proactif (rapide et approximatif) et réactif (lent et exact), ne représente peut-être qu'un axe d'un système d'interactions complexes dont découlent les stratégies cognitives de chacun. Aussi, une approche intégrée des profils de personnalité devrait permettre de mieux comprendre la nature de la relation qui existe entre chaque dimension de la personnalité et les performances cognitives des individus.

L'incertitude environnementale et le compromis vitesse-exactitude

Dans une perspective évolutive, il n'y a aucune raison apparente de s'attendre à ce que les processus cognitifs nécessaires à l'apprentissage émergent chez une espèce qui évolue dans un environnement statique. Pourtant, dans un environnement qui change sans cesse de manière imprévisible, l'apprentissage ne serait pas plus avantageux. C'est ce que Dunlap et Stephens (2016) appellent le « paradoxe de la variabilité ». Selon eux, l'apprentissage ne serait favorisé que lorsque la probabilité que les individus agissent de manière adaptée sur la base de préférences innées demeure inférieure à la probabilité conditionnelle que leurs expériences futures leur permettent de prédire les meilleures actions possibles. De manière analogue, il est parfois préférable pour les individus de s'en tenir à ce qu'ils savent déjà, plutôt que de s'engager dans un nouveau processus d'apprentissage. De fait, afin d'optimiser ses performances face à un environnement changeant, tout apprenant doit être en mesure de réguler l'alternance entre l'exploitation d'options familières et l'exploration d'alternatives potentiellement plus profitables. Or, pour y arriver, il semble falloir être en mesure de gérer différentes formes d'incertitudes

environnementales, telles que « l'incertitude attendue » (« expected uncertainty ») et « l'incertitude inattendue » (« unexpected uncertainty »; *e.g.* Cavanagh et al., 2012; Cohen et al., 2007; Payzan-LeNestour & Bossaerts, 2012). Alors que l'incertitude attendue relève du niveau de fiabilité des prédictions pouvant être faites dans un environnement connu, compte tenu de sa nature probabiliste, l'incertitude inattendue devrait plutôt être perçue comme le signal d'un changement possible dans la contingence environnementale (Yu & Dayan, 2005). Entre l'exploitation et l'exploration de son environnement, l'exploitation devrait être favorisée lorsque la contingence environnementale est connue, à l'intérieur d'une certaine marge d'erreur relative à l'incertitude attendue, alors que l'exploration devrait l'être davantage lorsque le niveau d'incertitude inattendue dépasse un certain seuil relatif à l'incertitude attendue.

De nombreux facteurs relatifs à l'état des individus peuvent engendrer des différences dans la manière dont ils utilisent l'information et gèrent l'incertitude environnementale (Mehlhorn et al., 2015). De ce fait, les individus diffèrent dans leur tactique de collecte d'informations, dans leur sensibilité au risque et dans leur utilisation d'assurances susceptibles de réduire les conséquences négatives potentielles de l'incertitude (Mathot & Dall, 2013; Mathot et al., 2012). Or, la stratégie qu'adopte un individu pourrait affecter différemment l'efficacité avec laquelle il gère l'incertitude attendue et inattendue. Par exemple, dans une situation où l'incertitude attendue est élevée (c.-à-d. que la fiabilité prédictive de l'environnement est faible en raison d'une stochasticité environnementale élevée), une stratégie exhaustive de collecte d'informations pourrait prendre davantage de temps et ralentir d'autant plus le processus d'apprentissage des individus. En contrepartie, une telle stratégie pourrait accélérer leur processus de renversement de l'apprentissage, leur permettant de détecter plus rapidement tout changement de contingence environnemental. Dans un tel cas de figure, la relation entre les performances d'apprentissage et de renversement devrait donc être négative. Toutefois, lorsque le niveau d'incertitude attendue est faible (c.-à-d. que la fiabilité prédictive de l'environnement est élevée en raison d'une stochasticité environnementale faible), la même stratégie pourrait être plus efficace et ainsi accélérer leur processus d'apprentissage. La relation entre leurs performances d'apprentissage et de renversement pourrait donc être nulle, voire positive. Ainsi, l'intensité et le sens de la relation entre les performances d'apprentissage et de renversement

de l'apprentissage des individus pourraient varier en fonction du niveau d'incertitude attendue et de la stratégie comportementale et cognitive adoptée par les individus pour y faire face.

En écologie comportementale, les différences de personnalité relatives aux comportements d'exploration sont généralement associées à des différences d'audace entre les individus (*e.g.* Mazué et al., 2015; Patrick et al., 2017; van Oers et al., 2004). Plusieurs études démontrent aussi que l'audace et l'exploration peuvent être associées à différentes performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage (*e.g.* Dugatkin & Alfieri, 2003; Carazo et al., 2014; Guillette et al., 2009; Mazza et al., 2018). Conformément aux prédictions de Sih et Del Giudice (2012), il est donc possible que le lien entre les performances cognitives des individus et certaines dimensions de la personnalité, telles que l'audace et l'exploration, repose sur différents compromis de risque liant les types comportementaux rapide/proactif-lent/réactif aux styles cognitifs rapide/inflexible-exact/flexible. Cela dit, si tel est le cas, plusieurs autres traits comportementaux et cognitifs apparentés à l'audace pourraient aussi répondre du même compromis. Déjà, sur le plan neurologique, il apparaît que le système dopaminergique joue un rôle important dans l'estimation de l'erreur de prédiction (*e.g.* Abler et al., 2006; Rodriguez et al., 2006; Schultz, 2007; Schultz, 2016; Schultz et al., 1997). Aussi, plusieurs considèrent qu'il est impliqué dans la régulation des processus d'apprentissage et de renversement (*e.g.* Cohen, 2007; Diederer & Schultz, 2015; Izquierdo & Jentsch, 2012; Krugel et al., 2009). Or, il semble que certaines différences dans le fonctionnement de ce système puissent également expliquer certaines différences interindividuelles d'impulsivité (*e.g.* Buckholtz et al., 2010; Cools et al., 2003; Dalley et al., 2007; DeYoung, 2013; Forbes et al. 2009). Par conséquent, l'impulsivité des individus pourrait, elle aussi, être associée à différentes stratégies de gestion de l'incertitude.

L'impulsivité et le compromis vitesse-exactitude

Classiquement, les « actions peu réfléchies, prématurément exprimées, indûment risquées ou inappropriées à la situation de l'individu, et desquelles résultent souvent des conséquences non désirées » (Durana et Barnes, 1993, cité dans Dalley et al., 2011, p.680, traduction libre), sont considérées comme relevant de l'impulsivité. Cela pourrait comprendre

les comportements de recherche de sensations, de nouveautés et d'aventures, la prise de risques, l'audace et la témérité (Depue & Collins, 1999). Ayant longtemps été l'une des dimensions de la personnalité parmi les plus étudiées en psychopathologie (Beauchaine & Neuhaus, 2008), l'impulsivité a été identifiée comme une caractéristique commune d'une variété de troubles psychiatriques, tels que les troubles du comportement, les troubles de personnalités, les troubles déficitaires de l'attention et les problèmes de toxicomanie (Moeller et al., 2001). Encore aujourd'hui, elle est généralement associée à certains déficits de prise de décision et de renversement de l'apprentissage (e.g. Clark et al., 2004; Franken et al., 2008; Izquierdo & Jentsch, 2012). Fait intéressant, certaines études tendent même à démontrer qu'elle peut être associée à certaines différences interindividuelles de sensibilité à l'incertitude (Leland et al., 2006; Luhmann et al., 2011). Cela dit, de nombreux paradigmes ont été utilisés dans la littérature pour la quantifier, allant des mesures auto-rapportées (e.g. Miller et al., 2004; Patton et al., 1995) aux mesures comportementales/expérientielles d'impulsivité (e.g. Izquierdo & Jentsch, 2012; Reynolds & Schiffbauer, 2004; Richards et al., 1999; Verbruggen et al., 2008). Aussi, le concept d'impulsivité est peut-être l'un des concepts en psychologie ayant le plus souvent souffert d'erreurs de jingle-jangle (e.g. DeYoung, 2013; Duckworth & Schulze, 2009; Kocka & Gagnon, 2014; Milyavskaya et al., 2019; Whiteside & Lynam, 2001).

À partir d'une analyse en composante principale effectuée sur les résultats obtenus de sujets humains sur quatre différents tests d'impulsivité standardisés (c.-à-d. la tâche de signal de stop, la tâche « Go/No-Go », la tâche de dévaluation temporelle classique et le test du ballon), Reynolds, Ortengren et al. (2006) avancent qu'il y aurait au moins deux principaux types d'impulsivité : l'impulsivité d'action (« impulsive disinhibition ») et l'impulsivité de choix (« impulsive decision-making »). L'impulsivité d'action relèverait de différences interindividuelles dans les processus d'inhibition et se manifesterait par des échecs d'inhibition de réponses inappropriées à un stimulus (Broos et al., 2012; Dalley et al., 2011). Quant à elle, l'impulsivité de choix « résulterait d'une évaluation déformée des conséquences différées du comportement » (Broos et al., 2012, p.1, traduction libre) et se manifesterait par une tendance à préférer les petites récompenses immédiates aux récompenses différées plus importantes, ou inversement, à préférer des coûts différés élevés à de plus petits coûts immédiats (Broos et al., 2012; Ho et al.,

1999). Déjà, il apparaît que l'une et l'autre de ces dimensions de l'impulsivité ne seraient pas corrélées, ni chez les rats ni chez les humains (Broos et al., 2012). Aussi, elles pourraient très bien être associées à différents types comportementaux.

Suivant l'intuition de Sih et Del Giudice (2012), les individus proactifs, qui misent sur la rapidité plutôt que l'exactitude, auraient tendance à être plus impulsifs de choix que les individus réactifs, qui eux misent sur les bénéfices à long terme d'un comportement plus prudent. En ce qui concerne l'impulsivité d'action, leur position est moins claire. Selon eux, les individus proactifs devraient avoir davantage tendance à commettre « l'erreur du jugement de Concorde », ayant plus de difficultés à mettre à jour une routine établie, même lorsque les bénéfices qui lui sont associés ne sont plus rentables. Ceci laisse à penser que les individus proactifs devraient aussi être plus impulsifs d'action. Cela dit, il semble qu'aucune étude empirique n'ait à ce jour formellement testé la possibilité que l'impulsivité de choix ou l'impulsivité d'action puissent être impliquées dans le compromis vitesse-exactitude. Qui plus est, selon toute vraisemblance, aucune étude n'a encore été faite afin de déterminer si l'une ou l'autre de ces dimensions de l'impulsivité interagissent avec l'incertitude attendue sur les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus.

Objectifs

L'objectif général de ce projet de maîtrise était d'explorer la possibilité que différents modérateurs intrinsèques et extrinsèques puissent affecter l'intensité et le sens de la relation pouvant exister entre certaines dimensions de la personnalité et les performances cognitives d'apprentissage ou de renversement de l'apprentissage des individus. Démontrer l'existence de tels modérateurs pourrait contribuer à expliquer les écarts dans la littérature quant aux prédictions de Sih et Del Giudice (2012). Ultimement, ce pourrait même contribuer à repousser les limites des connaissances concernant l'origine et le maintien des différences interindividuelles de personnalité, de style cognitif et de flexibilité.

Partant du présupposé selon lequel l'impulsivité pourrait être associée à différentes stratégies de gestion de l'incertitude, nous nous sommes intéressés aux effets potentiels de

l'impulsivité d'action et de l'impulsivité de choix sur les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus, sous différentes conditions d'incertitude attendue (Figure 1.2).

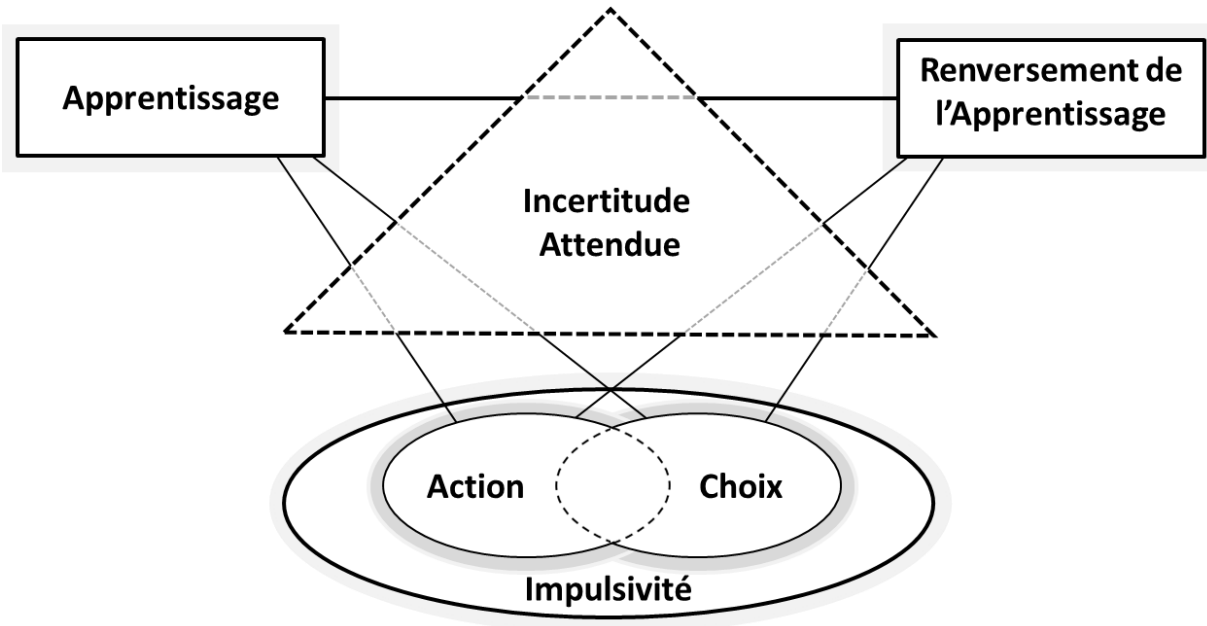


Figure 1.2. Schéma des relations entre l'apprentissage, le renversement de l'apprentissage et les construits d'impulsivité d'action et d'impulsivité de choix, sous l'effet de l'incertitude attendue.

Le premier sous-objectif du projet était d'abord de s'assurer que l'impulsivité d'action et l'impulsivité de choix peuvent être considérées comme des dimensions indépendantes d'impulsivité. Puis, le second sous-objectif était de tester la possibilité que l'impulsivité d'action, l'impulsivité de choix et l'incertitude attendue interagissent sur les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus. L'hypothèse de base était que, comme l'audace (*e.g.* Mazza et al., 2018), l'une ou l'autre de ces dimensions de l'impulsivité puisse être associée à certains patrons de compromis cognitif vitesse-exactitude, entre les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus. Cela dit, nous anticipons que les patrons de compromis que nous pourrions observer puissent dépendre de plusieurs facteurs. Aussi, nous voulions déterminer si l'intensité et le sens de la relation pouvant exister entre une dimension d'impulsivité donnée et les performances cognitives des

individus étaient susceptibles de varier en fonction d'une autre dimension de leur profil d'impulsivité et/ou du niveau d'incertitude attendue.

Justification de l'utilisation de sujets humains et de tests cognitifs informatisés

Le plus souvent dans la littérature, les tâches de renversement de l'apprentissage utilisées offrent aux sujets de deux à quatre alternatives, parmi lesquelles l'une peut être associée à une plus grosse récompense (*e.g.* Bebus et al., 2016; Izquierdo et al., 2017; Mazza et al., 2018). Comme critère d'apprentissage, on utilise généralement un certain pourcentage de réponses correctes. Lorsque ce critère est atteint, on modifie expérimentalement la contingence de renforcement pour enclencher le processus de renversement de l'apprentissage. Le nombre d'erreurs commises ou le délai nécessaire à un individu pour atteindre le critère d'apprentissage est alors utilisé afin d'évaluer ses performances. Toutefois, ce genre d'approche ne permet pas nécessairement de capturer l'effet de différentes stratégies de gestion de l'incertitude, ou de différentes tactiques de collecte d'information, de prise de risque et d'assurance sur les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus. Aussi, il était souhaitable de mettre au point une tâche de renversement de l'apprentissage permettant d'apprécier les processus graduels d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus. Pour y arriver, nous appréhendions le fait de devoir effectuer de nombreux prétests, dont la réalisation n'aurait peut-être pas été réaliste avec des animaux de laboratoire, dans le temps alloué pour une maîtrise. Déjà, pour obtenir un effectif suffisant, les procédures expérimentales de mesures d'impulsivité et d'apprentissage auraient pu être très longues avec de tels sujets, sans compter le temps d'habituation qui leur aurait été nécessaire, afin de leur permettre de se familiariser avec les dispositifs expérimentaux. Par conséquent, de faire appel à des sujets humains et d'utiliser des tests cognitifs informatisés a été privilégié. Grâce à la plateforme de myriadisation du Turc mécanique (MTurk) d'Amazon, il était alors possible de collecter les données d'un grand nombre de participants, et ce, en beaucoup moins de temps qu'en laboratoire (≈ 100 participants/24h). Ainsi, certains prétests ont pu être effectués, afin de mettre au point la tâche d'apprentissage ainsi que la méthode d'analyse statistique. Par tranche de 25 participants, 50 participants ont été recrutés à cet effet. Qui plus est, avec des sujets humains, il était alors possible d'utiliser des tests comportementaux standardisés d'impulsivité

(i.e. Millisecond Software, 2018a [Verbruggen et al., 2008]; Millisecond Software, 2018b [Reynolds & Schiffbauer, 2004]), et même d'implémenter le « Barratt Impulsiveness Scale questionnaire » (BIS-11; Patton et al., 1995), l'une des mesures d'impulsivité parmi les plus souvent employées en psychologie (Stanford et al., 2009), comme mesure complémentaire d'impulsivité. Par ailleurs, devant l'alternative d'opter pour un protocole expérimental impliquant l'utilisation d'animaux de laboratoire, nous considérons qu'il était plus éthique d'opter pour un protocole faisant appel à la participation volontaire de sujets humains, et qui était sans risque pour leur santé physique ou psychologique (au-delà de ceux rencontrés suivant le cours normal de la vie de tous les jours). Aussi, le projet de recherche a dû être approuvé par le comité d'éthique de la recherche en sciences et en santé (CERSES) de l'Université de Montréal (Certificat #CERSES-18-011-D).

Chapitre 2 : Effets modérateurs du profil d'impulsivité et de l'incertitude sur un compromis cognitif vitesse-exactitude associé à l'impulsivité

RICHARD-DIONNE, E. & Dubois, F.

Université de Montréal,

Département de sciences biologiques,

Montréal, Qc, Canada

Article en préparation

Moderating effects of impulsivity profile and uncertainty in an impulsivity-related cognitive speed-accuracy trade-off

RICHARD-DIONNE, E. & Dubois, F.

Département de sciences biologiques,
Campus MIL,
Université de Montréal,
1375 Ave. Thérèse-Lavoie-Roux,
Montréal, QC H2V 0B3, Canada

Abstract

Individuals differ in their cognitive performances, in their ability to learn, acquire new information, and flexibly adjust their behavioral responses when a change in contingencies occurs. In recent years, some advocate that fast/proactive-slow/reactive behavioral types are linked to fast/inflexible-accurate/flexible cognitive styles through divergent risk-reward trade-offs. However, it seems that there is a discrepancy in the literature about the existence and nature of such a speed-accuracy trade-off. One explanation could be that the link between personality and cognition is moderated by different factors. Thus, we explored here how impulsive actions, impulsive choices, and expected uncertainty may interact altogether on learning and reversal learning performances in humans. To assess their impulsivity, participants had to fill out the Barratt Impulsiveness Scale (BIS-11) and to complete both a Stop Signal Task (SST) and an Experiential Discounting Task (EDT). Then, their learning and reversal learning performances were measured in a new Reversal Learning Task (RLT), under different levels of reinforcer uncertainty. Although, BIS-11 impulsivity subscales were highly correlated among them, our results support that action impulsivity and choice impulsivity are independent dimensions of impulsivity. Furthermore, the link between action impulsivity, learning and reversal learning performances depended on expected uncertainty and choice impulsivity. Taken together, our results suggest that action impulsivity and choice impulsivity are neither to be considered *per se* as positive nor negative predictor of cognitive performances, as their effects may depend on uncertainty and/or individual's impulsivity profile as a whole. Thus, the speed-accuracy trade-off may need to be revised and refined.

Keywords: learning, reversal learning, cognitive performances, individual differences, personality, speed-accuracy trade-off, uncertainty, action impulsivity, choice impulsivity

Introduction

Learning is generally considered as an evolutionary adaptation to deal with the uncertainty of a changing and complex environment (*e.g.* Aoki & Feldman, 2014; Dridi & Lehmann, 2016; Plotkin & Odling-Smee, 1979), conferring to individuals some kind of reversible behavioral plasticity (Dukas, 1998; Shettleworth, 2010). It is reversible to the extent that cognitive flexibility allows individuals to acquire new information and adjust their behavioral responses when change in contingencies occurs (Izquierdo et al., 2017; Tello-Ramos et al., 2019). This adaptive general learning ability is thus used by rational agents to reduce the risk of errors in decision-making processes, chose appropriate context-dependent course of actions, and update behavioral rules if needed. As for other cognitive abilities, the assessment of individual learning ability and cognitive flexibility is achieved indirectly, through different performance measurements, using learning and reversal learning tasks in which preferences for stimuli can be acquired by association, and previously learned preferences need to be adjusted to new contingencies (*e.g.* Bebus et al., 2016; Izquierdo et al., 2017; Mazza et al., 2018; Tello-Ramos et al., 2019). Interestingly, in a range of animal species, including humans, there is intra- and interindividual variation in cognitive performances, and neither learning nor reversal learning are exceptions (Cauchoix et al., 2018). However, it is not simple to fully understand why. An important aspect of this matter is that cognition, defined broadly as every mechanism by which an organism acquires, processes, stores and uses information (Dukas, 2004; Shettleworth, 2001; Sih & Del Giudice, 2012), is influenced by many underlying internal and external factors that potentially interact altogether and cannot always be accounted and controlled for.

In the last 20 years, behavioral ecologists and cognitive scientists brought back from the literature in comparative and applied psychology that variation in cognitive performances is not only a matter of variation in cognitive ability *per se* (Gruszka et al., 2010) but also of variation in “personality” and “cognitive style” (*e.g.* Bebus et al., 2016; Carere & Locurto, 2011; Mazza et al., 2018; Sih & Del Giudice, 2012). The idea is that repeatable patterns in individuals’ behaviors across time and context, subsumed under the concept of animal personality or temperament (Réale et al., 2007), may be linked to their cognitive style, *i.e.* the strategy or the way they

approach a cognitive task (*e.g.* Bebus et al., 2016; Carere & Locurto, 2011; Griffin et al., 2015; Sih & Del Giudice, 2012), which may affect, in turn, their cognitive performance measurements. Hence, those variations in personality and cognition are key issues in behavioral ecology, as they may have important ecological and evolutionary implications. Their potential ultimate consequences cannot be neglected considering cognitive performances, as adaptive learning performances, may influence fitness (*e.g.* Ashton et al., 2018; Pasquier & Grüter, 2016; Raine & Chittka, 2012). And yet, proximal causes of covariations in personality and cognitive style, their interrelation and interdependence, as well as their proximal consequences on learning performances are not well understood.

According to Sih and Del Giudice (2012), one explanation of the existence of individual variation in personality and cognitive style could lie in divergent strategic risk-reward trade-offs, linking fast/proactive-slow/reactive behavioral types to fast/inflexible-accurate/flexible cognitive styles. As a result of architectural constraints and/or long term selection pressures on the structure of behavior, suites of correlated behaviors (or “behavioral syndromes”) would thus be maintained, as distinct behavioral types would do equally well overall in a variable/heterogeneous environment, even though they may exhibit suboptimal behaviors in certain situations (Sih et al., 2004). Likewise, fast/proactive behavioral type (more bold, aggressive, explorative, active and social) might be able to take advantage of environmental stability, being fast but not flexible learners, while slow/reactive behavioral type (less bold, aggressive, explorative, active and social) might be able to deal better with changes in contingencies, being more flexible, at the expense of learning speed (*e.g.* Griffin et al., 2013; Guillette et al., 2011; Guillette et al., 2009). Empirically, following Sih and Del Giudice (2012) hypothesis, there should therefore be a pattern of negative correlation between learning and reversal learning performances, faster learners being slower to update behavioral response when a change in contingencies occurs, and vice versa. However, there is a discrepancy in the literature about Sih and Del Giudice (2012) speed-accuracy trade-off predictions. Whilst some studies have shown a negative correlation between learning and reversal learning performance (*e.g.* Bebus et al., 2016; Griffin et al., 2013 ; Mazza et al., 2018), others have shown a positive correlation (*e.g.* Guillette et al., 2015; Raine & Chittka, 2012) or no correlation at all (*e.g.* Boogert et al., 2010;

Gibelli & Dubois, 2017; Shaw et al., 2015). In addition, Dougherty & Guillette (2018) meta-analysis also revealed that the direction of the relationship between personality (boldness, activity, exploration, aggressivity and sociability) and learning is inconsistent across studies, calling for empirical studies on the underlying factors which might be involved in this discrepancy as well.

One thing that might have been overlooked, though, is that different forms of uncertainty need to be dealt with during the learning process and may affect the strength and direction of the relationship between personality and cognitive performances. Learning in a changing environment indeed requires dealing simultaneously with expected uncertainty, which arises from the predictive reliability of environmental stochasticity, and unexpected uncertainty, which arises rather from a change in the expected environmental contingency of probabilistic stimuli-action outcomes (*e.g.* Bland & Schaefer, 2012; Cohen et al., 2007; Payzan-LeNestour & Bossaerts, 2011; Yu & Dayan, 2005). Admittedly, individuals might employ different strategies to manage uncertainty, using to different extents sampling, risk-taking and insurance tactics, which may partly explain personality-related differences in learning speed and flexibility (Mathot et al., 2012). However, the way individuals manage one of these forms of uncertainty might also affect their efficiency to manage the other. For instance, not being bothered with unexpected uncertainty could accelerate learning despite expected uncertainty, but it could also slow down reversal learning, inducing more perseverative errors when an actual change in contingencies occurs. Therefore, the speed-accuracy trade-off might very well depend on the diverging effects of personality-related, or state-dependent strategies used to manage uncertainty. Interestingly, it seems that the dopaminergic system, well conserved across species (Chudasama, 2011), relates to the ability to estimate reward probability and prediction-error under uncertainty (*e.g.* Abler et al., 2006; Rodriguez et al., 2006; Schultz, 2007; Schultz, 2016; Schultz et al., 1997), as well as it relates to learning/reversal learning performances (*e.g.* Cohen, 2007; Diederer & Schultz, 2015; Izquierdo & Jentsch, 2012; Krugel et al., 2009) and impulsivity (*e.g.* Buckholtz et al., 2010; Cools et al., 2003; Dalley et al., 2007; Forbes et al. 2009). Thus, individual differences in impulsivity could be linked to different risk/uncertainty management strategies.

Impulsivity has long been one of the most studied personality dimensions in psychopathology (Beauchaine & Neuhaus, 2008), and is indeed commonly associated with decision-making and reversal learning deficits (*e.g.* Clark et al., 2004; Franken et al., 2008; Izquierdo & Jentsch, 2012). Although it has long suffered from jingle-jangle fallacies (Block, 1995), it seems however that there are at least two independent subconstructs, or dimensions of impulsivity, namely *action impulsivity* and *choice impulsivity*, which may be linked to different decision-making biases (Broos et al., 2012; Dougherty et al., 2009; Reynolds et al., 2006; Reynolds et al., 2008). Whereas action impulsivity refers to individual differences in response inhibition processes, as reflected by failed inhibition and contextually inappropriate behavioral response to prepotent stimuli, choice impulsivity refers generally to individual differences in temporal discounting rate, as reflected by an inclination towards smaller immediate rewards over larger delayed alternatives (Broos et al., 2012). Yet, we still know neither if impulsivity of action and/or of choice are linked to a speed-accuracy trade-off or not, nor if these dimensions of impulsivity, if any, could intensify or mitigate the effect of expected and/or unexpected uncertainty on learning and reversal learning performances.

Here, we analyzed the effect of action impulsivity and choice impulsivity on learning and reversal learning performances, under different conditions of expected uncertainty. For ethical and methodological reasons, we opted for human data collection through Amazon' Mechanical Turk (MTurk) crowdsourcing platform. We included in our Human Intelligence Task (HIT) self-reported and behavioral measures of impulsivity, as well as a new original reversal learning task (RLT). In the literature, RLTs usually provides a choice between 2-4 alternatives and authors use most of the time perseverative errors or delay to reach a given percentage of successful responses as proxy for learning latency (*e.g.* Bebus et al., 2016; Izquierdo et al., 2017; Mazza et al., 2018). However, this approach may not fully capture the effect on performances of individual differences in sampling, risk-taking and insurance tactics used to manage uncertainty. Thus, we propose here a new probabilistic RLT that allows to assess the smooth individual reinforcement learning and reversal learning process of discrimination between (64) cue combinations of different rewarding values, which varied randomly around their means according to the experimental condition of expected uncertainty. First, we expected that behavioral proxy

measures of action impulsivity and choice impulsivity would be independent and linked to different learning/reversal learning performances. Second, we anticipated that expected uncertainty would have overall a negative effect on performances, but that some impulsivity profiles would deal better with expected uncertainty, whereas some others would deal better with unexpected uncertainty. For example, one could expect that individuals with high action impulsivity would be faster than others in learning under high expected uncertainty, not being bothered by unexpected uncertainty when a contingent response is less rewarding than expected due to environmental stochasticity. Conversely however, they might be slower than others in reversal learning, making more perseverative errors when an actual change in contingencies occurs. Third, we expected that the fast-inflexible/slow-flexible performance patterns that predict the speed-accuracy trade-off between learning and reversal (with fast learners expected to be slow at reversal and vice versa) may only be seen under some level of expected uncertainty, and/or for some impulsivity profiles. Using the same example, such a trade-off pattern between learning and reversal learning performances of high action impulsivity individuals might only be seen under high expected uncertainty, as the contrast before and after a change in contingencies is more obvious under low expected uncertainty. In addition, such trade-off pattern might only be true for individuals with high action impulsivity AND intermediate choice impulsivity, as low choice impulsivity individuals might be faster, and high choice impulsivity individuals might be slower in both learning and reversal learning, for example. However, to our knowledge, there is still nothing in the literature to support precise hypothesis on the combined effect of impulsive action, impulsive choice and/or expected uncertainty on learning and reversal learning performances.

Methods

Recruitment and general procedure

A total of 200 adult participants responded to an online MTurk study on the “Effects of spontaneity, motivation and uncertainty on learning performance”. To access this HIT, participants had to have between 100 and 10 000 approved HITs, a 90% approval rate from previous requesters, and come from Canada, United Kingdom, or United States. Volunteers who

accessed informed consent form were attributed a random identifier number from 1 to 999,999 for data collection and analysis. If they agreed to participate, correctly answered two control questions of color discrimination, and declared on their honor that they were participating in this research with honesty and commitment, participants were asked for their MTurk Worker ID before being redirected to the main study. They were offered US\$ 1.99 compensation to complete this HIT. Their participation consisted of a four-step online session where they had to: (i) complete the Barratt Impulsiveness Scale questionnaire (BIS-11; Patton et al., 1995), (ii) perform a Stop Signal Task (SST; Millisecond Software, 2018a; Verbruggen et al., 2008), (iii) perform an Experiential Discounting Task (EDT; Millisecond Software, 2018b; Reynolds & Schiffbauer, 2004), and (iv) perform our original Reversal Learning Task (RLT). Afterward, they were redirected to the debrief form, where they were asked again their MTurk Worker ID and got a secret completion code in order to receive compensation via their MTurk account.

Informed consent, BIS-11 questionnaire, and debrief form were presented using *Qualtrics Survey software* (Qualtrics, Provo, UT, USA), whereas SST, EDT, and RLT were administered through *Inquisit Software* (Millisecond Software, LLC, Seattle, USA). Data from 9 participants were not collected due to technical issues, while those from 50 other participants were excluded from the analyses because they performed the same test twice (1) or used an Inquisit Runtime Command to skip one or more sections of the HIT (49). Overall, data from 141 participants (73 females, 65 males, 2 transgenders and 1 other) with a mean age of 36.652 years (SD = 11.436 years) were then considered for analysis.

Barratt Impulsiveness Scale (BIS-11)

The well-known BIS-11 (Patton et al., 1995) questionnaire was included in our HIT to assess the correlation between self-report and behavioral measures of impulsivity. It includes 30 items measured on a 4-point scale (rarely/never, occasionally, often, almost always/always), scored in reverse order for some items to avoid a response bias. Each participant's score on each item was then aggregated in one of three impulsivity subscales: attentional impulsivity (ATT) or the inability to focus attention or concentrate, motor impulsivity (MOT) or acting without thinking, and non-planning impulsivity (NP) or the lack of future planning or forethought

(Stanford et al., 2009). The higher the summed score, the higher the subscale level of impulsiveness. Thus, ATT, MOT, and NP were rated on 141 participants.

Stop Signal Task (SST)

Action impulsivity was measured as latency of response inhibition using SST (Millisecond Software, 2018a; Verbruggen et al., 2008). Participants first underwent a practice block of 8 trials and then 3 experimental blocks of 64 trials. At each trial, an arrow pointing left or right (the *GO* stimulus) was presented for 1,250 ms in a fixation circle (Figure S1). Unpredictably, for one in four trials, a cross (the *STOP* signal) was projected over the *GO* stimulus after a delay that varied between 50 and 1150 ms. Participants were instructed to press the “D” (for left) or the “K” (for right) key to indicate the direction of the arrow, responding as quickly and accurately as possible, unless the *STOP* signal appeared, in which case they had to withhold response for this trial. The stop-signal delay (SSD), which was initially set at 250 ms, was adjusted after each trial by being increased or decreased by 50 ms following a successful or failed inhibition, respectively. Following Logan et al.’s (1984) horse-race model and method, each participant’s *STOP* signal reaction time (SSRT) was then calculated by subtracting his or her mean SSD from his or her mean *GO* reaction time (RT). As inhibitory process latency (Broos et al., 2012; Verbruggen & Logan, 2008), longer SSRT was therefore considered to reflect higher level of action impulsivity. However, in accordance with the assumptions of the subtraction method used to calculate SSRT (see Band et al., 2003; Logan et al., 1984), SSRT of 59 participants who successfully inhibited a proportion of responses significantly different from 50% ($p < 0.05$) were considered as missing values. Among the remaining values, one additional SSRT was rejected since it was negative. Hence, action impulsivity was rated on 81 participants.

Experiential Discounting Task (EDT)

Choice impulsivity was measured as the slope of a probabilistic reward discounting curve using EDT (Millisecond Software, 2018b; Reynolds & Schiffbauer, 2004). Participants first underwent a practice block of 16 trials and then 4 experimental blocks of at least 16 trials. At the beginning of each trial, two light bulbs were presented, each with a given amount of fictive

money, as alternative options (Figure S2). After clicking the START button to initiate trial, bulb(s) that could be chosen was or were turned ON. On regular trials, both bulbs were turned ON. However, when one of the two options was chosen four consecutive times, a forced trial was triggered and only the non-chosen bulb was turned ON. When they could be chosen, the left bulb offered a delayed (0, 7, 14, or 28 s) and probabilistic (4 out of 10 chances of winning) STANDARD amount of US\$ 30.00, whereas the right bulb offered an immediate and certain ADJUSTED amount, between US\$ 0.00 and US\$ 30.00. The STANDARD amount delay was 7 s in practice block and 0, 7, 14, or 28 s for each 4 experimental blocks, chronologically. The ADJUSTED amount, which was initially set at US\$ 15, decreased or increased after each trial if the participant chose the ADJUSTED or the STANDARD option, respectively, except on forced trials. Adjustment percentage varied from 15% to 2% as the gap increased between the initial US\$ 15 and the actual ADJUSTED amount (see details in Reynolds and Schiffbauer, 2004). When an amount was granted at the end of a trial, a money bag GIF was activated and had to be selected by the participant before next trial could be started, cashing in his or her profit to the sound of a cash register before START button reappears. Given its probabilistic uncertainty, if no amount was granted on a trial STANDARD option was selected, the money bag GIF was not activated, and next trial could only be started after the corresponding delay had elapsed, with the reappearance of the START button. Before the task begins, participants were instructed to make their choices in order to gain as much as they can, just as if they were really going to cash in that money at the end of the task. After a minimum of 16 choices per block, each experimental block took end when an indifference point was reached between the options (*i.e.* when 3 STANDARD and 3 ADJUSTED amounts were chosen over the last 6 regular trials) or when the block interval expired (*i.e.* when 32 STANDARD options were chosen in the actual block), whichever occurred first. Indifference points (I_0 , I_7 , I_{14} , and I_{28}) were calculated as the average ADJUSTED amounts over the last 6 regular trials of each respective block for each participant. To control for interindividual variability in risk tolerance in order to assess the discount curve of each participant, indifference points (I_n) were divided by I_0 (see Reynolds & Schiffbauer, 2004). For each participant, the transformed indifference points (I'_n) were then used to fit the following hyperbolic equation (Mazur, 1987):

$$V = \frac{A}{(1 + KD)} \quad (1)$$

where the subjective value of the delayed reinforcer V (estimated by I'_n) declines as a function of the transformed value of the reinforcer A (*i.e.* $I'_0 = 1$), the length of delay of reinforcer delivery D (0, 7, 14, or 28 s) and a subjective discount rate K . As a measure of the extent to which delayed gains lose value for the participant (Broos et al., 2012; Hamilton et al., 2015), higher K was therefore considered to reflect higher level of choice impulsivity. However, K could not be assessed for 33 participants who have not reached all four I'_n . For 35 other participants, estimated K s were rejected, in accordance with Reynolds and Schiffbauer's (2004) rejection criterion, because the fitted models R^2 was lower than 0.30. In addition, estimated K s were also considered as missing values in 5 suspicious cases for which discounting curves were ascending. Hence, choice impulsivity of 68 participants was rated.

Reversal Learning Task (RLT)

Learning and reversal learning performances were measured using a new original RLT, under one of three experimental levels of reinforcer uncertainty (LRU), as different conditions of expected uncertainty to which each participant was randomly assigned. Participants first underwent a practice block of 16 responsive trials and then one or two experimental blocks of maximum 128 responsive trials, corresponding to a learning phase (LP) and a reversal learning phase (RLP). At each trial, a grid of 64 different boxes was presented for a maximum of 10 s (Figure S3). Time left for the trial was displayed at the top right of the grid. Placed at random on the grid, each box displayed a unique combination of cues from 3 different modalities, namely a color (red, yellow, green, or blue), a shape (square, diamond, circle, or pentagon) and a letter (A, B, C, or D), and each cue was assigned a Gross Amount of Points (GAP). During the practice phase, each cue yielded the same GAP (10 points) in order to partially control for initial cue preferences. To enable learning, different GAP (4, 8, 12 or 16 points) were then randomly assigned to each cue within each modality (without replacement) just before the LP begins. During each trial, the participants had to click on a box, which was then displayed during 1 s in the middle of the grid

with the gain earned for that trial. Despite reinforcer-cue contingency, however, the amount a cue yielded each trial varied randomly around its GAP within plus or minus 2, 3 or 4 points, according to the participant's assigned LRU. For each cue of the chosen combination on a given trial, a bias value was picked at random into each cue own discrete uncertainty set, without replacement (except when the set was emptied, in which case sampling restarted from the original set). For instance, in the case of the intermediate LRU, the original uncertainty set of each cue consisted of the discrete numbers between -3 and 3, inclusively. The actual gain on a trial was then the sum of the GAP assigned to each cue of the chosen combination (for a subtotal of 12, 16, 20, ..., or 48 points) and their respective random bias for that trial (for a combined bias of plus or minus 6, 9 or 12 points). With a 500 ms interval, trials succeeded one another, displaying updated total score at the bottom of the screen. If a participant had not selected a box within 10 s on a given trial, he or she got no point for that trial, which was considered as a non-responsive one. Before the task begins, participants were told that some boxes, according to the cues on them, were on average more profitable than others, no matter their position on the grid or what happened in previous trials. They had no idea of how much a box could yield, nor of the length of the uncertainty margin. They were instructed to figure out on their own which cues were more profitable in order to maximize their performance over trials. After each trial, a Moving Average of GAP (MAGAP) over the last 16 trials was calculated with respect to the current reinforcer-cue contingency. A MAGAP exceeding 90% (*i.e.* 43.2 points) of the maximum GAP per trial (48 points) was used as a learning criterion and was required to implement the RLP. More precisely, if a participant reached this learning criterion, he or she experienced 16 additional responsive trials before the RLP was triggered without notification. At this point, a change in contingencies occurred. A new GAP was reassigned to each cue within each modality following two possible ways: the GAP a cue could yield changed respectively from 4, 8, 12 or 16 points to (i) 16, 4, 8 or 12 points or to (ii) 12, 16, 4 or 8 points. To set which way the change in reinforcer-cue contingency occurred in a modality, the profitability of each modality in the LP was calculated as the product of the highest percentage of use of a cue in that modality and its respective GAP. The GAP of each cue within the most profitable modality changed according to the second way (ii), whereas the GAP of each cue within the two other modalities changed according to the first way (i), using

random tiebreaker if necessary. The task took end 16 responsive trials after the participant reached the learning criterion in the RLP or when the maximum responsive trials (128) was reached in one experimental block. Experimental contingencies and the identity of the boxes that have been chosen over trials were recorded for detailed analysis. In order to assess the participants' performance over time, a score between 0 and 9 have been attributed to them each trial according to the number of cues, in each modality, that they have successfully dismissed as less profitable than the cues of the chosen combination (*i.e.* by not favoring them instead). For example, if a participant has chosen the most profitable color (and then got 16 points for this choice), the score would be 3 for that modality. By contrast, if he or she got 8 and 12 points for the 2 other modalities, the scores would be 1 and 2, respectively for those modalities, and the score for the chosen combination would then equal to 6. These scores were then summed over trial periods (TP) of 16 trials, for a maximal success score of 144 in each TP (up to 8 TP per phase). Participant's initial success scores (at TP = 0 of each phase) were also calculated following the same approach from the 16 responsive trials preceding each phase beginning, with respect to the incipient phase reinforcer-cue contingency. These are the success scores used to analyze participants' performances over time, from TP = 0 to the last TP reached before phase ends, in LP and in RLP. Since we are interested in what influences participants performance slope rather than what influences their performance intercept, smoothing success score over time from 16 trials before each phase beginning allowed to compare participants on a similar initial performance basis in the LP and in the RLP, and otherwise statistically control for individual differences in this respect. Data from 28 participants were excluded because they selected the same grid coordinates on two consecutive trials more than 48 times, did not respond in 48 trials or more, and/or had a response mean latency lower than 500 ms. No participant who reached the learning criterion in the LP was excluded this way. Of the remaining 113 participants, 47 reached the learning criterion in the LP and, in doing so, have been able to access the RLP. Among these, 31 reached again the learning criterion in RLP.

Statistical analysis

To see if there is an overall correlation between learning and reversal learning performances, pairwise Kendall's rank correlation test was performed between the number of trials it took to reach the learning criterion in each phase, from all participants who accessed RLP and reach again the learning criterion in this phase.

Prior to any further analysis, BIS-11 impulsivity subscales, SSRT and log-transformed K (see Reynolds et al., 2006; Richards et al., 1999) were z-scored. Using the 1.5 interquartile rule on these transformed data to find outliers, we excluded 1 NP, 2 SSRT and 2 K that were replaced by missing values. Pairwise Kendall's rank correlation tests were then performed between proxy measures of impulsivity. Among participants for which learning data were retained for analysis, at least one of the two behavioral proxy measures of impulsivity (*i.e.* SSRT and/or K) was assessed for 91 of them, of whom 42 reached the learning criterion in the LP. Their proxy measures of impulsivity were z-scored again prior to handle those for which there was still one proxy measure of impulsivity missing, in order to replace these values with the mean value of each respective proxy (*i.e.* ≈ 0).

To examine how and which factors affected the performance of these 42 participants in the RLT, we performed generalized linear mixed-effects models (GLMMs; with logit link and Laplace approximation), assuming a binomial distribution (for success and failures to dismiss less profitable cues, in each cue modality, choosing any combination). To fully grasp GLMMs' fixed effects and facilitate interpretation of interactions, it should be kept in mind that participants' LRU was coded as a continuous variable, in such a way that at LRU = 0 the amount a box yielded each trial varied randomly within plus or minus 6 points (rather than within 9 or 12 points, at LRU = 1 or LRU = 2, respectively), and that SSRT and K of the average participant ≈ 0 (*i.e.* each proxy z-scored mean value). LP and RLP performances analysis will be presented separately due to significant differences between experimental phases in many interactive effects between TP and SSRT, K, and/or LRU (Table S1). In each model, we entered individual success score as the response variable (see how success scores was calculated in RLT section of Methods). As fixed effects, we included TP and each two- and tree-way interactions between TP and LRU, SSRT,

and/or K (see fixed effects included in Table S2). Main effects of SSRT, K and LRU have not been included in models a priori because our interest is in the effects of impulsivity of action, impulsivity of choice and expected uncertainty on participants' performance *through time*. Furthermore, there is no reason one of them should be expected to bias initial success score (at TP = 0) in either LP or RLP before participants even experienced each incipient phase's reinforcer-cue contingency. Besides, as a matter of fact, complementary analysis showed that there was no significant effect of SSRT, K and/or LRU on LP or RLP initial success scores (*i.e.* at TP = 0; Table S3). As models' random components, intercept and slope over TPs (with interaction) were allowed to vary across participants in order to control for other interindividual differences (*e.g.* in cognitive abilities, motivations and/or strategies). In LP, separate GLMM analysis has also been made with all participants retained for analysis, in addition to GLMM analysis with LP learners' data only (as it is usually done to compare learning and reversal learning performances), to have perspectives on each factor effects with the biggest possible sample and with the same statistical sample as in the RLP.

To validate results and ensure that detected effects are not artifacts that might come from model complexity, backward stepwise model selection was then applied to each full model, each step removing the variable with the highest p-value until there are no more. From each subset of candidate models thus generated, we retained the model with the lowest AICc and compared results with full models. In addition, we did post-hoc analysis on the probability participants reached the learning criterion in LP using their binary learning status (learner vs non-learner) as the response variable in generalized linear models (GLMs; with logit link), assuming a binomial distribution. As predictors, LRU, SSRT, and K, as well as each two-way interaction between these predictors have been used in initial model. Then, backward stepwise model selection was applied, as above, retaining the model with the lowest AICc.

Data were treated and analysed in Matlab 9.7.0 (2019), except to produce coefficient plots and compare models on the basis of their AICc, which has been done in R (version 3.6.3, R Core Team, 2020, packages lme4, coefplot2 and MuMin).

Results

Delays to reach learning criterion in LP and RLP were not significantly correlated ($r_{\tau} = 0.173$, $p = 0.184$), indicating overall no apparent trade-off between learning and reversal learning performances among learners.

We found significant positive pairwise correlations ($p < 0.001$) between all three BIS-11 impulsivity subscales (NP, MOT, ATT; Table 2.1). By contrast, behavioral proxies (SSRT and K) were not correlated between each other. Only a weak correlation between SSRT and MOT may be noticed, although not significant considering Bonferroni's correction for multiple tests ($p < 0.005$).

Table 2.1. Pairwise correlations using Kendall's tau coefficient between Barratt Impulsiveness Scale (BIS-11; non-planning impulsivity [NP], motor impulsivity [MOT], and attentional impulsivity [ATT]) and behavioral proxy measures of impulsivity (action impulsivity [SSRT] and choice impulsivity [K]).

		BIS-11			Behavioral Proxies	
		NP	MOT	ATT	SSRT	K
BIS-11	NP	1	0.415 ***	0.456 ***	0.063	0.030
	MOT		1	0.587 ***	0.182 *	0.145 .
	ATT			1	0.009	0.060
Behavioral Proxies	SSRT				1	0.087
	K					1

“.”, “*”, “**”, and “***” indicates $p < .10$, $p < .05$, $p < .01$, and $p < .001$, respectively. Considering Bonferroni's correction for multiple tests the significance level is 0.005.

Considered all together into a single GLMM (91 levels, 931 observations), experimental phases showed some significant interactions with TP and SSRT, K, and/or LRU (Table S1). Basically, results indicate that participants showed slower improvement rate in the RLP than in the LP, with a significant interaction between TP and RLP (estimated coefficient $\hat{\theta} = -0.173$, 95% interval [-0.201; -0.144] and statistical significance $p \ll 0.001$), but also that the effect of action impulsivity and choice impulsivity, under different LRU, differed between LP and RLP (see Table S1 for interaction coefficients, 95% intervals, and significances). For the sake of simplicity, separated GLMM analyses enabled to appreciate these differences. In each separated GLMM

(Figure 2.1, Table S2), TP had a significant and positive effect on individual success score ($p \ll 0.001$), indicating that participants were more and more able over time to discriminate cues based on their profitability in both the LP and the RLP. However, the way in which SSRT, K, and/or LRU interacted with participants improvement rate indeed differed between the LP and the RLP models (as the full model including experimental phases indicated Table S1). Specifically, for the LP, the GLMM performed on all participants (91 levels, 652 observations; Figure 2.1a; Table S2a) showed only a significant negative interaction between TP and SSRT ($\hat{\theta} = -0.107 [-0.212; -0.002]$, $p = 0.046$). When considering learners alone (42 levels, 211 observations; Figure 2.1b; Table S2b) however, besides a similar significant negative interaction between TP and SSRT ($\hat{\theta} = -0.237 [-0.415; -0.058]$, $p = 0.010$), there were also a significant negative interaction between TP, SSRT and K ($\hat{\theta} = -0.177 [-0.304; -0.050]$, $p = 0.006$) and a significant positive interaction between TP, SSRT and LRU ($\hat{\theta} = 0.144 [0.017; 0.272]$, $p = 0.027$).

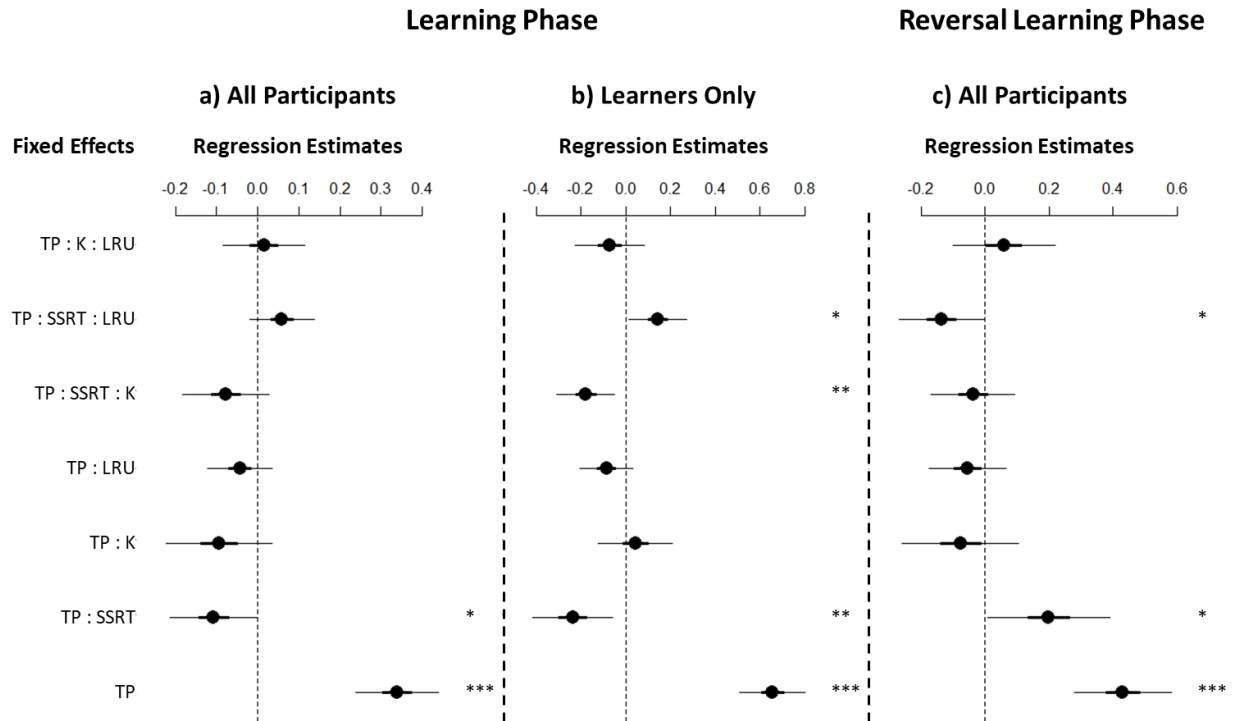


Figure 2.1. Effect size of trial periods (TPs) and each two- and tree-way interactions between TP and level of reinforcer uncertainty (LRU), action impulsivity (SSRT) and/or choice impulsivity (K) in generalized mixed-effect models (GLMMs) explaining success scores through time, in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), with all participants (a; 91 participants) and participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (b, c; 42 participants). Thick and thin lines crossing estimates represent 50% and 95% confidence intervals, respectively. “.”, “*”, “”, and “***” indicates $p < .10$, $p < .05$, $p < .01$, and $p < .001$, respectively.**

Using this latter GLMM (which describes learners’ performances) to predict the probability of success of different impulsivity profiles over TPs in LP provides a way to visualize these effects (Figure 2.2a, b). Simply put, in learning, under lower reinforcer uncertainty, learners’ improvement rate decreased with action impulsivity. In addition, the more learners’ choice impulsivity was high, the more their improvement rate decreased with higher action impulsivity, and conversely, the more it increased with lower action impulsivity. However, the more reinforcer uncertainty was high, the less learners’ improvement rate decreased with action impulsivity, to the point their improvement rate even increased overall with action impulsivity under higher reinforcer uncertainty.

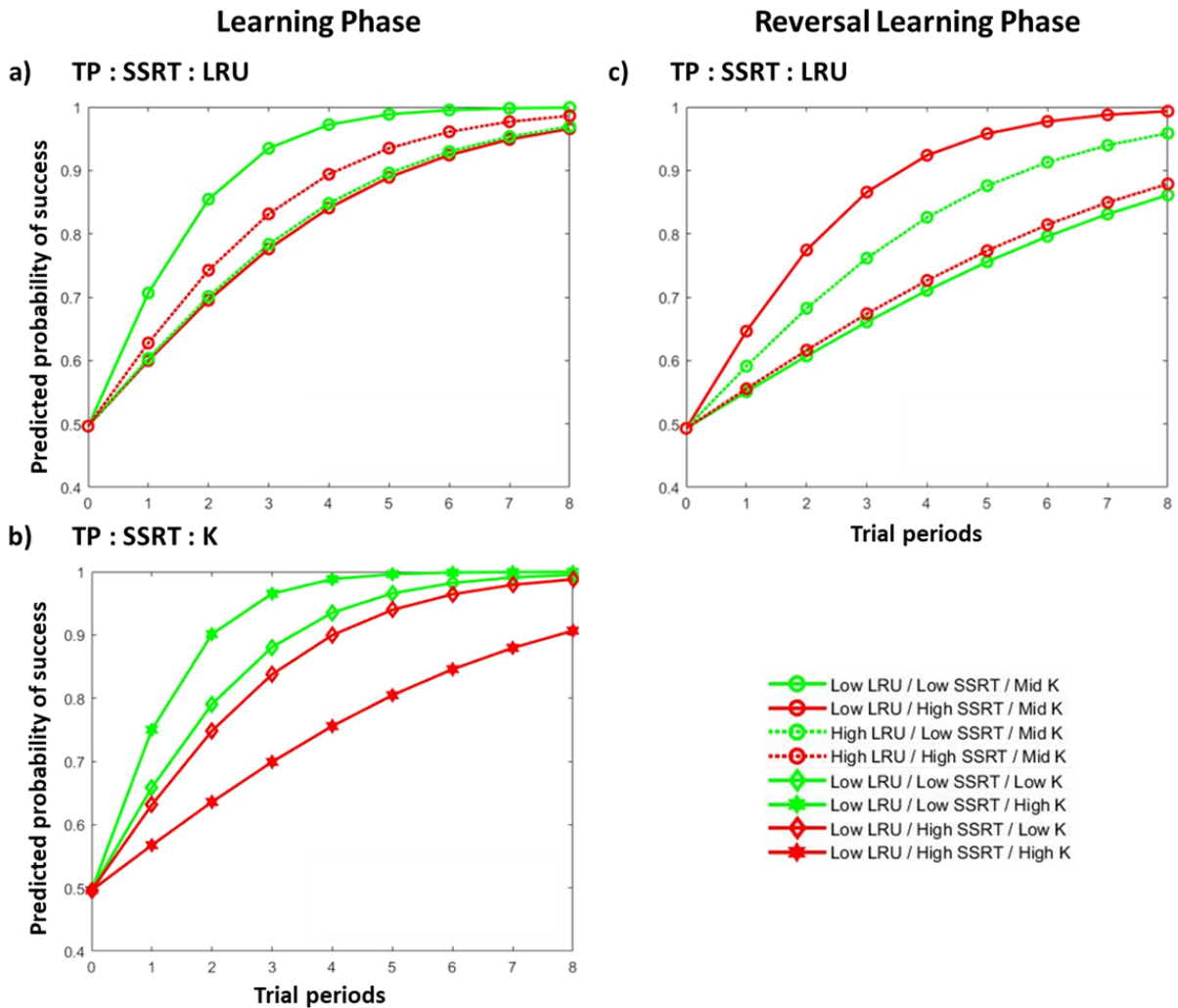


Figure 2.2. Predicted probability of success over trial periods (TPs) resulting from the interaction between TP, action impulsivity (SSRT) and levels of reinforcer uncertainty (LRU; a, c) or choice impulsivity (K; b), in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), estimated from generalized mixed-effect models (GLMMs) on participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (42 participants). Green vs. red lines stand for low vs. high SSRT, whereas diamond vs. circle vs. star stand for low vs. mid vs. high K. Low, mid, and high levels of SSRT and K were calculated as mean - SD (*i.e.* -1), mean (*i.e.* 0), and mean + SD (*i.e.* 1) of each respective behavioral proxy. Unbroken vs. dotted lines stand for low vs. high LRU (*i.e.* a combined bias of ± 6 vs. 12 points per trial).

In contrast, for the RLP, the GLMM (42 levels, 279 observations; Figure 2.1c; Table S2c) showed that the interactive effect of TP and SSRT was significantly positive ($\hat{\theta} = 0.200$ [0.016;

0.384], $p = 0.034$), whilst the interactive effect of TP, SSRT and LRU was significantly negative ($\hat{\theta} = -0.136 [-0.267; -0.006]$, $p = 0.041$). As above, this GLMM has been used to predict the probability of success of different impulsivity profiles over TPs in RLP to visualize these effects (Figure 2.2c). Thus, in reversal learning, under lower reinforcer uncertainty, learners' improvement rate rather increased with action impulsivity. Once again however, this effect was counteracted under higher reinforcer uncertainty. The more reinforcer uncertainty was high, the less learners' improvement rate increased with action impulsivity, to the point their improvement rate even decreased overall with action impulsivity under higher reinforcer uncertainty. In a nutshell, learners' improvement rate decreased in learning with action impulsivity and increased with it in reversal, but these patterns reversed with higher reinforcer uncertainty.

Each of the above-mentioned GLMMs effects have also been retained following backward stepwise model selections (Table S4), with one exception; model selection over LP GLMMs performed on all participants (91 levels, 652 observations) retained a significant negative interaction between TP and K ($\hat{\theta} = -0.093 [-0.175; -0.012]$, $p = 0.025$), rather than between TP and SSRT, compared to the initial model. In addition, although it was retained following model selection over RLP GLMMs (42 levels, 279 observations), the interactive effect of TP, SSRT and LRU was only marginally significant ($\hat{\theta} = -0.116 [-0.239; -0.008]$, $p = 0.066$) in the selected model. Nevertheless, these results neither discredit that, with the same participant sample (*i.e.* all participants who accessed the RLP), action impulsivity has divergent statistical effects on learning and reversal learning performances nor that these effects depend on reinforcer uncertainty. Moreover, effects found in this regard in LP and RLP initial models are also further supported by the significant interaction between phase, TP and SSRT ($\hat{\theta} = 0.192 [0.150; 0.234]$, $p \ll 0.001$) and the significant interaction between phase, TP, SSRT and LRU ($\hat{\theta} = -0.121 [-0.147; -0.095]$, $p \ll 0.001$) revealed in preliminary GLMM analysis including phases, with all participants retained for analysis (Table S1).

Finally, model selection in post-hoc analysis of the binary LP learning status (91 observations) also revealed a significant negative effect of K ($\hat{\theta} = -0.619 [-1.213; -0.026]$, $p =$

0.038), as the only factor retained, indicating that the probability of reaching the learning criterion in LP decreased with choice impulsivity.

Discussion

The results of the present study support three main aligned ideas: (i) that impulsivity is multidimensional, (ii) that some of these dimensions are linked to different speed-accuracy trade-off patterns depending on expected uncertainty, and (iii) that each of these dimensions is neither to be considered *per se* as a positive nor a negative predictor of cognitive performances, as their effects may depend on uncertainty and/or individual's impulsivity profile as a whole.

Action impulsivity and choice impulsivity proxy measures reflect distinct dimensions of impulsivity, or impulsivities

Consistent with previous studies, BIS-11 self-reported impulsivity subscales ATT, MOT and NP were highly correlated among them (*e.g.* Reise et al., 2013; Reynolds et al., 2006; Stanford et al., 2009), while none were significantly correlated with any behavioral proxy measures (Reynolds et al., 2006). Admittedly, the marginal correlation between SSRT and MOT calls for further focused research effort into the matter, considering the effect of Bonferroni correction on statistical power (Nakagawa, 2004). However, results suggest that the behavioral tasks used here measure something different than the participants' self-reported impulsive behavior. In any case, as others cast doubt about it (*e.g.* Reise et al., 2013; Steinberg et al., 2013), results do not support that BIS-11 measures three independent dimensions of impulsivity. Considering BIS-11 internal consistency, either BIS-11 impulsivity subscales depict the same general construct or, one way or another, the self-reported perception of a participant about his or her impulsive behaviors is somehow influenced by the self-reported perception of other impulsive behaviors. Hence, we call for caution in any consideration of BIS-11 subscales as independent factors.

On the other hand, as expected, behavioral proxy measures of impulsivity (SSRT and K) were not correlated, supporting the idea that impulsivity is multidimensional and that action impulsivity (as assessed by longer latency of response inhibition SSRT) and choice impulsivity (as assessed by steeper discount rates K) reflect independent dimensions of impulsivity, or

impulsivities, which is also consistent with previous studies (Broos et al., 2012; Reynolds et al., 2006).

Action impulsivity is linked to different speed-accuracy trade-off patterns depending on expected uncertainty

Taken together, our results support the hypothesis that the patterns of learning and reversal learning performances are linked to some dimensions of impulsivity and expected uncertainty. In this regard, one of the main results is that the strength and direction of the relationship between action impulsivity and learning/reversal learning performances changed under different conditions of expected uncertainty. Under lower reinforcer uncertainty, higher action impulsivity was linked to slower learning but faster reversal learning process, revealing a speed-accuracy trade-off pattern between learning and reversal learning performances. However, these relationships reversed under higher reinforcer uncertainty, reversing the speed-accuracy trade-off pattern as well. It seems therefore that the behavioral strategies individuals use in the face of uncertainty, according to their own action impulsivity, does indeed affect their efficiency to deal with expected and unexpected uncertainty, and hence their learning and reversal learning performances, in opposite directions. Moreover, as the nature of the contrasted speed-accuracy trade-off patterns revealed depended here on action impulsivity as well as on expected uncertainty, the very existence of such interaction between behavioral trait and uncertainty could help to understand the discrepancy in the literature about Sih and Del Giudice (2012) predictions.

Indeed, if action impulsivity can be linked to slower learning but to faster reversal learning process in a given condition of expected uncertainty, and vice versa in another one, there should be in both conditions a negative correlation between learning and reversal learning speed, with every appearance of a speed-accuracy trade-off. However, if there is not enough variation in action impulsivity, or if we do not take it into account, we may be unable to detect any such trade-off. Consistently, there was no overall correlation between learning and reversal learning delays to reach the learning criterion. Likewise, if the speed-accuracy trade-off revealed through the spectrum of action impulsivity tends to reverse under higher reinforcer uncertainty, it should

be unapparent at some point under intermediate conditions. Therefore, the detection of a speed-accuracy trade-off does depend not only on the variance in behavioral dimensions which are difference-maker between learning and reversal learning performances (as action impulsivity) but also on the condition in which they have such effects (as the level of expected uncertainty).

Concretely, the fast response inhibition process of low action impulsivity participants might have become more quickly and strongly “automatized” (see Verbruggen, Best et al. [2014] for a review on how associative learning might make of response inhibition a learned reflex) during LP under lower reinforcer uncertainty, which may have worked against those participants in RLP, when the unexpected change in contingencies occurred. In addition, slower response inhibition process may induce more accidental repeated checking, which may indirectly increase uncertainty, memory distrust, and thus the drive for even more checking (Linkovski et al., 2013). Hence, under lower reinforcer uncertainty, higher action impulsivity might have needlessly slow down learning in LP but might have helped participants to realize quickly that a change in contingencies had occurred in RLP. In contrast, under higher reinforcer uncertainty, repeated checking might have helped to mitigate the effect of misleading feedback in LP but might also have further increased the latency to validate that an actual change in contingencies had occurred, inducing more perseverative errors in early RLP. Moreover, the finding that individuals with higher inhibition deficit did not necessarily reverse their learning slower (as under low reinforcer uncertainty) is also consistent, by the way, with the facts that automatic response inhibition (involved in SST) and inhibitory control over previously learned associations (involved in RLT) differ in their timescale (Verbruggen, McLaren & Chambers, 2014), are not of the same level of top-down control (Nigg, 2017), and are underlied by distinct brain regions (Ghahremani et al., 2010).

Contrary to what was expected, however, reinforcer uncertainty did not have a significant effect, *caeteris paribus*, on learning or reversal learning performances. Although reinforcer uncertainty may have biased in some instances the assessment of cue relative values, undermining learning performance, it may also have artificially increased on several occasions

the reinforcer value of some boxes on average more profitable, and vice versa, promoting faster identification of more profitable combinations.

Performances linked to action impulsivity depend on environmental uncertainty and choice impulsivity

As previously mentioned, action impulsivity was not necessarily linked to bad performances, depending on the phase and expected uncertainty. In fact, we found that action impulsivity was linked to poorer learning performances under lower expected uncertainty, but to better ones under higher expected uncertainty. In addition, a high level of action impulsivity might have helped to deal with unexpected uncertainty in reversal learning, but only under lower expected uncertainty. However, the effect of action impulsivity may not only depend on the environmental uncertainty; it may also be moderated/amplified as well by some other dimensions of individuals' impulsivity profile.

In this regard, results supported that for learners, under lower reinforcer uncertainty, the statistical effect of action impulsivity on learning performance was strengthened when coupled with choice impulsivity, making individuals with high action impulsivity even slower, and individuals with low action impulsivity even faster. This is another great example of a situation in which one dimension of impulsivity (as choice impulsivity) is neither to be considered *per se* as a positive nor a negative predictor of learning performance, as it could possibly be one or the other according to the impulsivity profile of the individual. Thus, some behavioral syndromes may be more adaptive than others. As Nigg (2017) conceives it, immediate reward preference (characterizing higher choice impulsivity) may be maladaptive or not, since it may be inappropriately compulsive, when coupled with breakdown in response inhibition (characterizing higher action impulsivity), or not. In fact, it is easy to assume that choice impulsivity may have been beneficial for participants with good reactive response inhibition, particularly in the condition of low reinforcer uncertainty, as every small immediate gain difference was a reliable indication of which response should be inhibited or not. On the contrary, with poor response inhibition, being impulsive in choice may have been rather detrimental, as those participants who might have some difficulty inhibiting response to some cues may also have been contented with

some combinations which ensured them a minimum, but suboptimal gain. This explanation is also consistent with our findings that choice impulsivity was linked to a higher probability of failed learning, thereby giving further support to the idea that it may have induced participants to be more easily contented with an insufficient gain (below the learning criterion).

Concluding remarks

The link between personality and cognition is not straightforward and is influenced by many confounded factors. Thus, we acknowledge that the behavioral proxy measures of impulsivity used here may represent indirect influence factors that affected general learning performances, as well as parallel effects of some underlying cognitive processes that also affected performances in the RLT. Obviously, lack of significant correlation between action impulsivity and choice impulsivity does not prove either that they are differentiable independent dimensions of impulsivity but merely justifies their use as independent potential predictors of cognitive performances. In addition, the behavioral proxy measures of impulsivity we used may not necessarily, precisely, and reliably reflect personality because, among other things, repeatability of these measures have not been tested here. Besides, while some studies suggest that action impulsivity and choice impulsivity should be considered as personality dimensions, having moderate to high repeatability (*e.g.* Anokhin et al., 2015, Odum, 2011, Soreni et al., 2009; Weafer et al., 2013), other studies challenge this assumption, reporting moderate to poor repeatability of their measures (*e.g.* Palmer et al., 2018; Smiths et al., 2013).

Nevertheless, the fact remains that different dimensions of impulsivity (given the state in which participants were at the time data were collected, as reflected by their behavioral proxy scores) was anyhow linked to different cognitive performances. Moreover, under different conditions of expected uncertainty, different trade-off patterns have been revealed through the spectrum of action impulsivity, as reflected by diverging statistical effects on learning and reversal learning performances. To the best of our knowledge, we are thus the first to demonstrate the existence of impulsivity-related speed-accuracy trade-offs. However, as mentioned, the detection of these trade-off patterns between learning and reversal learning performances depended on (i) the interindividual variability in behavioral dimensions

which are difference-maker between learning and reversal learning performances (as action impulsivity), and (ii) the level of expected uncertainty (as diverging effects of action impulsivity on learning and reversal learning performances might be detected under some condition of expected uncertainty only).

In fact, as we have shown, the strength and direction of the relationship between learning/reversal learning performances and some dimension of impulsivity (as action impulsivity) may depend on the environmental (expected and unexpected) uncertainty as well as on other dimensions (as choice impulsivity) of the behavioral profile. Therefore, each of these dimensions of impulsivity, considered separately, is neither to be considered *per se* as a positive nor a negative predictor of learning or reversal leaning performance. In response to the quandary exposed by Dougherty & Guillette (2018), who previously reported inconsistency in the relationship between personality and learning, empirical evidences of such external and internal moderating factors are enlightening and promising.

From the perspective of our results, performance patterns between learning and reversal learning can still be considered as the reflect of state-dependent strategy by which individuals approach such a cognitive task of reversal learning. However, the meaning of a “cognitive speed-accuracy trade-off” may need to be revised and refined. At the very last, any argument (especially evolutionary one) based on the assumption of a link between fast/proactive-slow/reactive behavioral types and fast/inflexible-accurate/flexible cognitive styles would need to be carefully contextualized, as “fast/inflexible learners” behavioral type are not so fast and inflexible in every context of uncertainty and “slow/flexible learners”, not always so slow and flexible.

Chapitre 3 : Conclusion

Retour sur les principaux résultats

En ligne avec les hypothèses de ce mémoire, ce projet de recherche appuie l'idée que l'intensité et le sens des relations entre certaines dimensions de l'impulsivité et les performances cognitives peuvent être influencés par différents facteurs extrinsèques et intrinsèques, tels que le niveau d'incertitude environnementale et certaines autres dimensions du profil d'impulsivité des individus.

D'abord, tel qu'attendu, l'impulsivité d'action (telle qu'évaluée par la latence du processus d'inhibition SSRT) et l'impulsivité de choix (telle qu'évaluée par la pente de dévaluation des gains futurs K) n'étaient pas corrélées (Table 2.1), ce qui justifiait leur utilisation comme prédicteurs indépendants des performances cognitives des participants. Quant à elles, les sous-échelles d'impulsivité du BIS-11 était hautement corrélée les unes aux autres. Par conséquent, tel que d'autres l'ont déjà soulevé (*e.g.* Reise et al., 2013; Steinberg et al., 2013), il apparaissait injustifié de considérer que celles-ci correspondent à trois dimensions distinctes de l'impulsivité. Peut-être celles-ci mesurent-elles différentes facettes du même construit général d'impulsivité. Toutefois, il est également possible que la consistance interne du BIS-11 provienne du fait que la perception auto-rapportée d'un participant à propos de certains de ses comportements puisse être influencée par la perception auto-rapportée qu'il a de certains autres de ses comportements. Aussi, les mesures obtenues des sous-échelles d'impulsivité du BIS-11 ont d'emblée été écartées des analyses des performances cognitives des participants.

Puis, il a été démontré que l'impulsivité d'action peut être associée à différents patrons de compromis cognitif vitesse-exactitude (Figure 2.2a, c). Pour les participants ayant atteint le critère d'apprentissage en phase d'apprentissage (et ayant ainsi accédé à la phase de renversement de l'apprentissage), une impulsivité d'action élevée était associée, en condition de faible incertitude attendue, à un apprentissage plus lent et à un renversement de l'apprentissage plus rapide, et inversement, en condition de forte incertitude attendue. Il est donc envisageable

que la stratégie utilisée par les participants pour faire face à l'incertitude, selon leur impulsivité d'action, ait affecté de manière antagoniste leur efficacité à gérer l'incertitude attendue et inattendue, de même que leurs performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage. En tous les cas, les patrons de compromis obtenus étaient dépendants de l'impulsivité des participants et du niveau d'incertitude attendue, ce qui pourrait contribuer à expliquer certains écarts dans la littérature quant aux prédictions de Sih et Del Giudice (2012). S'il n'y avait pas eu suffisamment de variation dans l'impulsivité d'action des participants, ou si nous ne l'avions pas pris en considération, nous n'aurions pas été en mesure de détecter de tels patrons de compromis entre leurs performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage. D'ailleurs, aucune corrélation entre les délais nécessaires aux participants pour atteindre le critère d'apprentissage en phase d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage n'a été détectée. De même, si le patron de compromis vitesse-exactitude lié à l'impulsivité d'action tend à se renverser entre différents niveaux d'incertitude attendue, il ne devrait pas ressortir dans une condition d'incertitude intermédiaire. De fait, la détection d'un compromis vitesse-exactitude ne dépendrait pas seulement de la variance dans les traits comportementaux (tel que l'impulsivité d'action) qui ont des effets antagonistes sur les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage, mais aussi des conditions dans lesquelles ils ont de tels effets (tel que le niveau d'incertitude attendue).

Enfin, il a aussi été possible d'avancer que ni l'impulsivité d'action ni l'impulsivité de choix ne devraient être considérées, en tant que telles, comme prédicteurs positifs ou négatifs des performances cognitives des individus. Comme soulevé plus haut, il semble que l'impulsivité d'action peut être aussi favorable que défavorable aux performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage des individus, dépendamment du niveau d'incertitude attendue de la tâche. Cela dit, l'effet de l'impulsivité d'action sur les performances des participants dépendait aussi de leur impulsivité de choix. En condition de faible incertitude attendue, pour les participants ayant atteint le critère d'apprentissage en phase d'apprentissage, l'effet de l'impulsivité d'action était d'autant plus fort lorsque couplé à l'impulsivité de choix; l'apprentissage était encore plus lent pour les participants dont l'impulsivité d'action était élevée, et inversement, encore plus rapide pour les participants dont l'impulsivité d'action était faible

(Figure 2.2b). En contexte d'apprentissage, il semble donc que les effets de l'une et l'autre de ces dimensions de l'impulsivité dépendent du profil d'impulsivité des individus dans son ensemble, d'où l'intérêt d'adopter une approche intégrée des profils de personnalité, afin de mieux comprendre la nature de la relation qui existe entre chaque dimension de la personnalité et les performances cognitives des individus.

Difficultés et limites

Plusieurs études tendent à démontrer que les populations en ligne sont plus diversifiées et que les données recueillies grâce au MTurk sont au moins aussi fiables que celles recueillies de manière plus traditionnelle (*e.g.* Buhrmester et al., 2011; Hauser & Schwarz, 2016; Horton et al., 2011; Paolacci et al., 2010; Rand, 2012). Cela dit, une telle méthode de recrutement et de collecte de données comporte aussi ses limites et ses désavantages. Le principal problème vient du fait qu'il n'est pas possible de contrôler les conditions dans lesquelles les participants effectuent le HIT, de s'assurer qu'ils sont pleinement attentifs, qu'ils ne font pas plusieurs choses en même temps et qu'ils ont bien lu et compris les instructions. Dans ce contexte, l'emploi de méthodes d'exclusion rigoureuses et transparentes est donc essentiel afin de s'assurer de la qualité des données (Thomas & Clifford, 2017). Dans le cadre de cette étude, mis à part le fait que les données de 9 participants n'ont pas pu être collectées en raison d'un problème technique de redirection HTML entre les tâches, celles de 50 autres participants ont dû être exclues des analyses pour avoir effectué plusieurs fois la même tâche (1) ou pour avoir utilisé des raccourcis clavier leur permettant d'escamoter certaines tâches (49). Puis, les données d'impulsivité d'action de 59 participants, de même que les données d'impulsivité de choix de 73 participants ont dû être rejetées, conformément aux critères de rejets et aux conditions d'utilisation de chaque mesure (sauf pour les données d'impulsivité de choix de 5 participants pour lesquels la pente de dévaluation temporelle estimée était ascendante, ce pour quoi aucune recommandation n'a été trouvée dans la littérature). De là, seules deux autres valeurs d'impulsivité d'action et deux valeurs d'impulsivité de choix ont dû être rejetées, ayant été identifiées comme aberrantes suivant la règle de Tukey de $1,5 \times$ l'écart interquartile. Pour ce qui est de la tâche d'apprentissage, 28 participants ont été exclus pour avoir sélectionné à deux

essais consécutifs la même position de case plus de 48 fois, pour ne pas avoir répondu lors de plus de 48 essais ou pour avoir eu un temps de réponse moyen inférieur à 500 ms. Pour les 91 participants pour lesquels les données d'apprentissage ont été retenues pour analyse et au moins l'une des mesures comportementales d'impulsivité (d'action ou de choix) a pu être estimée, les valeurs manquantes ont été remplacées par la valeur moyenne respective de chaque indice. Ainsi, malgré la perte de puissance statistique encourue, il était possible de s'assurer que les effets qui pourraient être détectés ne proviennent que des données les plus fiables. Cela dit, parmi ces 91 participants, seulement 42 ont été capables d'atteindre le critère d'apprentissage lors de la phase d'apprentissage, et ont ainsi été en mesure d'accéder à la phase de renversement de l'apprentissage. Aussi, bien qu'un grand nombre de participants ait rapidement pu être rejoint avec MTurk, il est possible que le maintien de leur motivation ait été un enjeu sous-estimé. Le HIT était peut-être un peu long (≈ 60 minutes); généralement, plus la participation à une étude en ligne demande du temps, moins il y a de participants qui la terminent (Hoerger, 2010). Peut-être aussi que la compensation financière offerte (1,99 \$ US) était insuffisante, malgré le fait qu'elle se situait entre la médiane (1,77 \$ US/h) et la moyenne (3,13 \$ US/h) des taux offerts aux utilisateurs du MTurk (Hara et al., 2018). Au-delà de la tâche de renversement de l'apprentissage comme telle, vu le temps nécessaire pour effectuer le HIT, il est même possible que l'impulsivité de choix des participants ait eu une influence sur la valeur subjective que chacun accordait à la compensation financière. D'ailleurs, selon les résultats, une plus grande impulsivité de choix était associée à une plus faible probabilité d'atteindre le critère d'apprentissage lors de la phase d'apprentissage. Ainsi, il est possible que l'impulsivité des participants ait eu une influence sur leur motivation à compléter le HIT, écrasant la variance de l'impulsivité des participants ayant atteint la phase de renversement de l'apprentissage, à la toute fin du HIT. En tous les cas, il aurait probablement été contreproductif de demander aux participants d'effectuer plus de tests cognitifs dans le même HIT. De même, il aurait aussi été difficile de tenter de retester les participants après un certain intervalle de temps, en plusieurs séances en ligne, afin de vérifier la répétabilité des mesures d'impulsivité.

Étant donné que la répétabilité temporelle des mesures d'impulsivité des participants n'a pas été testée, il n'est pas possible de certifier que celles-ci sont le reflet de différences

interindividuelles consistantes, autrement dit, de leur personnalité. Or, certains facteurs pour lesquels il n'était pas possible de contrôler ont peut-être influencé les mesures obtenues. Entre autres choses, on sait que la consommation d'alcool peut affecter les mesures d'impulsivité d'action et d'impulsivité de choix (Reynolds, Richards & de Wit, 2006). On sait aussi que certains participants peuvent adopter (en dépit des instructions) certaines stratégies susceptibles de biaiser la mesure de leur impulsivité d'action (Leotti & Wager, 2010) et que leur niveau de fatigue peut affecter la mesure de leur impulsivité de choix (Reynolds & Schiffbauer, 2004). Par conséquent, il serait intéressant de recruter de nouveaux participants et de les convoquer en laboratoire à plusieurs séances de tests. D'une part, cela permettrait d'avoir un meilleur contrôle sur les conditions expérimentales et de tester la répétabilité des mesures d'impulsivité, afin de déterminer s'il s'agit véritablement de mesures de personnalité. De la même façon, il serait même possible de mesurer certains autres aspects de leur profil de personnalité susceptibles d'influencer leurs performances cognitives, tels que leur tolérance aux risques, avec le test du ballon (Lejuez et al., 2002). D'autre part, cela permettrait aussi de mesurer les performances de renversement de l'apprentissage des participants à plusieurs reprises, sous différentes conditions expérimentales. En contrôlant pour l'ordre de traitement, il serait ainsi possible de tester si, pour un même participant, en fonction de son profil de personnalité, différents patrons de compromis se manifestent entre les performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage, sous différents niveaux d'incertitude attendue.

Ouverture

Selon les résultats de cette étude, il n'en demeure pas moins que différentes dimensions de l'impulsivité (étant donné l'état dans lequel chaque participant était au moment où les données ont été récoltées, tel que le reflètent les différents indices comportementaux utilisés) étaient d'une manière ou d'une autre liées à différentes performances cognitives, sous différentes conditions d'incertitude attendue. Or, considérant que certains modérateurs extrinsèques et intrinsèques sont susceptibles d'affecter la relation entre l'impulsivité et les performances cognitives des individus, de même que la relation entre leurs performances d'apprentissage et de renversement de l'apprentissage, il semble que la signification d'un compromis cognitif « vitesse-exactitude » devrait être revue et affinée. À tout le moins, comme

les apprenants « rapides/inflexibles » ne sont pas toujours aussi rapides et inflexibles dans tous les contextes d'incertitude et les apprenants « lents/flexibles », pas toujours aussi lents et flexibles, tout argument mettant de l'avant l'existence d'un compromis de risque liant les types comportementaux rapide/proactif-lent/réactif aux styles cognitifs rapide/inflexible-exact/flexible devrait être nuancé. De nombreux facteurs sont susceptibles d'influencer l'expression de la flexibilité potentielle des individus. Certains ne l'expriment peut-être pas avec la même intensité dans tous les contextes d'incertitude environnementale, mais ont tout de même le potentiel de l'exprimer dans certains autres contextes. De plus, il est possible que le lien entre la personnalité et les performances d'apprentissages ne dépende pas que de l'incertitude environnementale ou du profil de personnalité des individus, mais aussi de la tâche elle-même, ou de la manière dont les performances et le succès des individus sont mesurés. Il est possible que l'impulsivité d'action et l'impulsivité de choix aient des effets différents dans une autre tâche de renversement de l'apprentissage ou dans un autre contexte de mesure. De la même façon, certains profils de personnalité semblent peut-être plus flexibles dans une tâche cognitive spécifique, sous un niveau d'incertitude donné, alors que d'autres le sont davantage dans une autre tâche et/ou dans un autre contexte d'incertitude.

Devant la variété de défis cognitifs pouvant être rencontrée tout au long de la vie d'un individu, et ce, dans un environnement complexe, hétérogène et incertain, certains traits d'impulsivité pourraient très bien être associés à différentes performances cognitives, selon la nature du défi, le contexte environnemental ou certains autres traits comportementaux des individus. Cela dit, l'impulsivité n'est pas nécessairement inadaptée (Nigg, 2017; Stevens & Stephens, 2010). Alors que l'impulsivité est multidimensionnelle et que chacune de ses dimensions « contraint » le comportement des individus (du moins en ce sens que chacun ne peut être à la fois peu ET très impulsif à un moment donné dans le temps), leur profil d'impulsivité pourrait très bien être le résultat d'un ensemble multidimensionnel de compromis coûts-bénéfices, qui dépend de l'état de chacun dans son environnement, de ses expériences passées, etc. Sur le plan individuel, on sait par exemple que certains facteurs d'incertitude environnementale peuvent favoriser le développement de traits d'histoire de vie rapides et de comportements impulsifs (Mittal & Griskevicius, 2014). Sur le plan populationnel, suivant un

argument similaire de Nettle (2006), il est possible que le maintien des différences interindividuelles d'impulsivité puisse être en partie expliqué du fait qu'il n'existe pas de profil d'impulsivité optimal, inconditionnellement, parfaitement adapté à toutes les situations. Aussi longtemps que les compromis que font les individus répondent de manière adaptative de leur état, compte tenu de l'ensemble des situations qu'ils sont les plus susceptibles de rencontrer, les différences interindividuelles d'impulsivité devraient donc être maintenues. De même, considérant que l'impulsivité d'action et l'impulsivité de choix sont indépendantes, différents traits d'impulsivité pourraient être maintenus dans certains contextes d'incertitude environnementale et/ou lorsque couplées avec certains autres traits comportementaux, bien que les mêmes traits d'impulsivité pourraient tendre à être éliminées dans certains autres contextes d'incertitude et/ou lorsque couplé à certains autres traits comportementaux. Si tel est le cas, et que le même principe vaut pour différentes dimensions de la personnalité, il n'est pas surprenant qu'il existe une grande variabilité dans les profils de personnalité des individus, même si certains traits sont souvent trouvés ensembles parce qu'ils fonctionnent bien ensembles. Cela dit, de plus amples recherches devraient encore être faites, avec une variété de tâches cognitives et sous différents contextes, afin de supporter cette explication du maintien des différences interindividuelles de personnalité.

Bibliographie

- Abler, B., Walter, H., Erk, S., Kammerer, H., & Spitzer, M. (2006). Prediction error as a linear function of reward probability is coded in human *nucleus accumbens*. *Neuroimage*, *31*(2), 790-795. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.01.001>
- Angela, J. Y., & Dayan, P. (2005). Uncertainty, neuromodulation, and attention. *Neuron*, *46*(4), 681-692. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.04.026>
- Anokhin, A. P., Golosheykin, S., & Mulligan, R. C. (2015). Long-term test–retest reliability of delayed reward discounting in adolescents. *Behavioural processes*, *111*, 55-59. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.11.008>
- Aoki, K., & Feldman, M. W. (2014). Evolution of learning strategies in temporally and spatially variable environments: A review of theory. *Theoretical Population Biology*, *91*, 3–19. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2013.10.004>
- Aron, E. N., & Aron, A. (1997). Sensory-processing sensitivity and its relation to introversion and emotionality. *Journal of Personality and Social Psychology*, *73*(2), 345. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.73.2.345>
- Aron, E. N., Aron, A., & Jagiellowicz, J. (2012). Sensory processing sensitivity: A review in the light of the evolution of biological responsivity. *Personality and Social Psychology Review*, *16*(3), 262-282. <https://doi.org/10.1177/1088868311434213>
- Ashton, B. J., Ridley, A. R., Edwards, E. K., & Thornton, A. (2018). Cognitive performance is linked to group size and affects fitness in Australian magpies. *Nature*, *554*(7692), 364-367. <https://doi.org/10.1038/nature25503>
- Audet, J. N., & Lefebvre, L. (2017). What's flexible in behavioral flexibility? *Behavioral Ecology*, *28*(4), 943-947. <https://doi.org/10.1093/beheco/axx007>

- Band, G. P., Van Der Molen, M. W., & Logan, G. D. (2003). Horse-race model simulations of the stop-signal procedure. *Acta psychologica*, *112*(2), 105-142. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(02\)00079-3](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(02)00079-3)
- Barou-Dagues, M., Richard-Dionne, É., & Dubois, F. (2020). Do female zebra finches prefer males exhibiting greater plasticity in foraging tactic use? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *74*(9), 1-12. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02886-1>
- Beauchamp, G. (2001). Consistency and flexibility in the scrounging behaviour of zebra finches. *Canadian Journal of Zoology*, *79*(3), 540-544. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-3-540>
- Beauchaine, T. P., & Neuhaus, E. (2008). Impulsivity and vulnerability to psychopathology. *Child and Adolescent Psychopathology*, 129-156.
- Bebus, S. E., Small, T. W., Jones, B. C., Elderbrock, E. K., & Schoech, S. J. (2016). Associative learning is inversely related to reversal learning and varies with nestling corticosterone exposure. *Animal Behaviour*, *111*, 251-260. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.10.027>
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, *77*(4), 771-783. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.022>
- Bell, A. M., & Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology letters*, *10*(9), 828-834. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x>
- Benus, R. F., Den Daas, S., Koolhaas, J. M., & Van Oortmerssen, G. A. (1990). Routine formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice. *Behaviour*, *112*(3-4), 176-193. <https://doi.org/10.1163/156853990X00185>

- Benus, R. F., Koolhaas, J. M., & Van Oortmerssen, G. A. (1987). Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats. *Behaviour*, *100*(1-4), 105-122. <https://doi.org/10.1163/156853987X00099>
- Bland, A. R., & Schaefer, A. (2012). Different varieties of uncertainty in human decision-making. *Frontiers in Neuroscience*, *6*, 85. <https://doi.org/10.3389/fnins.2012.00085>
- Block, J. (1995). A contrarian view of the five-factor approach to personality description. *Psychological Bulletin*, *117*(2), 187-215. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.117.2.187>
- Boogert, N. J., Monceau, K., & Lefebvre, L. (2010). A field test of behavioural flexibility in Zenaida doves (*Zenaida aurita*). *Behavioural Processes*, *85*(2), 135-141. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.06.020>
- Boyce, W. T., & Ellis, B. J. (2005). Biological sensitivity to context: I. An evolutionary–developmental theory of the origins and functions of stress reactivity. *Development and Psychopathology*, *17*(2), 271-301. <https://doi.org/10.1017/S0954579405050145>
- Broos, N., Schmaal, L., Wiskerke, J., Kostelijk, L., Lam, T., Stoop, N., ... & van den Brink, W. (2012). The relationship between impulsive choice and impulsive action: a cross-species translational study. *PloS One*, *7*(5), e36781. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036781>
- Buckholtz, J. W., Treadway, M. T., Cowan, R. L., Woodward, N. D., Li, R., Ansari, M. S., ... & Kessler, R. M. (2010). Dopaminergic network differences in human impulsivity. *Science*, *329*(5991), 532-532. <https://doi.org/10.1126/science.1185778>
- Buhrmester, M., Kwang, T., & Gosling, S. D. (2011). Amazon's Mechanical Turk: A new source of inexpensive, yet high-quality data? *Perspectives on Psychological Science*, *6*(1), 3–5. <https://doi.org/10.1177/1745691610393980>

- Carazo, P., Noble, D. W., Chandrasoma, D., & Whiting, M. J. (2014). Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1782), 20133275. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3275>
- Carere, C., & Locurto, C. (2011). Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*, *57*(4), 491-498. <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.4.491>
- Carter, A. J., Feeney, W. E., Marshall, H. H., Cowlshaw, G., & Heinsohn, R. (2013). Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biological Reviews*, *88*(2), 465-475. <https://doi.org/10.1111/brv.12007>
- Cauchoix, M., Chow, P. K. Y., Van Horik, J. O., Atance, C. M., Barbeau, E. J., Barragan-Jason, G., ... & Morand-Ferron, J. (2018). The repeatability of cognitive performance: a meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *373*(1756), 20170281. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0281>
- Cavanagh, J. F., Figueroa, C. M., Cohen, M. X., & Frank, M. J. (2012). Frontal theta reflects uncertainty and unexpectedness during exploration and exploitation. *Cerebral Cortex*, *22*(11), 2575-2586. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr332>
- Chittka, L., Skorupski, P., & Raine, N. E. (2009). Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(7), 400-407. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.010>
- Chudasama, Y. (2011). Animal models of prefrontal-executive function. *Behavioral Neuroscience*, *125*(3), 327. <https://doi.org/10.1037/a0023766>
- Clark, C. W. (1994). Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behavioral Ecology*, *5*(2), 159-170. <https://doi.org/10.1093/beheco/5.2.159>
- Clark, L., Cools, R., & Robbins, T. W. (2004). The neuropsychology of ventral prefrontal cortex: decision-making and reversal learning. *Brain and Cognition*, *55*(1), 41-53. [https://doi.org/10.1016/s0278-2626\(03\)00284-7](https://doi.org/10.1016/s0278-2626(03)00284-7)

- Cohen, M. X. (2007). Individual differences and the neural representations of reward expectation and reward prediction error. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 2(1), 20-30. <https://doi.org/10.1093/scan/nsl021>
- Cohen, J. D., McClure, S. M., & Yu, A. J. (2007). Should I stay or should I go? How the human brain manages the trade-off between exploitation and exploration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1481), 933-942. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2098>
- Cole, E. F., Cram, D. L., & Quinn, J. L. (2011). Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Animal Behaviour*, 81(2), 491-498. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.11.025>
- Conrad, J. L., Weinersmith, K. L., Brodin, T., Saltz, J. B., & Sih, A. (2011). Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *Journal of Fish Biology*, 78(2), 395-435. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x>
- Coppens, C. M., de Boer, S. F., & Koolhaas, J. M. (2010). Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4021-4028. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0217>
- Cools, R., Barker, R. A., Sahakian, B. J., & Robbins, T. W. (2003). L-Dopa medication remediates cognitive inflexibility, but increases impulsivity in patients with Parkinson's disease. *Neuropsychologia*, 41(11), 1431-1441. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(03\)00117-9](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(03)00117-9)
- Dall, S. R., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7(8), 734-739. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x>
- Dalley, J. W., Everitt, B. J., & Robbins, T. W. (2011). Impulsivity, compulsivity, and top-down cognitive control. *Neuron*, 69(4), 680-694. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.01.020>

- Dalley, J. W., Fryer, T. D., Brichard, L., Robinson, E. S., Theobald, D. E., Lääne, K., ... & Abakumova, I. (2007). Nucleus accumbens D2/3 receptors predict trait impulsivity and cocaine reinforcement. *Science*, *315*(5816), 1267-1270. <https://doi.org/10.1126/science.1137073>
- Depue, R. A., & Collins, P. F. (1999). Neurobiology of the structure of personality: Dopamine, facilitation of incentive motivation, and extraversion. *Behavioral and Brain Sciences*, *22*(3), 491-517. <https://doi.org/10.1017/s0140525x99002046>
- DeYoung, C. G. (2013). The neuromodulator of exploration: A unifying theory of the role of dopamine in personality. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*, 762. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00762>
- Diederer, K. M., & Schultz, W. (2015). Scaling prediction errors to reward variability benefits error-driven learning in humans. *Journal of Neurophysiology*, *114*(3), 1628-1640. <https://doi.org/10.1152/jn.00483.2015>
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., & Tinbergen, J. M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(1541), 847-852. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2680>
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., van Oers, K., & van Noordwijk, A. J. (2002). Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, *64*(6), 929–938. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2006>
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J., Réale, D., & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(2), 81-89. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>
- Dingemanse, N. J., & Réale, D. (2005). Natural selection and animal personality. *Behaviour*, *142*(9-10), 1159–1184. <https://doi.org/10.1163/156853905774539445>

- Dingemanse, N. J., & Wolf, M. (2010). Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3947-3958. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0221>
- Dingemanse, N. J., Wright, J., Kazem, A. J., Thomas, D. K., Hickling, R., & Dawnay, N. (2007). Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*, 1128-1138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01284.x>
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., Anderson Berdal, M., Dalos, J., & Royauté, R. (2019). The Heritability of Behavior: A Meta-analysis. *Journal of Heredity*, 110(4), 403–410. <https://doi.org/10.1093/jhered/esz023>
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., & Sih, A. (2015). The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798), 20142201. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2201>
- Dougherty, D. M., Mathias, C. W., Marsh-Richard, D. M., Furr, R. M., Nouvion, S. O., & Dawes, M. A. (2009). Distinctions in behavioral impulsivity: implications for substance abuse research. *Addictive disorders & their treatment*, 8(2), 61. <https://doi.org/10.1097/ADT.0b013e318172e488>
- Dougherty, L. R., & Guillette, L. M. (2018). Linking personality and cognition: a meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1756), 20170282. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0282>
- Dridi, S., & Lehmann, L. (2016). Environmental complexity favors the evolution of learning. *Behavioral Ecology*, 27(3), 842-850. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv184>
- Dubois, F., & Richard-Dionne, É. (2020). Consequences of multiple simultaneous opportunities to exploit others' efforts on free riding. *Ecology and Evolution*, 10(10), 4343-4351. <https://doi.org/10.1002/ece3.6201>

- Duckworth, A. L., & Schulze, R. (2009). Jingle jangle: A meta-analysis of convergent validity evidence for self-control measures. *Manuscript. University of Pennsylvania, Department of Psychology*.
http://www.academia.edu/download/42162888/Jingle_20Jangle_20Meta-analysis_20of_20self-control.pdf
- Dugatkin, L. A., & Alfieri, M. S. (2003). Boldness, behavioral inhibition and learning. *Ethology Ecology & Evolution*, 15(1), 43-49. <https://doi.org/10.1080/08927014.2003.9522689>
- Dukas, R. (Ed.). (1998). *Cognitive ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making*. University of Chicago Press.
- Dukas, R. (2004). Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 35, 347-374. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130152>
- Dunlap, A. S., & Stephens, D. W. (2016). Reliability, uncertainty, and costs in the evolution of animal learning. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 12, 73-79. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.09.010>
- Durana, J.H., and Barnes, P.A. (1993). A neurodevelopmental view of impulsivity and its relationship to the superfactors of personality. In *The Impulsive Client; Theory, Research and Treatment*, 23-37. American Psychological Association.
- Forbes, E. E., Brown, S. M., Kimak, M., Ferrell, R. E., Manuck, S. B., & Hariri, A. R. (2009). Genetic variation in components of dopamine neurotransmission impacts ventral striatal reactivity associated with impulsivity. *Molecular Psychiatry*, 14(1), 60-70. <https://doi.org/10.1038/sj.mp.4002086>
- Franken, I. H., van Strien, J. W., Nijs, I., & Muris, P. (2008). Impulsivity is associated with behavioral decision-making deficits. *Psychiatry Research*, 158(2), 155-163. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2007.06.002>

- Gabriel, W., Luttbeg, B., Sih, A., & Tollrian, R. (2005). Environmental tolerance, heterogeneity, and the evolution of reversible plastic responses. *The American Naturalist*, *166*(3), 339-353. <https://doi.org/10.1086/432558>
- Garamszegi, L. Z., Markó, G., & Herczeg, G. (2012). A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables. *Evolutionary Ecology*, *26*(5), 1213-1235. <https://doi.org/10.1007/s10682-012-9623-x>
- Ghahremani, D. G., Monterosso, J., Jentsch, J. D., Bilder, R. M., & Poldrack, R. A. (2010). Neural components underlying behavioral flexibility in human reversal learning. *Cerebral Cortex*, *20*(8), 1843-1852. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp247>
- Gibelli, J., & Dubois, F. (2017). Does personality affect the ability of individuals to track and respond to changing conditions? *Behavioral Ecology*, *28*(1), 101–107. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw137>
- Gibelli, J., Aubin-Horth, N., & Dubois, F. (2018). Are some individuals generally more behaviorally plastic than others? An experiment with sailfin mollies. *PeerJ*, *6*, e5454. <https://doi.org/10.7717/peerj.5454>
- Gibelli, J., Aubin-Horth, N., & Dubois, F. (2019). Individual differences in anxiety are related to differences in learning performance and cognitive style. *Animal Behaviour*, *157*, 121-128. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.09.008>
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, *127*(1), 45-86. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.127.1.45>
- Griffin, A. S., Guez, D., Lermite, F., & Patience, M. (2013). Tracking changing environments: innovators are fast, but not flexible learners. *PloS One*, *8*(12), e84907. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084907>

- Griffin, A. S., Guillette, L. M., & Healy, S. D. (2015). Cognition and personality: an analysis of an emerging field. *Trends in Ecology & Evolution*, *30*(4), 207-214. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.012>
- Groothuis, T. G., & Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *29*(1), 137-150. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.06.010>
- Gruszka, A., Matthews, G., & Szymura, B. (Eds.). (2010). Handbook of individual differences in cognition. In *Attention, Memory and Executive Control*, 87-107. Springer.
- Guillette, L. M., Hahn, A. H., Hoeschele, M., Przyslupski, A. M., & Sturdy, C. B. (2015). Individual differences in learning speed, performance accuracy and exploratory behaviour in black-capped chickadees. *Animal Cognition*, *18*(1), 165-178. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0787-3>
- Guillette, L. M., Reddon, A. R., Hoeschele, M., & Sturdy, C. B. (2011). Sometimes slower is better: slow-exploring birds are more sensitive to changes in a vocal discrimination task. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1706), 767-773. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1669>
- Guillette, L. M., Reddon, A. R., Hurd, P. L., & Sturdy, C. B. (2009). Exploration of a novel space is associated with individual differences in learning speed in black-capped chickadees, *Parus atricapillus*. *Behavioural Processes*, *82*(3), 265-270. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2009.07.005>
- Hara, K., Adams, A., Milland, K., Savage, S., Callison-Burch, C., & Bigham, J. P. (2018). A data-driven analysis of workers' earnings on Amazon Mechanical Turk. In *Proceedings of the 2018 CHI Conference on Human Factors in Computing Systems*, 1-14. <https://doi.org/10.1145/3173574.3174023>
- Hamilton, K. R., Mitchell, M. R., Wing, V. C., Balodis, I. M., Bickel, W. K., Fillmore, M., ... & Mathias, C. W. (2015). Choice impulsivity: Definitions, measurement issues, and clinical

- implications. *Personality Disorders: Theory, Research, and Treatment*, 6(2), 182. <https://doi.org/10.1037/per0000099>
- Hauser, D. J., & Schwarz, N. (2016). Attentive Turkers: MTurk participants perform better on online attention checks than do subject pool participants. *Behavior Research Methods*, 48(1), 400-407. <https://doi.org/10.3758/s13428-015-0578-z>
- Heisler, J. M., Morales, J., Donegan, J. J., Jett, J. D., Redus, L., & O'connor, J. C. (2015). The attentional set shifting task: a measure of cognitive flexibility in mice. *JoVE (Journal of Visualized Experiments)*, (96), e51944. <https://doi.org/10.3791/51944>
- Ho, M. Y., Mobini, S., Chiang, T. J., Bradshaw, C. M., & Szabadi, E. (1999). Theory and method in the quantitative analysis of "impulsive choice" behaviour: implications for psychopharmacology. *Psychopharmacology*, 146(4), 362-372. <https://doi.org/10.1007/PL00005482>
- Hoerger, M. (2010). Participant dropout as a function of survey length in Internet-mediated university studies: Implications for study design and voluntary participation in psychological research. *Cyberpsychology, Behavior, and Social Networking*, 13(6), 697-700. <https://doi.org/10.1089/cyber.2009.0445>
- Homberg, J. R., Schubert, D., Asan, E., & Aron, E. N. (2016). Sensory processing sensitivity and serotonin gene variance: Insights into mechanisms shaping environmental sensitivity. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 71, 472-483. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.09.029>
- Horton, J. J., Rand, D. G., & Zeckhauser, R. J. (2011). The online laboratory: Conducting experiments in a real labor market. *Experimental Economics*, 14(3), 399-425. <https://doi.org/10.1007/s10683-011-9273-9>
- Houston, A. I., & McNamara, J. M. (1992). Phenotypic plasticity as a state-dependent life-history decision. *Evolutionary Ecology*, 6(3), 243-253. <https://doi.org/10.1007/BF02214164>

- Houston, A. I., & McNamara, J. M. (1999). *Models of adaptive behaviour: an approach based on state*. Cambridge University Press.
- Inquisit 5 [Computer software]. (2019). Millisecond Software. LLC, Seattle, USA. <https://www.millisecond.com>.
- Izquierdo, A., Brigman, J. L., Radke, A. K., Rudebeck, P. H., & Holmes, A. (2017). The neural basis of reversal learning: an updated perspective. *Neuroscience*, *345*, 12-26. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.03.021>
- Izquierdo, A., & Jentsch, J. D. (2012). Reversal learning as a measure of impulsive and compulsive behavior in addictions. *Psychopharmacology*, *219*(2), 607-620. <https://doi.org/10.1007/s00213-011-2579-7>
- Kocka, A., & Gagnon, J. (2014). Definition of impulsivity and related terms following traumatic brain injury: a review of the different concepts and measures used to assess impulsivity, disinhibition and other related concepts. *Behavioral Sciences*, *4*(4), 352-370. <https://doi.org/10.3390/bs4040352>
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., ... & Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *23*(7), 925-935. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00026-3](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00026-3)
- Krugel, L. K., Biele, G., Mohr, P. N., Li, S. C., & Heekeren, H. R. (2009). Genetic variation in dopaminergic neuromodulation influences the ability to rapidly and flexibly adapt decisions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(42), 17951-17956. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905191106>
- Leal, M., & Powell, B. J. (2012). Behavioural flexibility and problem-solving in a tropical lizard. *Biology Letters*, *8*(1), 28-30. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0480>

- Lefebvre, L., Whittle, P., Lascaris, E., & Finkelstein, A. (1997). Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*, 53(3), 549-560. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0330>
- Lejuez, C. W., Read, J. P., Kahler, C. W., Richards, J. B., Ramsey, S. E., Stuart, G. L., ... & Brown, R. A. (2002). Evaluation of a behavioral measure of risk taking: the Balloon Analogue Risk Task (BART). *Journal of Experimental Psychology: Applied*, 8(2), 75. <https://doi.org/10.1037//1076-898X.8.2.75>
- Leland, D. S., Arce, E., Feinstein, J. S., & Paulus, M. P. (2006). Young adult stimulant users' increased striatal activation during uncertainty is related to impulsivity. *Neuroimage*, 33(2), 725-731. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.07.011>
- Leotti, L. A., & Wager, T. D. (2010). Motivational influences on response inhibition measures. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 36(2), 430. <https://doi.org/10.1037/a0016802>
- Linkovski, O., Kalanthroff, E., Henik, A., & Anholt, G. (2013). Did I turn off the stove? Good inhibitory control can protect from influences of repeated checking. *Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry*, 44(1), 30-36. <https://doi.org/10.1016/j.jbtep.2012.07.002>
- Locurto, C. (2007). Individual differences and animal personality. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 2, 67-78. <https://doi.org/10.3819/ccbr.2008.20004>
- Logan, G. D., Cowan, W. B., & Davis, K. A. (1984). On the ability to inhibit simple and choice reaction time responses: a model and a method. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 10(2), 276. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.10.2.276>
- Luhmann, C. C., Ishida, K., & Hajcak, G. (2011). Intolerance of uncertainty and decisions about delayed, probabilistic rewards. *Behavior Therapy*, 42(3), 378-386. <https://doi.org/10.1016/j.beth.2010.09.002>

- Luttbegg, B., & Sih, A. (2010). Risk, resources and state-dependent adaptive behavioural syndromes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3977-3990. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0207>
- MacKay, J. R., & Haskell, M. J. (2015). Consistent individual behavioral variation: the difference between temperament, personality and behavioral syndromes. *Animals*, 5(3), 455-478. <https://doi.org/10.3390/ani5030366>
- Mathot, K. J., & Dall, S. R. (2013). Metabolic rates can drive individual differences in information and insurance use under the risk of starvation. *The American Naturalist*, 182(5), 611-620. <https://doi.org/10.1086/673300>
- Mathot, K. J., Wright, J., Kempenaers, B., & Dingemanse, N. J. (2012). Adaptive strategies for managing uncertainty may explain personality-related differences in behavioural plasticity. *Oikos*, 121(7), 1009-1020. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20339.x>
- MATLAB [Computer software]. (2019). *version 9.7.0 (R2019b)*. Natick, Massachusetts: The MathWorks Inc.
- Matzel, L. D., Han, Y. R., Grossman, H., Karnik, M. S., Patel, D., Scott, N., ... & Gandhi, C. C. (2003). Individual differences in the expression of a “general” learning ability in mice. *Journal of Neuroscience*, 23(16), 6423-6433. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-16-06423.2003>
- Mazué, G. P., Dechaume-Moncharmont, F. X., & Godin, J. G. J. (2015). Boldness–exploration behavioral syndrome: interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Behavioral Ecology*, 26(3), 900-908. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv030>
- Mazur, J. E. (1987). An adjusting procedure for studying delayed reinforcement. In *Quantitative Analyses of Behavior*, 5(1), 55–73. Lawrence Erlbaum Associates Inc.

- Mazza, V., Eccard, J. A., Zaccaroni, M., Jacob, J., & Dammhahn, M. (2018). The fast and the flexible: cognitive style drives individual variation in cognition in a small mammal. *Animal Behaviour*, *137*, 119-132. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.01.011>
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (1996). State-dependent life histories. *Nature*, *380*(6571), 215-221. <https://doi.org/10.1038/380215a0>
- Mehlhorn, K., Newell, B. R., Todd, P. M., Lee, M. D., Morgan, K., Braithwaite, V. A., ... & Gonzalez, C. (2015). Unpacking the exploration–exploitation tradeoff: A synthesis of human and animal literatures. *Decision*, *2*(3), 191. <https://doi.org/10.1037/dec0000033>
- Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, *24*(1), 167-202. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.24.1.167>
- Miller, E., Joseph, S., & Tudway, J. (2004). Assessing the component structure of four self-report measures of impulsivity. *Personality and Individual Differences*, *37*(2), 349-358.
- Millisecond Software. (2018a). Inquisit 5 Stop Signal Task [Computer software]. LLC, Seattle, USA. <https://www.millisecond.com/download/library/stopsignaltask/>
- Millisecond Software. (2018b). Inquisit 5 Experiential Discounting Task [Computer software]. LLC, Seattle, USA. <https://www.millisecond.com/download/library/delaydiscountingtask/experientialdiscountingtask/>
- Milyavskaya, M., Berkman, E. T., & De Ridder, D. T. (2019). The many faces of self-control: Tacit assumptions and recommendations to deal with them. *Motivation Science*, *5*(1), 79. <https://doi.org/10.1037/mot0000108>
- Mittal, C., & Griskevicius, V. (2014). Sense of control under uncertainty depends on people's childhood environment: A life history theory approach. *Journal of Personality and Social Psychology*, *107*(4), 621. <https://doi.org/10.1037/a0037398>

- Moeller, F. G., Barratt, E. S., Dougherty, D. M., Schmitz, J. M., & Swann, A. C. (2001). Psychiatric aspects of impulsivity. *American Journal of Psychiatry*, *158*(11), 1783-1793. <https://doi.org/10.1176/appi.ajp.158.11.1783>
- Nakagawa, S. (2004). A farewell to Bonferroni: the problems of low statistical power and publication bias. *Behavioral ecology*, *15*(6), 1044-1045. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh107>
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2010). Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, *85*(4), 935-956. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x>
- Nettle, D. (2006). The evolution of personality variation in humans and other animals. *American Psychologist*, *61*(6), 622.
- Nigg, J. T. (2017). Annual Research Review: On the relations among self-regulation, self-control, executive functioning, effortful control, cognitive control, impulsivity, risk-taking, and inhibition for developmental psychopathology. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, *58*(4), 361-383. <https://doi.org/10.1111/jcpp.12675>
- Odum, A. L. (2011). Delay discounting: trait variable?. *Behavioural processes*, *87*(1), 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.02.007>
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Pulman, K. G., Pottinger, T. G., Korzan, W., Summers, C. H., & Nilsson, G. E. (2007). Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *31*(3), 396-412. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2006.10.006>
- Palmer, C. E., Langbehn, D., Tabrizi, S. J., & Papoutsis, M. (2018). Test–retest reliability of measures commonly used to measure striatal dysfunction across multiple testing sessions: a longitudinal study. *Frontiers in psychology*, *8*, 2363. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.02363>

- Paolacci, G., Chandler, J., & Ipeirotis, P. G. (2010). Running experiments on amazon mechanical turk. *Judgment and Decision making*, 5(5), 411-419. <https://repub.eur.nl/pub/31983/jdm10630a.pdf>
- Pasquier, G., & Grüter, C. (2016). Individual learning performance and exploratory activity are linked to colony foraging success in a mass-recruiting ant. *Behavioral Ecology*, 27(6), 1702–1709. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw079>
- Pavlov, I. P., & Gantt, W. H. (Eds.). (1941). *Conditioned reflexes and psychiatry*, 2. International Publishers.
- Patrick, S. C., Pinaud, D., & Weimerskirch, H. (2017). Boldness predicts an individual's position along an exploration–exploitation foraging trade-off. *Journal of Animal Ecology*, 86(5), 1257-1268. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12724>
- Patton, J. H., Stanford, M. S., & Barratt, E. S. (1995). Factor structure of the Barratt impulsiveness scale. *Journal of Clinical Psychology*, 51(6), 768-774. [https://doi.org/10.1002/1097-4679\(199511\)51:6<768::AID-JCLP2270510607>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/1097-4679(199511)51:6<768::AID-JCLP2270510607>3.0.CO;2-1)
- Payzan-LeNestour, É., & Bossaerts, P. (2012). Do not bet on the unknown versus try to find out more: estimation uncertainty and “unexpected uncertainty” both modulate exploration. *Frontiers in Neuroscience*, 6, 150. <https://doi.org/10.3389/fnins.2012.00150>
- Piersma, T., & Drent, J. (2003). Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(5), 228-233. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00036-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00036-3)
- Plotkin, H. C., & Odling-Smee, F. J. (1979). Learning, change, and evolution: an enquiry into the teleonomy of learning. In *Advances in the Study of Behavior*, 10, 1-41. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60092-3](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60092-3)
- Qualtrics [Computer software]. (2019) Qualtrics. Provo, UT, USA. <https://www.qualtrics.com>

- Raine, N. E., & Chittka, L. (2012). No trade-off between learning speed and associative flexibility in bumblebees: a reversal learning test with multiple colonies. *PLoS One*, 7(9), e45096. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045096>
- Rand, D. G. (2012). The promise of Mechanical Turk: How online labor markets can help theorists run behavioral experiments. *Journal of Theoretical Biology*, 299, 172-179. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.03.004>
- Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M., & Johnstone, R. A. (2003). Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, 423(6938), 432-434. <https://doi.org/10.1038/nature01630>
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Réale, D., Dingemanse, N. J., Kazem, A. J., & Wright, J. (2010). Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0222>
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P. O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4051-4063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291-318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Reise, S. P., Moore, T. M., Sabb, F. W., Brown, A. K., & London, E. D. (2013). The Barratt Impulsiveness Scale–11: Reassessment of its structure in a community sample. *Psychological Assessment*, 25(2), 631. <https://doi.org/10.1037/a0032161>

- Reynolds, B., Ortengren, A., Richards, J. B., & De Wit, H. (2006). Dimensions of impulsive behavior: Personality and behavioral measures. *Personality and Individual Differences, 40*(2), 305-315. <https://doi.org/10.1016/j.paid.2005.03.024>
- Reynolds, B., Penfold, R. B., & Patak, M. (2008). Dimensions of impulsive behavior in adolescents: laboratory behavioral assessments. *Experimental and Clinical Psychopharmacology, 16*(2), 124. <https://doi.org/10.1037/1064-1297.16.2.124>
- Reynolds, B., Richards, J. B., & de Wit, H. (2006). Acute-alcohol effects on the Experiential Discounting Task (EDT) and a question-based measure of delay discounting. *Pharmacology Biochemistry and Behavior, 83*(2), 194-202. <https://doi.org/10.1016/j.pbb.2006.01.007>
- Reynolds, B., & Schiffbauer, R. (2004). Measuring state changes in human delay discounting: an experiential discounting task. *Behavioural Processes, 67*(3), 343-356. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2004.06.003>
- Richards, J. B., Zhang, L., Mitchell, S. H., & De Wit, H. (1999). Delay or probability discounting in a model of impulsive behavior: effect of alcohol. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 71*(2), 121-143. <https://doi.org/10.1901/jeab.1999.71-121>
- Rodriguez, P. F., Aron, A. R., & Poldrack, R. A. (2006). Ventral–striatal/nucleus–accumbens sensitivity to prediction errors during classification learning. *Human Brain Mapping, 27*(4), 306-313. <https://doi.org/10.1002/hbm.20186>
- Shaw, R. C., Boogert, N. J., Clayton, N. S., & Burns, K. C. (2015). Wild psychometrics: evidence for ‘general’ cognitive performance in wild New Zealand robins, *Petroica longipes*. *Animal Behaviour, 109*, 101-111. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.08.001>
- Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour, 61*(2), 277-286. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1606>

- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, Evolution and Behavior*. Second Edition. Oxford University Press, New York
- Schultz, W. (2007). Behavioral dopamine signals. *Trends in Neurosciences*, *30*(5), 203-210. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.03.007>
- Schultz, W. (2016). Dopamine reward prediction-error signalling: a two-component response. *Nature Reviews Neuroscience*, *17*(3), 183. <https://doi.org/10.1038/nrn.2015.26>
- Schultz, W., Dayan, P., & Montague, P. R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science*, *275*(5306), 1593-1599. <https://doi.org/10.1126/science.275.5306.1593>
- Sih, A. (2011). Effects of early stress on behavioral syndromes: an integrated adaptive perspective. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *35*(7), 1452-1465. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.03.015>
- Sih, A., & Bell, A. M. (2008). Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. *Advances in the Study of Behavior*, *38*, 227-281. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)00005-3](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)00005-3)
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, *79*(3), 241-277. <https://doi.org/10.1086/422893>
- Sih, A., & Del Giudice, M. (2012). Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1603), 2762-2772. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0216>
- Sih, A., Mathot, K. J., Moirón, M., Montiglio, P. O., Wolf, M., & Dingemanse, N. J. (2015). Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends in Ecology & Evolution*, *30*(1), 50-60. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.004>

- Sinervo, B., & Svensson, E. (2002). Correlational selection and the evolution of genomic architecture. *Heredity*, *89*(5), 329-338. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800148>
- Snell-Rood, E. C. (2013). An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, *85*(5), 1004-1011. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.031>
- Smith, B. R., & Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, *19*(2), 448-455. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>
- Smits, R. R., Stein, J. S., Johnson, P. S., Odum, A. L., & Madden, G. J. (2013). Test-retest reliability and construct validity of the Experiential Discounting Task. *Experimental and clinical psychopharmacology*, *21*(2), 155. <https://doi.org/10.1037/a0031725>
- Sol, D., & Lefebvre, L. (2000). Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. *Oikos*, *90*(3), 599-605. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900317.x>
- Sol, D., Timmermans, S., & Lefebvre, L. (2002). Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour*, *63*(3), 495-502. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1953>
- Soreni, N., Crosbie, J., Ickowicz, A., & Schachar, R. (2009). Stop signal and conners' continuous performance tasks: Test-retest reliability of two inhibition measures in adhd children. *Journal of Attention Disorders*, *13*(2), 137-143. <https://doi.org/10.1177/1087054708326110>
- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*, *10*(5), 355-363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x>
- Stamps, J. A. (2016). Individual differences in behavioural plasticities. *Biological Reviews*, *91*(2), 534-567. <https://doi.org/10.1111/brv.12186>

- Stamps, J., & Groothuis, T. G. (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, *85*(2), 301-325. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x>
- Stanford, M. S., Mathias, C. W., Dougherty, D. M., Lake, S. L., Anderson, N. E., & Patton, J. H. (2009). Fifty years of the Barratt Impulsiveness Scale: An update and review. *Personality and Individual Differences*, *47*(5), 385-395. <https://doi.org/10.1016/j.paid.2009.04.008>
- Steinberg, L., Sharp, C., Stanford, M. S., & Tharp, A. T. (2013). New tricks for an old measure: The development of the Barratt Impulsiveness Scale–Brief (BIS-Brief). *Psychological Assessment*, *25*(1), 216. <https://doi.org/10.1037/a0030550>
- Stevens, J. R., & Stephens, D. W. (2010). The adaptive nature of impulsivity. <https://doi.org/10.1037/12069-013>
- Tello-Ramos, M. C., Branch, C. L., Kozlovsky, D. Y., Pitera, A. M., & Pravosudov, V. V. (2019). Spatial memory and cognitive flexibility trade-offs: to be or not to be flexible, that is the question. *Animal Behaviour*, *147*, 129-136. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.02.019>
- Thomas, K. A., & Clifford, S. (2017). Validity and Mechanical Turk: An assessment of exclusion methods and interactive experiments. *Computers in Human Behavior*, *77*, 184-197. <https://doi.org/10.1016/j.chb.2017.08.038>
- Uher, J. (2011). Individual behavioral phenotypes: An integrative meta-theoretical framework. Why “behavioral syndromes” are not analogs of “personality”. *Developmental Psychobiology*, *53*(6), 521-548. <https://doi.org/10.1002/dev.20544>
- Van Oers, K., Drent, P. J., De Goede, P., & Van Noordwijk, A. J. (2004). Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(1534), 65-73. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2518>

- Verbruggen, F., Best, M., Bowditch, W. A., Stevens, T., & McLaren, I. P. (2014). The inhibitory control reflex. *Neuropsychologia*, *65*, 263-278. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.08.014>
- Verbruggen, F., & Logan, G. D. (2008). Response inhibition in the stop-signal paradigm. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(11), 418-424. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.07.005>
- Verbruggen, F., Logan, G. D., & Stevens, M. A. (2008). STOP-IT: Windows executable software for the stop-signal paradigm. *Behavior Research Methods*, *40*(2), 479-483. <https://doi.org/10.3758/BRM.40.2.479>
- Verbruggen, F., McLaren, I. P., & Chambers, C. D. (2014). Banishing the control homunculi in studies of action control and behavior change. *Perspectives on Psychological Science*, *9*(5), 497-524. <https://doi.org/10.1177/1745691614526414>
- Weafer, J., Baggott, M. J., & de Wit, H. (2013). Test–retest reliability of behavioral measures of impulsive choice, impulsive action, and inattention. *Experimental and clinical psychopharmacology*, *21*(6), 475. <https://doi.org/10.1037/a0033659>
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.
- Whiteside, S. P., & Lynam, D. R. (2001). The five factor model and impulsivity: Using a structural model of personality to understand impulsivity. *Personality and Individual Differences*, *30*(4), 669-689. [https://doi.org/10.1016/S0191-8869\(00\)00064-7](https://doi.org/10.1016/S0191-8869(00)00064-7)
- Wolf, M. (2009). *Adaptive individual differences: the evolution of animal personalities*. [s.n.].
- Wolf, M., van Doorn, G. S., Leimar, O., & Weissing, F. J. (2007). Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, *447*(7144), 581-584. <https://doi.org/10.1038/nature05835>
- Wolf, M., Van Doorn, G. S., & Weissing, F. J. (2008). Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(41), 15825-15830. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805473105>

Wolf, M., & Weissing, F. J. (2010). An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3959-3968. [https://doi.org/ 10.1098/rstb.2010.0215](https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0215)

Wolf, M., & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(8), 452–461. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.001>

Yu, A. J., & Dayan, P. (2005). Uncertainty, neuromodulation, and attention. *Neuron*, 46(4), 681-692. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.04.026>

Annexe A – Aperçu de l’offre de participation sur CloudResearch

Effects of spontaneity, motivation and uncertainty on learning performance.

(≈ 65 minutes)

Description: The purpose of this research project is to examine the influence of spontaneity and motivation on learning performance under uncertainty in a decision-making task.

PROCEDURE

This project consist of a four-step online session where you will have to (1) complete a questionnaire on you and the ways in which you act and think in different situations, (2) perform a Stop Signal Task in which you will have to quickly indicate the direction of an arrow unless a stop signal is projected over, (3) perform an Experiential Discounting Task in which you will have to make multiple choices between a delayed and probabilistic OR an immediate and for sure amount of fictive money and (4) perform a Learning Task using visual cues.

Overall, it will require about 50 to 80 minutes of your time to participate.

To successfully complete these tasks, we would ask you to please complete them in a calm and quiet environment. It is very important to us that you focus on each task, doing one thing at a time without distraction.

***** WARNING *****

***** Note that you must complete each task to receive financial compensation. Skipping an entire task or even only a task block will result in a failure of the financial compensation procedure. *****

***** Note that some of these tasks will take longer if you are not playing the game fairly and with commitment. If you act at random, doing anything or nothing, the computer program**

may run longer, trying in vain to figure out your way of thinking. To ensure you finish within the anticipated time frame, read and follow instructions carefully. ***

*** Note that the Learning Task requires to be able to discriminate color cues. This task also requires the use of a computer mouse OR a touchpad. This is to ensure that the speed and accuracy with which you perform the task are not limited by your device. ***

Make sure to leave this window open as you complete the survey. When you are finished, you will return to this page to enter a secret completion code into the box.

Annexe B – Formulaire de consentement

Consent Form – *Main Study*

CONSENT FORM

Project title:

Effects of spontaneity, motivation and uncertainty on learning performance.

Project objectives and overview:

The purpose of this research project is to examine the influence of spontaneity and motivation on learning performance under uncertainty in a decision-making task.

If you agree to proceed, your participation in this project will consist of a four-step online session where you will have to (1) complete a questionnaire on you and the ways in which you act and think in different situations, (2) perform a Stop Signal Task in which you will have to quickly indicate the direction of an arrow unless a stop signal is projected over, (3) perform an Experiential Discounting Task in which you will have to make multiple choices between a delayed and probabilistic OR an immediate and for sure amount of fictive money and (4) perform a Learning Task using visual cues.

Overall, it will require about 50 to 80 minutes of your time to participate.

Note that some of these tasks will take longer if you are not playing the game fairly and with commitment. If you act at random, doing anything or nothing, the computer program may run longer, trying in vain to figure out your way of thinking.

To ensure you finish within the anticipated time frame, read and follow instructions carefully.

Note that the Learning Task requires to be able to discriminate color cues.

This task also requires the use of a computer mouse OR a touchpad. This is to ensure that the speed and accuracy with which you perform the task are not limited by your device.

It is very important to us that you focus on each task, doing one thing at a time without distraction.

To successfully complete these tasks, we would ask you to please complete them in a calm and quiet environment.

Financial compensation:

If you proceed and complete every step of this online session, you will receive US\$ 1.99 for your participation in this research project.

WARNING:

Note that you must complete each task to receive financial compensation. Skipping an entire task or even only a task block will result in a failure of the financial compensation procedure.

Risks:

There are no anticipated risks to your physical or mental health associated with your participation in this study beyond those encountered in the normal course of everyday life.

Confidentiality:

All information collected during this research project will remain strictly confidential and will be used solely for research purposes. Results may be published in scientific journals or shared in scientific papers, but no identifying information will be disclosed. You will only be identified by a random number for data collection and analysis and by your Mturk Worker Id to ensure that your payment will be successfully processed.

Funding of the research project:

No private industry sponsor is funding this research project.

Right of withdrawal without prejudice:

Your decision to participate in this research project is voluntary. You remain free to withdraw your participation at any time and without prejudice.

Responsible researchers:

Etienne Richard-Dionne,
Master's student in Biological Sciences,
etienne.richard-dionne@umontreal.ca

Under the supervision of Dr. Frédérique Dubois,
Associate Professor,
frederique.dubois@umontreal.ca

Faculty of Arts and Sciences, Department of Biological Sciences,
University of Montreal (Qc)

In the event of an ethical question, you can contact the Science and Health Ethics Board of the

Université de Montréal
(CERSES) at the following address:
recherche@umontreal.ca

You must be 18 years old or older to participate in this research project.

Please indicate below whether you agree or not to participate in this study.

I do NOT AGREE to participate

I AGREE to participate

[S'il refusait ici de participer, le participant était redirigé vers le message suivant.]

You have indicated that you do NOT AGREE to participate in this study.

Thanks for having considered participating in our study.

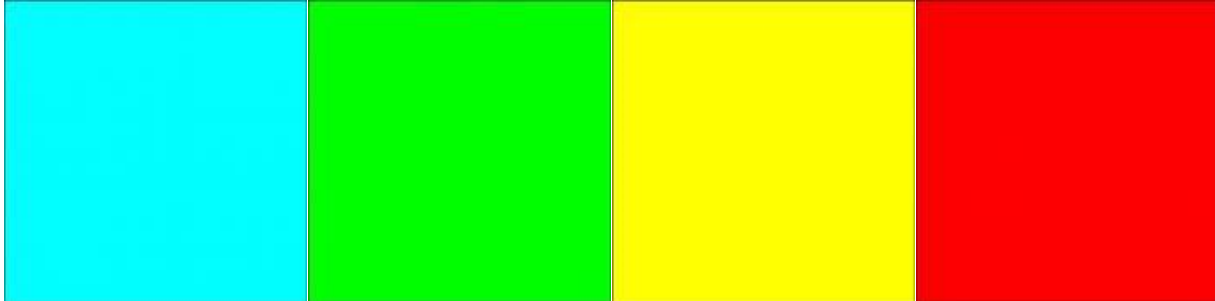
[S'il acceptait ici de participer, le participant était redirigé vers le test de discrimination de couleur.]

Annexe C – Test de discrimination de couleur

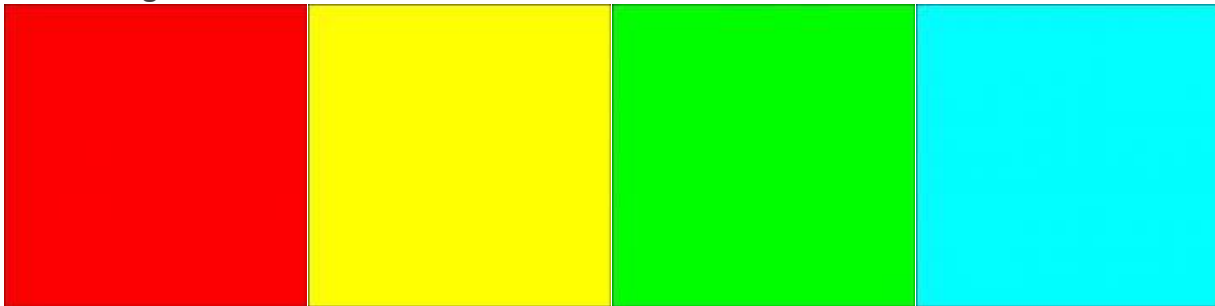
Color Discrimination – *Main Study*

To do this HIT, you must be able to distinguish colors.

Select the red color case:



Select the green color case:



[S'il sélectionnait les mauvaises couleurs, le participant était redirigé vers le message suivant.]

Sorry, you do not qualify to do this HIT.

To do the learning task, you must be able to discriminate color cues. Yet you did not select the right color.

Thanks for having considered participating in our study.

[S'il sélectionnait les bonnes couleurs, le participant était redirigé vers la procédure détaillée.]

Annexe D – Procédure détaillée et déclaration d’honneur

Procedure and Declaration of honour – *Main Study*

DETAILED PROCEDURE

In this project, you will be asked to:

- 1) Honestly answer 32 questions about you and the ways in which you act and think in different situations. It should take you less than 5 minutes to complete this questionnaire.
- 2) Respond as quickly and accurately as possible in the Stop Signal Task. It should take you less than 9 minutes to complete this task.
- 3) Make your choices as if you were really going to make the money at stake in the Experiential Discounting Task. It should take you less than 25 minutes to complete this task.
- 4) Maximize your performance in the Learning Task by choosing the highest-paying cues. It should take you less than 25 minutes to complete this task.

To ensure you finish within the anticipated time frame, read and follow instructions carefully. If you act at random, doing anything or nothing, the computer program may run longer, trying in vain to figure out your way of thinking.

Please make sure to have an external mouse connected and working before starting the learning task.

Please complete each task in a calm and quiet environment. It is very important to us that you focus on each task, doing one thing at a time without distraction.

Do you declare on your honor that you are participating in this research with honesty and commitment?

NO

YES

[S'il ne déclarait pas participer à cette étude avec honnêteté et engagement, le participant était redirigé vers le message suivant.]

To ensure reliability and validity of data, honesty and commitment of participants are needed.

Thanks for having considered participating in our study.

[S'il déclarait participer à cette étude avec honnêteté et engagement, le participant était redirigé vers le message suivant.]

Please enter your Mechanical Turk Worker ID :

Annexe E – Questionnaire d’impulsivité de Barratt

Acting and Thinking Questionnaire – *Main Study*

ACTING AND THINKING QUESTIONNAIRE

Directions:

The following test is designed to measure some of the ways in which you act and think. Read each statement and click on the appropriate circle. Do not spend too much time on any statement. Please answer quickly and honestly.

	Rarely/Never	Occasionally	Often	Almost Always/Always
I plan tasks carefully.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I do things without thinking.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I make-up my mind quickly.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I am happy-go-lucky.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I don't "pay attention."	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I have "racing" thoughts.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I plan trips well ahead of time.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I am self controlled.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I concentrate easily.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I save regularly.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>

	Rarely/Never	Occasionally	Often	Almost Always/Always
I "squirm" at plays or lectures.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I am a careful thinker.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I plan for job security.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I say things without thinking.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I like to think about complex problems.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I change jobs.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I act "on impulse."	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I get easily bored when solving thought problems.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I act on the spur of the moment.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I am a steady thinker.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>

	Rarely/Never	Occasionally	Often	Almost Always/Always
I change residences.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I buy things on impulse.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I can only think about one thing at a time.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I change hobbies.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I spend or charge more than I earn.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I often have extraneous thoughts when thinking.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I am more interested in the present than the future.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I am restless at the theater or lectures.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I like puzzles.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
I am future oriented.	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>

Annexe F – Instruction Inquisit

Inquisit Instructions – *Main Study*

The next tasks uses INQUISIT software to run. To run properly, these tasks requires you to install a Plugin by Inquisit that is inoffensive and used for running the task only.

This Plugin is similar to a stopwatch that provides millisecond accuracy stimulus presentation and response timing during the task.

It is a precision software for cognitive, social, neurophysiological, and online psychological experiments. It serves 2658 research institutions throughout the world.

[Hyperlien par lequel le participant était redirigé vers la page :
<https://www.millisecond.com/about/customers.aspx>]

For general information about Inquisit and Millisecond Software, please [click here](#).

[Hyperlien par lequel le participant était redirigé vers la page :
<https://www.millisecond.com/web/participants.aspx>]

For information about the Inquisit Plugin by other Mturkers, please [click here](#).

[Hyperlien par lequel le participant était redirigé vers la page :
https://www.reddit.com/r/mturk/comments/1q5ye8/inquisit_software/]

Click on the Next button below to be redirected to the next task. Please follow the instructions to [download and install Inquisit Plugin](#) and to complete the task.

Annexe G – Formulaire de clôture

Debriefing Form – *Main Study*

DEBRIEFING FORM

Project title:

Effects of spontaneity, motivation and uncertainty on learning performance.

Project objectives and overview:

As announced at the beginning of the session, the purpose of this research project is to examine the influence of spontaneity and motivation on learning performance under uncertainty in a decision-making task.

However, you weren't warned that the average gain of some cues may change during the Learning Task. This is in fact because we are particularly interested in the link between different personality traits and reversal learning performances when change in contingency occur. Failure to immediately announce this specific intention is a necessary procedure to study the effect of personality on reversal learning.

Please select one of the following. Your answer is confidential. It will not affect whether or not you receive payment and will not affect any rating given to you for your work. **Did you participate in this research with honesty and commitment?**

NO, delete my data

YES, keep my data

Please enter your Mechanical Turk Worker ID:

[Après avoir entré son identifiant personnel, le participant était redirigé vers le message suivant.]

THANK YOU FOR YOUR PARTICIPATION!

Your contribution is greatly appreciated.

Please enter the following code in your MTurk HIT page to confirm that you have completed the survey:

[Suivi d'un code alphanumérique secret à six caractères.]

Annexe S – Matériel supplémentaire de l'article

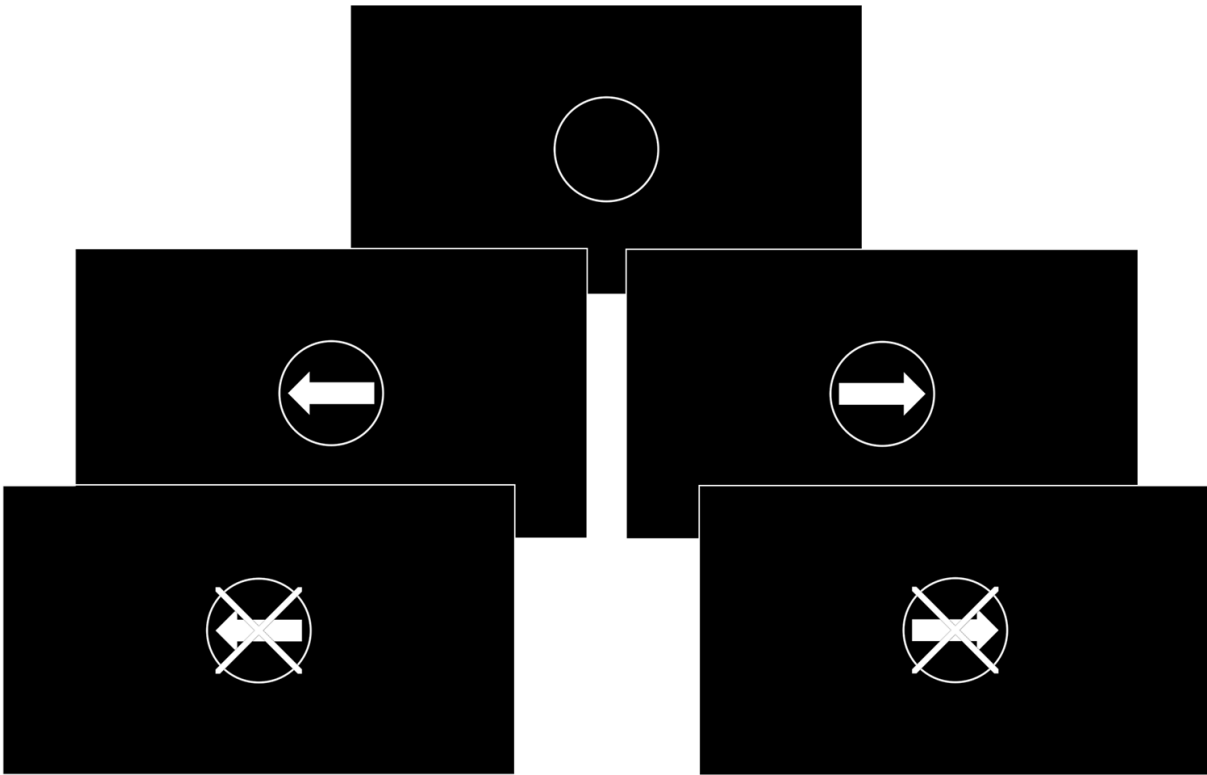


Figure S1. Screenshots of the Stop Signal Task (SST) interface, adapted from Millisecond Software (2018a). At each trial, an arrow pointing left or right (the *GO* stimulus) was presented in a fixation circle. Unpredictably, for one in four trials, a cross (the *STOP* signal) was projected over the *GO* stimulus after a variable delay.

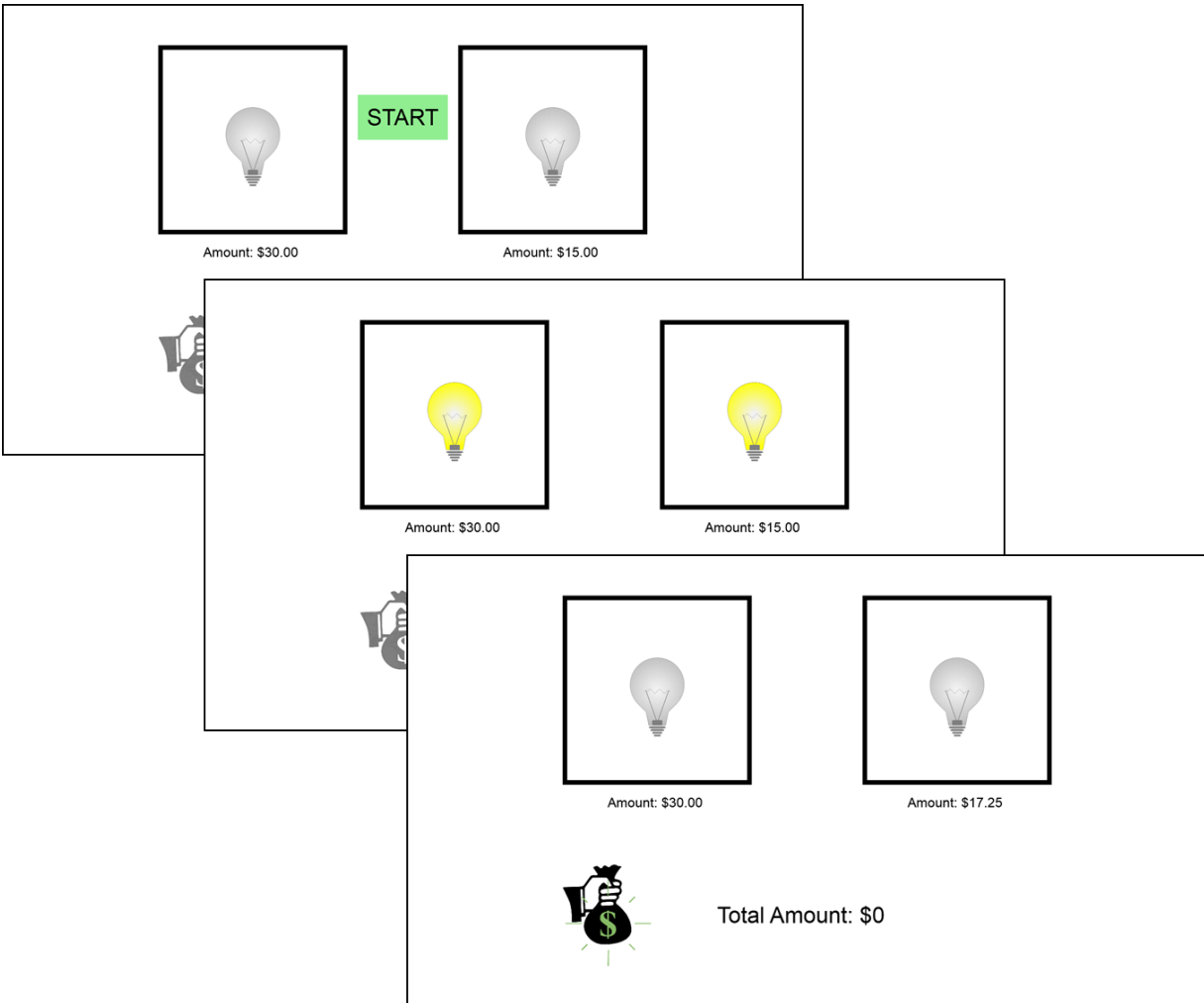


Figure S2. Screenshots of the Experiential Delay Discounting Task (EDT) interface, adapted from Millisecond Software (2018b). After clicking the START button to initiate trial, bulb(s) that could be chosen was or were turned ON. When they could be chosen, the left bulb offered a delayed (0, 7, 14, or 28 s) and probabilistic (4 out of 10 chances of winning) STANDARD amount of US\$ 30.00, whereas the right bulb offered an immediate and certain ADJUSTED amount, between US\$ 0.00 and US\$ 30.00. When an amount was granted at the end of a trial, a money bag GIF was activated and had to be selected by the participant before next trial could be started, cashing in his or her profit to the sound of a cash register before START button reappears.

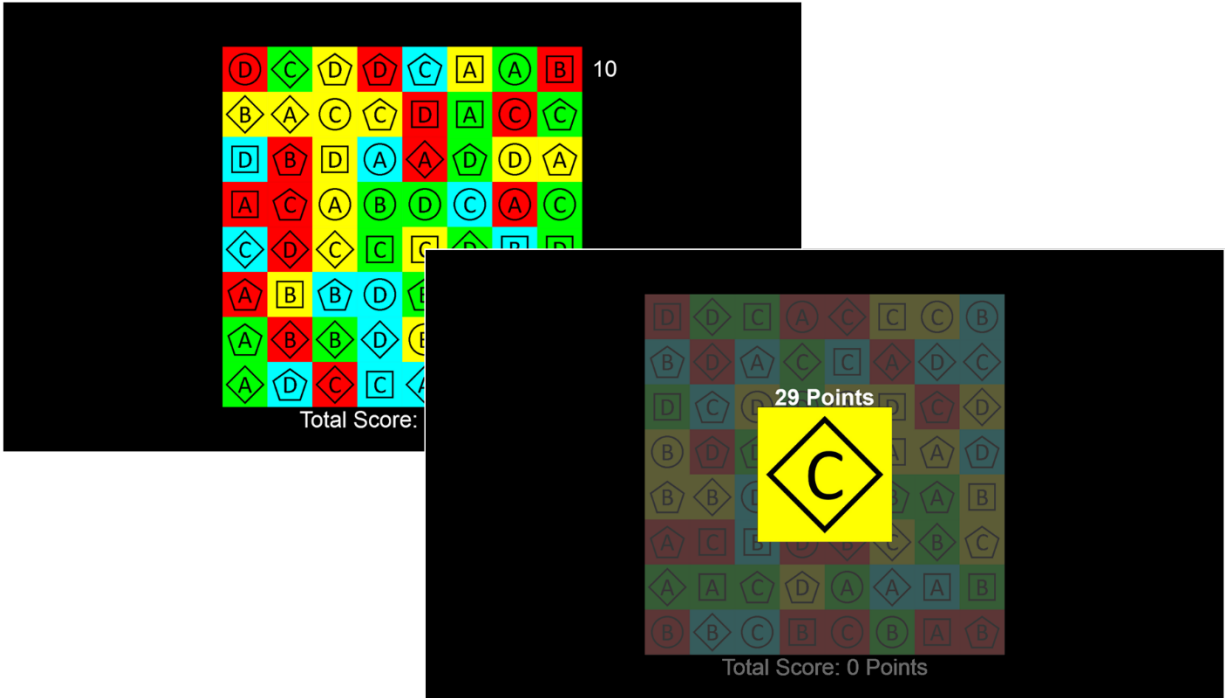


Figure S3. Screenshots of the Reversal Learning Task (RLT) interface. Placed at random on the grid, 64 different boxes displayed an unique combination of cues from 3 different modalities, namely a color (red, yellow, green, or blue), a shape (square, diamond, circle, or pentagon) and a letter (A, B, C, or D). Each trial, time left for the trial was displayed at the top right of the grid, while updated total score was displayed at the bottom of the screen. After clicking on a box, it was displayed during 1 s in the middle of the grid with the gain earned for that trial at the top of it.

Table S1. Generalized mixed-effect models (GLMM) explaining success scores through time with all participants (n = 91). Model includes trial periods (TPs) and each two-, three- and four-way interactions between TP and phase (RLP stands for reversal learning phase), level of reinforcer uncertainty (LRU), action impulsivity (SSRT) and/or choice impulsivity (K).

Fixed effects	Estimate	SE	tStat	DF	p-Value	Lower	Upper
(Intercept)	0.067	0.024	2.840	915	0.005 **	0.021	0.114
RLP	-0.005	0.025	-0.205	915	0.838	-0.055	0.045
TP	0.279	0.042	6.621	915	0.000 ***	0.197	0.362
TP : SSRT	-0.093	0.045	-2.083	915	0.037 *	-0.180	-0.005
TP : K	-0.088	0.055	-1.599	915	0.110	-0.195	0.020
TP : LRU	-0.017	0.033	-0.504	915	0.615	-0.081	0.048
RLP : TP	-0.173	0.014	-12.044	915	0.000 ***	-0.201	-0.144
TP : SSRT : K	-0.071	0.044	-1.607	915	0.108	-0.157	0.016
TP : SSRT : LRU	0.041	0.033	1.227	915	0.220	-0.024	0.105
TP : K : LRU	0.023	0.043	0.540	915	0.590	-0.061	0.106
RLP : TP : SSRT	0.192	0.021	8.926	915	0.000 ***	0.150	0.234
RLP : TP : K	0.004	0.013	0.280	915	0.779	-0.023	0.030
RLP : TP : LRU	-0.015	0.009	-1.657	915	0.098 .	-0.034	0.003
RLP : TP : SSRT : K	0.081	0.009	9.168	915	0.000 ***	0.064	0.099
RLP : TP : SSRT : LRU	-0.121	0.013	-9.101	915	0.000 ***	-0.147	-0.095
RLP : TP : K : LRU	0.042	0.013	3.234	915	0.001 **	0.017	0.068

“.”, “*”, “**”, and “***” indicates p<.10, p<.05, p<.01, and p<.001, respectively.

Table S2. Generalized mixed-effect models (GLMMs) explaining success scores through time in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), with all participants (a; 91 participants) and participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (b, c; 42 participants). Models include trial periods (TPs) and each two- and three-way interactions between TP and level of reinforcer uncertainty (LRU), action impulsivity (SSRT) and/or choice impulsivity (K).

	Fixed Effects	Estimate	SE	tStat	DF	p-Value	Lower	Upper
a)	(Intercept)	0.049	0.026	1.843	644	0.066 .	-0.003	0.100
	TP	0.339	0.051	6.681	644	0.000 ***	0.239	0.439
	TP : SSRT	-0.107	0.054	-1.996	644	0.046 *	-0.212	-0.002
	TP : K	-0.094	0.066	-1.434	644	0.152	-0.223	0.035
	TP : LRU	-0.044	0.040	-1.102	644	0.271	-0.121	0.034
	TP : SSRT : K	-0.077	0.053	-1.463	644	0.144	-0.181	0.027
	TP : SSRT : LRU	0.059	0.040	1.478	644	0.140	-0.019	0.137
	TP : K : LRU	0.015	0.051	0.301	644	0.764	-0.085	0.116
b)	(Intercept)	-0.014	0.040	-0.347	203	0.729	-0.093	0.066
	TP	0.656	0.073	8.999	203	0.000 ***	0.512	0.799
	TP : SSRT	-0.237	0.090	-2.618	203	0.010 **	-0.415	-0.058
	TP : K	0.044	0.085	0.519	203	0.604	-0.123	0.211
	TP : LRU	-0.086	0.059	-1.448	203	0.149	-0.202	0.031
	TP : SSRT : K	-0.177	0.064	-2.752	203	0.006 **	-0.304	-0.050
	TP : SSRT : LRU	0.144	0.065	2.231	203	0.027 *	0.017	0.272
	TP : K : LRU	-0.071	0.079	-0.906	203	0.366	-0.226	0.084
c)	(Intercept)	-0.028	0.042	-0.657	271	0.512	-0.111	0.055
	TP	0.431	0.077	5.604	271	0.000 ***	0.280	0.583
	TP : SSRT	0.200	0.094	2.135	271	0.034 *	0.016	0.384
	TP : K	-0.076	0.088	-0.867	271	0.387	-0.249	0.097
	TP : LRU	-0.054	0.061	-0.882	271	0.378	-0.174	0.066
	TP : SSRT : K	-0.037	0.067	-0.563	271	0.574	-0.169	0.094
	TP : SSRT : LRU	-0.136	0.066	-2.056	271	0.041 *	-0.267	-0.006
	TP : K : LRU	0.059	0.081	0.724	271	0.470	-0.101	0.218

“.”, “*”, “**”, and “***” indicates $p < .10$, $p < .05$, $p < .01$, and $p < .001$, respectively.

Table S3. Linear models (GLMMs) explaining initial success scores in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), with all participants (a; 91 participants) and participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (b, c; 42 participants). Models include action impulsivity (SSRT), choice impulsivity (K), level of reinforcer uncertainty (LRU), and each two-way interactions between them.

	Terms	Estimate	SE	tStat	p-Value
a)	(Intercept)	72.447	1.534	47.228	0.000 ***
	SSRT	-1.892	1.649	-1.147	0.255
	K	-1.825	2.036	-0.896	0.373
	LRU	-0.919	1.220	-0.754	0.453
	SSRT : K	-2.128	1.640	-1.298	0.198
	SSRT : LRU	0.479	1.224	0.391	0.697
	K : LRU	0.738	1.582	0.467	0.642
b)	(Intercept)	72.403	2.577	28.102	0.000 ***
	SSRT	-2.612	3.235	-0.807	0.425
	K	-0.912	3.120	-0.292	0.772
	LRU	-1.185	2.157	-0.549	0.586
	SSRT : K	-1.544	2.371	-0.651	0.519
	SSRT : LRU	2.182	2.315	0.943	0.352
	K : LRU	-2.983	2.877	-1.037	0.307
c)	(Intercept)	72.518	2.050	35.381	0.000 ***
	SSRT	1.651	2.574	0.641	0.526
	K	-1.706	2.482	-0.687	0.496
	LRU	0.487	1.716	0.284	0.778
	SSRT : K	0.882	1.886	0.468	0.643
	SSRT : LRU	0.430	1.841	0.234	0.817
	K : LRU	-1.497	2.289	-0.654	0.517

“, “*“, “**“, and “***” indicates p<.10, p<.05, p<.01, and p<.001, respectively.

Table S4. Best final generalized mixed-effect models (GLMMs) explaining success scores through time in learning phase (a, b) and in reversal learning phase (c), with all participants (a; 91 participants) and participants who reached the learning criterion in learning phase and, as a result, accessed reversal learning phase (b, c; 42 participants). Initial models included trial periods (TPs) and each two- and three-way interactions between TP and level of reinforcer uncertainty (LRU), action impulsivity (SSRT) and/or choice impulsivity (K).

	Fixed effects	Estimate	SE	tStat	DF	p-Value	Lower	Upper
a)	(Intercept)	0.049	0.026	1.867	649	0.062 .	-0.003	0.101
	TP	0.291	0.034	8.570	649	0.000 ***	0.224	0.358
	TP : K	-0.093	0.042	-2.243	649	0.025 *	-0.175	-0.012
b)	(Intercept)	-0.014	0.040	-0.336	206	0.737	-0.093	0.066
	TP	0.584	0.049	12.028	206	0.000 ***	0.488	0.679
	TP : SSRT	-0.209	0.084	-2.483	206	0.014 *	-0.374	-0.043
	TP : SSRT : K	-0.158	0.063	-2.506	206	0.013 *	-0.281	-0.034
	TP : SSRT : LRU	0.136	0.062	2.197	206	0.029 *	0.014	0.258
c)	(Intercept)	-0.028	0.042	-0.655	275	0.513	-0.111	0.055
	TP	0.380	0.053	7.167	275	0.000 ***	0.275	0.484
	TP : SSRT	0.174	0.080	2.183	275	0.030 *	0.017	0.331
	TP : SSRT : LRU	-0.116	0.063	-1.848	275	0.066 .	-0.239	0.008

“.”, “*”, “**”, and “***” indicates $p < .10$, $p < .05$, $p < .01$, and $p < .001$, respectively.