

Université de Montréal

**Être impulsif rend moins altruiste :
une expérience avec les diamants mandarins**

Par

Camille Chia

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

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

2 Mars 2017

© Camille Chia, 2017

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Être impulsif rend moins altruiste :
une expérience avec les diamants mandarins

présenté par :

Camille Chia

A été présenté à un jury composé des personnes suivantes :

Jacques Brodeur

Président-rapporteur

Frédérique Dubois

Directrice de recherche

Luc-Alain Giraldeau

Codirecteur de recherche

Julie Morand-Ferron

Membre du jury

RÉSUMÉ

L'altruisme réciproque, le mécanisme le plus vraisemblable expliquant l'existence de la coopération entre individus non-apparentés, peut être modélisé par le Dilemme du Prisonnier. Ce jeu prédit que la coopération devrait évoluer lorsque les joueurs prévoient d'interagir ensemble à maintes reprises et adoptent des stratégies conditionnelles telles que «Tit-For-Tat» ou Pavlov. Bien que la coopération soit à la source de toutes sociétés humaines, celle-ci est rarement observée chez les animaux. Une explication plausible serait que ces derniers sont plus impulsifs que les humains. Plusieurs études ayant évalué les effets de l'impulsivité sur la coopération ont en effet trouvé un impact négatif du phénomène de « *discounting* » sur la réciprocité. Néanmoins, l'impulsivité n'est pas un concept unitaire et le rôle de l'impulsivité motrice, une autre facette de l'impulsivité, reste inexploré, alors qu'elle pourrait également restreindre la coopération en altérant la capacité des individus à ajuster de manière flexible leur comportement face aux décisions prises par leur partenaire. En effet, l'impulsivité motrice se définit comme étant l'incapacité à inhiber un comportement qui n'est plus approprié suite à un changement de situation et est donc contreproductif (Broos *et al.*, 2012; MacLean *et al.*, 2014). Pour résoudre cette hypothèse, nous avons mené une expérience avec des diamants mandarins (*Taenyopigia guttata*) que nous avons appariés en fonction de leur niveau d'impulsivité motrice, puis nous les avons fait jouer dans un Dilemme du Prisonnier Alterné. Tel qu'attendu, nous avons trouvé que la coopération mutuelle survenait plus fréquemment entre les partenaires autocontrôlés que les paires d'individus impulsifs, ce qui serait dû à une différence entre les stratégies employées par les deux types d'individus. Plus précisément, les individus autocontrôlés utilisaient une stratégie « Generous TFT », tel que prédit par la théorie, alors que les oiseaux impulsifs choisissaient de coopérer avec une probabilité fixe, laquelle était indépendante de la décision précédemment prise par le partenaire. Si l'incapacité des individus impulsifs à utiliser des stratégies réactionnelles est due à une capacité de la mémoire de travail réduite, nos

résultats pourraient alors contribuer à expliquer les différences interspécifiques qui existent au niveau des comportements coopératifs.

Mots clés : Coopération, impulsivité, Dilemme du Prisonnier Itéré, Altruisme réciproque, diamant mandarin.

ABSTRACT

Reciprocal altruism, the most probable mechanism for cooperation among unrelated individuals, can be modelled as a Prisoner's Dilemma. This game predicts that cooperation should evolve whenever the players, who expect to interact repeatedly, adopt conditional strategies. Yet, experimental data suggest that reciprocity would be rare in animal societies, maybe because animals, compared to humans, are very impulsive. Several studies examining the effect of impulsiveness on cooperation have indeed found a negative impact of temporal discounting. On the other hand, the role of impulsive action, another facet of impulsiveness, remains unexplored, though it could also impede cooperation by affecting the capacity of individuals to flexibly adjust their behaviour to their partner's decision. To address this hypothesis, we conducted an experiment with zebra finches (*Taenyopigia guttata*) that were paired assortatively with respect to their level of impulsive action and then played an Alternating Prisoner's Dilemma. As anticipated, we found that mutual cooperation occurred more frequently between self-controlled partners than between impulsive ones, a difference that was caused by differences in the strategy used by both types of individuals. Specifically, self-controlled individuals used a Generous TFT strategy, as predicted by theory, whereas impulsive birds chose to cooperate with a fixed probability, which was independent of their partner's previous decision. If the inability of impulsive individuals to use reactive strategies are due to their reduced working memory capacity, our findings might contribute to explaining interspecific differences in cooperative behaviour.

Keywords: Cooperation, Impulsiveness, Iterated Prisoner's Dilemma, Reciprocal altruism, Zebra finch

TABLE DES MATIERES

RÉSUMÉ.....	iii
ABSTRACT.....	v
TABLE DES MATIÈRES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS.....	x
DÉDICACE.....	vi
REMERCIEMENTS.....	xiii

Chapitre I : INTRODUCTION.....	1
I. La coopération.....	4
I.1 Théories et types de coopération.....	5
<i>I.1.1 La sélection de parentèle.....</i>	<i>5</i>
<i>I.1.2 Le mutualisme et le mutualisme dérivé.....</i>	<i>6</i>
<i>I.1.3 La sélection de groupe.....</i>	<i>7</i>
<i>I.1.4 L'altruisme réciproque ou réciprocité.....</i>	<i>9</i>
I.2 Le Dilemme du Prisonnier.....	14
<i>I.2.1 Modèle général, variantes et stratégies.....</i>	<i>14</i>
<i>I.2.2 Études empiriques.....</i>	<i>16</i>
II. L'impulsivité.....	18
II.1 Généralités.....	19
II.2 Impulsivité de choix.....	22
II.3 Impulsivité motrice.....	24
II.4 Études empiriques associant l'impulsivité à la coopération.....	25
<i>II.4.1 Études menées chez les humains.....</i>	<i>26</i>
<i>II.4.2 Études menées sur des animaux non-humains.....</i>	<i>26</i>

III. Problématique et hypothèses	29
Chapitre II: Action impulsiveness does not prevent cooperation from emerging but reduces its occurrence: an experiment with zebra finches.....	31
Contribution des coauteurs	33
Déclaration des coauteurs	33
Abstract	35
Introduction	36
Material and Methods	38
1. <i>Subjects</i>	38
2. <i>Impulsiveness experiment</i>	39
3. <i>Cooperation experiment</i>	39
Results	44
Discussion.....	45
References.....	48
 Chapitre III : DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE.....	 54
 BIBLIOGRAPHIE	 63

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre II

Table 1. Observed and expected probability that a subject chooses to cooperate in a given trial after having received payoffs T, R, P and S, respectively. While a TFT player systematically defects after its opponent's defection, an individual playing a Generous TFT strategy is expected to continue cooperating with a probability α after both payoffs P and S.52

LISTE DES FIGURES

Chapitre II

Légende des figures..... 53

Figure 1. Side view of the experimental apparatus used to assess impulsiveness. The bird was first confined during 20 seconds in the observation chamber then, it could enter in the experimental chamber where 5 millet seeds were placed inside either a transparent or an opaque cylinder..... 40

Figure 2. Top view of the experimental apparatus replicating an Alternating Prisoner’s Dilemma game. The two pair members - one in the donor chamber (Dn) and the other in the recipient chamber (Rp) - were separated only by a grid represented by a dotted line. The crosshatched feeders placed in the Dn chamber were covered by a transparent lid, contrary to those placed in the Rp chamber. After the donor (the female in that case) has made a decision, the removable partition, which is represented by a grey line, was lifted, thereby allowing the birds to move to the adjacent chamber and switch roles..... 42

Figure 3. Mean (\pm SEM) probabilities of cooperation after the birds had received payoffs T, R, P and S, in self-controlled (panel a) and impulsive (panel b) birds. In both cases, the black and grey columns correspond to males and females, respectively..... 54

LISTE DES SIGLES ET ABREVIATIONS

&	Et
±	Plus ou moins
°C	Degrés Celsius
et al.	Et les autres

FRANÇAIS :

5-HT	Hormone sérotonine
ALL-D	Trahison perpétuelle (<i>Always Defect</i>)
C	Coopérer
D	Trahir (<i>Defect</i>)
DP	Dilemme du Prisonnier
DPA	Dilemme du Prisonnier Alterné
DPI	Dilemme du Prisonnier Itéré
etc.	Et cetera
GTFT	Stratégie Donnant-Donnant Généreux (<i>Generous Tit-For-Tat</i>)
P	Gain de punition (<i>Punishment</i> - après trahison mutuelle)
R	Gain de récompense (<i>Reward</i> - après coopération mutuelle)
S	Gain du dupé (<i>Sucker</i> - après avoir été trahi)
T	Gain de trahison (<i>Temptation to defect</i> - après avoir trahi)
TFT	Stratégie Donnant-Donnant (<i>Tit-For-Tat</i>)
WM	Mémoire de travail (<i>Working Memory</i>)

ANGLAIS :

cm	Centimetres
Dn	Donor chamber
e.g.	For example
GTFT	Generous Tit-For-Tat strategy
h	Hour
i.e.	That is (to say)
IPD	Iterated Prisoner's Dilemma
P	Punishment payoff (after mutual defection)
R	Reward payoff (after mutual cooperation)
Rp	Recipient chamber
S	Sucker's payoff (after having been betrayed)
SEM	Standard Error of the Mean
T	Temptation to defect payoff (after betraying)
TFT	Tit-For-Tat strategy

*À mes merveilleux parents,
sans lesquels cette folle aventure
n'aurait jamais pu avoir lieu.*

REMERCIEMENTS

Je voudrais tout d’abord remercier la personne sans qui je n’aurais pu obtenir cette incroyable opportunité et merveilleuse expérience, ma (super!) directrice de recherche Frédérique Dubois. Merci de m’avoir soutenue et accordée autant de ton précieux temps, pour ton immense savoir, tes sages conseils et ton humour, et surtout, merci de m’avoir permis de mener ce projet un peu fou jusqu’au bout et d’y avoir cru.

Je voudrais également remercier mon codirecteur pour ses conseils et ses commentaires avisés.

Deux autres personnes qui méritent largement leur dose de remerciements sont Julie Gibelli (Ju de chaussettes pour les intimes), et Grand-mère Feuillage (alias Cynthia Hébert-Brassard pour les étrangers), mes meilleures amies. Merci pour TOUT, votre gentillesse, votre amour, votre patience (il en faut pour me supporter), votre soutien indéfectible constant (vous êtes mes super-héroïnes!), les stats et la logistique pour Ju (tu m’as sauvé la vie de nombreuses fois), votre folie (et oui, c’est pour ça qu’on s’aime) et votre bonne humeur (liste non exhaustive, ce serait trop long de détailler). Merci d’être vous. C’est aussi parce que vous me manquiez trop (et la bière aussi) que j’ai décidé de revenir dans ce beau pays de Montréal (même s’il fait un peu frette l’hiver).

Merci à mes collègues et amis Shawi (Gabriel Tej ou le Roi du Québec pour les non-initiés), avec qui j’ai partagé les hauts et les bas des expérimentations en laboratoire, et Véronique Chantal pour les bons moments de délire absolu qui remontaient le moral en périodes de crise.

Merci aux petits piou-pious de passage au labo, Guillaume Pilon et Sandrine Varvarande-Kennish pour les bons moments de rire et de décompression qui ensoleillaient mes journées.

Merci aussi à mes petits poulets, qui ont supporté les longues journées d'entraînement et de test (presque) sans broncher, et qui m'ont donné encore plus le goût de continuer à observer et comprendre les animaux.

Un grand merci aussi à mes supers et crazy colocs, Floor van der Steur, Paméla Simard, Virginia Lee, Nada Grofti et Eugénie Supisson, sans qui les soirées et les weekends auraient été bien trop longs et ennuyeux et qui m'apportent une bonne bouffée d'oxygène (et des soirées endiablées) loin du labo, avec toutes nos inside jokes et nos histoires toutes plus épiques les unes que les autres. Merci de m'avoir soutenue! (et supportée!) J'aime tellement notre petite famille montréalaise!

Enfin, merci à mes parents et ma sœur pour leur soutien infaillible bien que transatlantique, leur dévouement et leur amour. Rien de tout ce que j'ai vécu ici n'aurait été possible sans vous. Merci de m'avoir donné la chance de poursuivre mes études loin de vous dans un pays où j'ai pu pleinement m'épanouir et rencontrer des personnes extraordinaires. Je ne l'oublierai jamais.

Chapitre I

INTRODUCTION

Que serait l'Homme sans la coopération ? Ce phénomène est en effet un des rouages de toutes les sociétés humaines, des chasseurs-cueilleurs d'autrefois aux complexes nations-états d'aujourd'hui. Il agit à tous les niveaux sociétaux et touche toutes les personnes, qu'elles soient ou non apparentées. Elle serait unique tant dans son ampleur que dans la diversité de ses formes (Bowles & Gintis, 2003; Boyd & Richerson, 1992). Cette propension coopérative de l'humain serait liée à ses capacités cognitives, linguistiques et physiques plus développées que chez les autres espèces animales (Bowles & Gintis, 2003).

Cependant, chaque individu, humain ou non, a tendance à être égoïste, choisissant de privilégier soi-même et ses apparentés, ce qui crée un conflit d'intérêt permanent entre l'individu et l'intérêt public, tel que l'illustre la «tragédie des biens communs» (Hardin, 1968). Ce concept explore le phénomène collectif de surexploitation d'une ressource commune en prenant le cas de fermiers, de leurs vaches et d'une pâture commune. Chaque fermier a intérêt à mettre autant de vaches que possible sur cette pâture pour augmenter son revenu. En revanche, si tous les fermiers le font, la conséquence sera la surexploitation de la parcelle, ce qui les affectera tous. Donc, de manière collective, tous les fermiers feraient mieux de limiter le nombre total de vaches paissant dans ce pré, ce qui contrevient à l'intérêt individuel de chacun, d'où le dilemme. On parle alors de coopération lorsqu'une action collective d'individus est bénéfique pour tous les partenaires impliqués et ce, peu importe les coûts subis individuellement (Clements & Stephens, 1995; Connor, 1995a; Dugatkin, 1997). Il existe donc des mécanismes et des stratégies garde-fous qui pourraient expliquer l'émergence et le maintien à haut taux de la coopération entre les humains, comme le contrôle et la punition des non-coopérateurs, la forte réciprocité (« *strong reciprocity* ») ou encore la coercition (Boyd & Richerson, 1992; Fehr *et al.*, 2002; Lehmann & Keller, 2006).

Les seules sociétés animales avec un tel niveau de coopération entre de nombreux individus sont les espèces eusociales (Hamilton, 1964), tels que les termites, les abeilles, les fourmis ou encore les rats-taupes, qui vivent en grandes colonies et ont un partage

des différentes activités entre leurs membres qui sont tous de proches apparentés (Boyd & Richerson, 1992; Hamilton, 1964). C'est en cela que diffèrent les humains, chez qui la coopération et la division des tâches s'effectuent dans de grandes sociétés d'individus non liés génétiquement (Bowles & Gintis, 2003; Boyd & Richerson, 1992).

Il existe néanmoins des cas de coopération chez d'autres espèces, mais souvent au niveau de petits groupes d'individus, et ce comportement bénéfique reste majoritairement peu présent à l'échelle du monde animal. Certains chercheurs se sont alors penchés sur l'effet de certaines contraintes pouvant empêcher la coopération d'émerger et ont montré du doigt l'impulsivité (Green *et al.*, 1995; Harris & Madden, 2002; Rachlin, 1995; Stephens *et al.*, 2002, 2006; Viana *et al.*, 2010). En effet, tous les animaux (humains compris) prennent fréquemment des décisions qui leur sont bénéfiques à court terme, mais qui s'avèrent être désavantageuses, voire préjudiciables, sur le long terme (Kalenscher *et al.*, 2006), ou encore exécutent des séries d'actions peu réfléchies, inutilement risquées ou hors rapport à la situation dans laquelle se trouve l'individu, ce qui souvent mène à des conséquences dommageables (Daruna & Barnes, 1993). Cependant, les animaux non-humains sont considérés comme étant plus impulsifs que les humains (Kalenscher *et al.*, 2006; Jimura *et al.*, 2009). De plus, le concept d'impulsivité est complexe et non unitaire, et de nombreuses recherches sont en cours pour essayer de comprendre tous les mécanismes impliqués et leur dynamique, car il existe plusieurs catégories de comportements qualifiés d'impulsifs (Evenden, 1999).

Certaines études se sont portées sur l'effet de l'impulsivité de choix sur la coopération (Baker & Rachlin, 2002; Harris & Madden, 2002; Viana *et al.*, 2010; Yi *et al.*, 2005). Celle-ci est généralement définie comme étant la préférence d'un individu pour une petite récompense, obtenue immédiatement ou après un court délai, plutôt que pour une récompense plus grande, obtenue après un délai plus long (Kalenscher *et al.*, 2006). De ce fait, puisque la coopération engendre des délais variables dans l'émission de l'action réciproque, donc dans l'obtention d'un gain, des individus très impulsifs pourraient dévaloriser fortement cette rétribution et estimer alors que la coopération

n'est pas avantageuse pour eux, ce que semble confirmer les résultats des études (Baker & Rachlin, 2002; Harris & Madden, 2002; Viana *et al.*, 2010; Yi *et al.*, 2005).

Cependant, il existe un autre grand type d'impulsivité : l'impulsivité motrice, qui se définit comme l'incapacité à inhiber un comportement qui n'est plus approprié suite à un changement de situation (Broos *et al.*, 2012). Il semblerait que ces deux types d'impulsivité ne soient pas corrélés entre eux (Amici *et al.*, 2008; Broos *et al.*, 2012). Or aucune étude, à ma connaissance, n'a déterminé l'impact de l'impulsivité motrice d'un individu sur sa capacité à coopérer. C'est donc ce que je me propose d'explorer ici, à travers l'étude de la coopération au sein de couples d'individus non-apparentés étant de même degré d'impulsivité motrice. Dans un premier temps, je passerai donc en revue les différents mécanismes et théories qui ont été développés afin d'expliquer l'évolution de la coopération, en me concentrant sur l'altruisme réciproque, soit la coopération entre non-apparentés, modélisé par le jeu du Dilemme du Prisonnier. Puis je définirai le concept d'impulsivité et ses conséquences, et soulignerai les différences conceptuelles qui existent entre impulsivité de choix et impulsivité motrice. Enfin je présenterai les études questionnant l'effet de l'impulsivité sur la coopération et expliquerai en quoi la nôtre se propose d'éclaircir un peu plus la relation conflictuelle entre ces deux phénomènes.

I. La coopération

La coopération est un phénomène qui a toujours fasciné les scientifiques tant il est complexe et multiforme. De nombreuses études se sont notamment penchées sur les facteurs permettant l'évolution ainsi que le maintien d'interactions coopératives au sein des populations humaines et animales. Elles ont ainsi mis au point différentes catégories de coopération dépendamment du type d'interactions (intra- ou interspécifiques), du degré d'apparentement entre chaque partenaire impliqué, et des gains qu'ils ont reçus suivant leur comportement lors de l'interaction (Lehmann & Keller, 2006; Noë, 2006). On en dénombre quatre importantes :

- 1) la sélection de parentèle,
- 2) le mutualisme et sa variante le mutualisme dérivé,
- 3) la sélection de groupe, et
- 4) l'altruisme réciproque ou réciprocité.

Je définirai donc brièvement les trois premiers mécanismes puis me concentrerai plus longuement sur le dernier car c'est celui-ci qui fait l'objet de notre étude.

I.1 Théories et types de coopération

I.1.1 La sélection de parentèle

La sélection de parentèle est la théorie proposée par W. Hamilton pour expliquer comment la coopération parmi les individus apparentés peut exister et se maintenir. Celle-ci prédit que le taux de coopération augmente avec le degré de parenté entre les individus concernés par l'acte coopératif, soit que les bénéfices sont supérieurs aux coûts, selon l'équation $rB-C > 0$, avec r le coefficient d'apparentement entre les deux individus, B les bénéfices issus de l'interaction et C les coûts subis (Hamilton, 1964). En effet, coopérer avec un individu proche génétiquement contribue au succès reproducteur de ce dernier. De ce fait, le bagage génétique commun aux deux individus peut passer à la génération suivante. Il n'y a alors pas nécessité de réciprocité de la part du receveur de l'acte coopératif, car les bénéfices génétiques dépassent les coûts engendrés par la coopération pour l'acteur (Hamilton, 1964). Un des meilleurs exemples en nature est celui des espèces eusociales, comme les abeilles (Hamilton, 1964; Seeley & Vissher, 1988). Chez ces dernières, un seul individu, la reine, se reproduit parmi les centaines de membres que compte la colonie. Toutes ses descendantes, uniquement des filles, se partageront les différentes tâches de la ruche, à savoir rapporter de la nourriture pour la reine et les larves et défendre le nid, mais ne se reproduiront jamais (Hamilton, 1964; Seeley & Vissher, 1988). Ceci n'est pas un sacrifice pour elles, puisqu'il leur est plus avantageux d'aider à la reproduction de la reine que de se reproduire elles-mêmes. En effet, le coefficient d'apparentement est plus grand entre sœurs, c'est-à-dire entre deux ouvrières

engendrées par la reine, qu'entre elles et leurs éventuels descendants (Hamilton, 1964). De ce fait, le bénéfice génétique de chaque ouvrière est bien plus élevé lorsqu'elles assistent la reine à produire des sœurs, ce qui pourrait expliquer comment la coopération émerge et se maintient chez ce type d'animaux sociaux particuliers (Hamilton, 1964).

Toutefois, plusieurs observations ont également décrit des situations de coopération entre individus non-apparentés (Clutton-Brock, 2009; Seyfarth, 1984; Stevens, 2004; Wilkinson, 1984). Dans ce cas de figure, la théorie d'Hamilton ne peut alors s'appliquer. Les théories et modèles suivants ont donc été développés afin d'expliquer l'évolution de la coopération entre individus non liés entre eux génétiquement.

1.1.2 Le mutualisme et le mutualisme dérivé

On parle de mutualisme lorsqu'il est toujours plus profitable, en termes de gains, de coopérer et ce, quelle que soit l'action des autres individus impliqués, mais où les récompenses les plus importantes sont récoltées lorsque tous coopèrent (Connor, 1995b; West-Eberhard, 1975). Une interaction mutualiste se caractérise donc par le fait que chaque participant tire profit de l'action de l'autre, et chacun voit alors sa valeur sélective ou aptitude (« *fitness* » en anglais) augmenter (Connor, 1995b; Janzen, 1985). Ainsi, la coopération entre ces individus peut évoluer et se maintenir. Cependant, d'après Dugatkin (2004), le mutualisme se présente surtout lorsqu'il s'agit d'interactions entre deux espèces différentes, comme dans le cas des symbioses. Par exemple, un des meilleurs cas de symbiose décrit et documenté par Pierce *et al.* en 1987 est celui de la chenille du papillon australien *Jalmenus evagoras* de la famille des Lycaenidae et de ses gardes du corps fourmis du genre *Iridomyrmex*. Les fourmis protègent la chenille contre des ennemis naturels, comme des guêpes parasitoïdes ou des arthropodes prédateurs, et cette dernière ne peut donc survivre sans elles. En contrepartie, ces gardes du corps se nourrissent d'une substance riche en acides aminés et glucides sécrétée par des glandes spécialisées de la chenille. Bien que les fourmis puissent survivre sans consommer ce suc, celui-ci représente malgré tout un apport nutritionnel important pour elles (Pierce *et al.*

en 1987; Fiedler & Maschwitz, 1988). Il y a alors un véritable échange d'avantages directs entre ces deux espèces, ce qui pourrait expliquer l'existence de ces interactions coopératives.

Il existe également un autre type de mutualisme ayant lieu entre individus non-apparentés d'une même espèce cette fois-ci : le mutualisme dérivé (ou « *byproduct mutualism* » en anglais) (Brown, 1983; Connor, 1995b; Dugatkin, 1997). Dans ce cas-ci, les partenaires subissent des pénalités ou des coûts immédiats s'ils ne coopèrent pas. De ce fait, le bénéfice direct net de la coopération surpasse celui de la tricherie (Dugatkin, 1997). C'est le cas chez les mâles bergeronnettes grises (*Motacilla alba*) qui acceptent des individus satellites sur leur territoire uniquement lorsque les ressources y sont abondantes, sans quoi les intrus sont chassés (Davies & Houston, 1981). En effet, accepter un autre individu engendre un coût pour le propriétaire, car la nourriture sera partagée. En revanche, le satellite apporte à ce dernier un bénéfice sous forme d'aide à la défense du territoire, car c'est lors de ces périodes riches en nourriture que les possibilités d'intrusion sont à leur apogée. Ainsi, lorsque les ressources sont suffisamment abondantes, il devient plus bénéfique de coopérer pour l'occupant en laissant un seul intrus se nourrir sur son territoire plutôt que de se faire envahir. En effet, il semble que le propriétaire augmente sa prise alimentaire lorsqu'un individu satellite est présent sur le territoire lors de ces périodes d'abondance. De ce fait, le bénéfice apporté par l'aide à la défense du territoire surpasse le coût du partage de nourriture. De même, pour l'individu satellite, les coûts d'aide à la défense sont moindres par rapport aux bénéfices reçus, soit l'accès à une source de nourriture (Davies & Houston, 1981). Il y a alors de plus grands avantages immédiats pour les deux camps, ce qui pourrait expliquer pourquoi ces deux oiseaux mâles coopèrent (Dugatkin, 1997).

1.1.3 La sélection de groupe

Cette théorie expliquerait la coopération au niveau de groupes d'individus, mais elle reste encore controversée à ce jour, notamment à cause de l'avènement de la biologie

évolutive et la sélection génique, dont l'idée principale est que la sélection naturelle agit presque toujours en faveur ou en défaveur de gènes précis (Borrello, 2005; Wilson & Sober, 1994). De ce fait, la plupart des évolutions d'espèces seraient issues d'une compétition entre individus égoïstes pour leur propre reproduction (Dugatkin & Reeve, 1994), ce qui expliquerait qu'il est possible pour une population d'altruistes d'être envahie par un tricheur opportuniste, ce que ne peut expliquer la sélection de groupe (Borrello, 2005). C'est pour cela que je ne la présenterai que brièvement ici.

Selon ce mécanisme, l'auteur de l'acte coopératif subit un coût, mais tout le groupe bénéficie grandement de son comportement. En conséquence, un groupe contenant plus d'individus coopératifs aura un plus gros avantage sélectif comparé à un groupe où peu de coopérateurs sont présents, ce qui favoriserait l'émergence de tels individus dans les populations (Dugatkin, 1997). Un exemple illustrant la sélection de groupe est celui des fourmis *Messor pergandei*. Chez cette espèce, les colonies sont souvent fondées par un groupe de reines non-apparentées; la sélection de parentèle ne s'applique donc pas (Rissing & Pollock, 1987). Ces groupes de reines sont très territoriaux et attaquent ceux qui leur sont voisins. Chaque reine produit des descendants pouvant servir à attaquer les colonies ennemies. Plus la coopération entre reines fondatrices est importante, plus le nombre de descendants augmente. Or les colonies contenant le plus d'individus ont plus de succès lors de raids contre les nids adverses. Les colonies les plus nombreuses ont donc une plus grande chance de survivre. De ce fait, la coopération entre reines augmente le bénéfice de toute la colonie (Rissing & Pollock, 1991).

Néanmoins, il existe une théorie plus générale et mieux acceptée comme étant le paradigme de l'évolution de la coopération entre individus non-apparentés : l'altruisme réciproque.

I.1.4 L'altruisme réciproque ou réciprocité

L'altruisme réciproque, ou réciprocité, est un type de coopération qui a lieu entre individus non-apparentés. On parle d'altruisme lorsqu'un individu effectue un comportement bénéfique pour un autre individu tout en lui-même subissant un coût en termes d'aptitude (Trivers, 1971). Il y a réciprocité lorsqu'un individu ayant bénéficié d'un acte altruiste de la part d'un autre va, à son tour, avoir un comportement altruiste envers ce dernier, et ce dans un futur plus ou moins proche (Trivers, 1971).

Il existe deux types de réciprocité :

- 1) On parle de réciprocité directe lorsqu'on s'intéresse à des interactions dyadiques.
- 2) Si l'on s'intéresse à ce phénomène au niveau d'une population, on parle alors de réciprocité indirecte (Alexander, 1987; Boyd & Richerson, 1989; Trivers, 1971).

Le concept de réciprocité indirecte joue sur la réputation de chaque membre d'une population donnée. Deux individus entrant en interaction de réciprocité directe se verront attribuer une valeur comme partenaire potentiel de coopération par le reste de la population suite à l'action de chacun (Alexander, 1987; Boyd & Richerson, 1989). Un individu aidant un congénère verra sa cote augmenter, alors qu'un refus de sa part lui fera perdre de sa valeur (Nowak & Sigmund, 2005). Les individus vont alors préférentiellement entrer en interaction avec des partenaires qui ont une bonne réputation, même s'il n'ont aucun passé coopératif avec ces derniers (Alexander, 1987; Nowak & Sigmund, 2005).

Un exemple qui illustre bien ce phénomène de réciprocité indirecte est la coopération observée entre les poissons nettoyeurs (*Labroides dimidiatus*) et leurs clients aquatiques (Trivers, 1971). Les poissons clients viennent rencontrer les poissons nettoyeurs afin que ces derniers leur enlèvent les ectoparasites, bactéries et autres tissus morts qui affectent leur corps et leur cavité buccale. Cet acte de nettoyage améliore la santé des clients et constitue une source importante de nourriture pour les nettoyeurs

(Côté, 2000). Cependant, ces derniers auraient plutôt intérêt à manger le mucus recouvrant l'épiderme de leurs clients, car celui-ci est beaucoup plus nutritif. Toutefois, ceci serait dommageable pour les clients car ce mucus leur sert de barrière immunitaire (Adam, 2010; Grutter, 1997). Puisque les clients sont relativement errants, il est rare qu'un poisson nettoyeur interagisse à nouveau avec le même client. La tentation de trahir son partenaire devrait donc être forte. Pourtant, on observe peu de tricherie de la part des nettoyeurs (Grutter, 1999), ce qui pourrait s'expliquer par la volonté de ces derniers de démontrer leur bonne réputation aux autres clients qui les observent leur permettant ainsi de garder un apport de nourriture continu et conséquent (Adam, 2010; Bshary & Grutter, 2006). De plus, la compétition entre les poissons nettoyeurs augmenterait aussi le taux de coopération, car les clients pourraient facilement changer de nettoyeur si ce dernier trichait (Adam, 2010).

Néanmoins, la plupart des comportements d'altruisme réciproque observés en nature, que ce soit chez les oiseaux (Krams *et al.*, 2008; Lombardo, 1985; Olendorf *et al.*, 2004), les mammifères (de Waal, 2000; Hart & Hart, 1992; Hauser *et al.*, 2003; Packer, 1977; Schino, 2007; Wilkinson, 1984, 1985, 1988, 1990) ou encore les poissons (Dugatkin, 1988, 2004; Milinski, 1987), sont des cas qui s'apparenteraient à de la réciprocité directe. Par exemple, chez les impalas (*Aepyceros melampus*) ont lieu des séquences d'épouillage mutuel (Hart & Hart, 1992; Mooring & Hart, 1996). Cet échange de bons procédés permet à un individu de se débarrasser des ectoparasites dans les zones corporelles qui lui sont inaccessibles, ce qui est bénéfique pour sa santé ainsi que pour sa capacité de compétition (Hart & Hart, 1992; Mooring & Hart, 1996). Il a également été observé chez les épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) (Milinski, 1987) et les guppies (*Poecilia reticulata*) (Dugatkin, 1988, 2004) des comportements d'inspection d'un prédateur, où les individus qui s'approchent en groupe sont plus audacieux, c'est-à-dire qu'ils avancent plus près du prédateur, que lorsqu'ils sont seuls à lui faire face. Ainsi, un poisson continuera de s'approcher du prédateur si son ou ses congénères continuent eux aussi à avancer, de sorte que la décision de coopérer (i.e. avancer) ou trahir (i.e. ne pas avancer) se fait simultanément entre les membres du groupe d'inspection, alors que dans la plupart des

autres cas de réciprocité un seul individu à la fois fait le choix de coopérer ou non. Ce comportement d'inspection du prédateur est dangereux pour eux (surtout pour l'individu meneur), mais leur permet en contrepartie d'obtenir de l'information importante quant à la nature de cet ennemi (Dugatkin, 1992; Milinski *et al.*, 1997). Certaines expériences en laboratoire ont même démontré que les poissons se souviendraient du comportement de leur(s) partenaire(s) lors d'une précédente inspection et ceux-ci s'associeraient par la suite préférentiellement avec les individus qui ont déjà coopéré (Dugatkin & Alfieri, 1991a, b). De même, il semblerait qu'il existe un partage des coûts associés à la position de « chef de file » du groupe d'inspection au sein de groupes familiaux de femelles guppies en changeant souvent l'identité de l'individu meneur (Croft *et al.*, 2006). De même, chez les épinoches, lesquelles démontrent ce même type de comportement, Milinski *et al.* (1990) ont observé que les poissons coopéraient moins avec un partenaire qui avait déjà triché. De ce fait, il semble que ce comportement d'inspection soit un cas d'altruisme réciproque.

Mais le cas le plus connu de coopération en nature, et celui le mieux accepté généralement comme étant de la vraie réciprocité, est celui des chauves-souris vampires (*Desmodus rotundus*) (Carter & Wilkinson, 2013; Denault & McFarlane, 1995; Wilkinson, 1984, 1985, 1988, 1990). Ces mammifères nocturnes d'Amérique Centrale vivent en colonies stables composées de huit à douze femelles adultes peu ou pas apparentées et de leurs petits (Wilkinson, 1984, 1985). Elles se nourrissent uniquement de sang qu'elles obtiennent en chassant la nuit (Wilkinson, 1984) et meurent au bout de 70 heures sans manger (McNab, 1973). Les femelles adultes échouent généralement à se nourrir une nuit sur dix, les jeunes une sur trois (Wilkinson, 1988, 1990). Cependant, les individus qui ont eu une chasse peu ou pas fructueuse peuvent recevoir des dons de sang de la part de congénères une fois de retour à la colonie (Wilkinson, 1984). Ce comportement naturel et très coûteux énergétiquement pour le donneur s'effectue aussi bien entre individus apparentés que non-apparentés (Carter & Wilkinson, 2013; Wilkinson, 1984). Les chauves-souris utilisent alors l'épouillage mutuel pour reconnaître les membres de leur colonie ainsi que pour évaluer leur niveau de satiété (Wilkinson, 1986, 1990). Les femelles donneuses ont tendance à régurgiter du sang pour leur progéniture principalement, mais

aussi pour d'autres femelles proches apparentées et des femelles non-apparentées avec lesquelles elles vivent et interagissent depuis longtemps (Wilkinson, 1984).

Il est cependant difficile en nature d'établir s'il y a ou non réciprocité, car l'évaluation des coûts et bénéfices mis en jeu pour chaque individu impliqué dans ces interactions coopératives est délicate. De ce fait, les chercheurs ont essayé de reproduire les interactions entre individus non-apparentés en captivité et ont ainsi déterminé que les bénéficiaires de dons de sang avaient eux-mêmes tendance à régurgiter du sang pour leurs anciens donneurs (Wilkinson, 1984, 1990; Denault & McFarlane, 1995). Wilkinson suggérait alors que les individus donneurs recevaient aussi bien des bénéfices directs, lorsqu'ils régurgitaient pour leurs jeunes, qu'indirects, lorsque les destinataires étaient non-apparentés, au niveau de leur aptitude (Wilkinson, 1984). Ainsi, la décision de partager la nourriture se ferait aussi bien en fonction du niveau de parenté entre les individus que de la perspective d'acquérir des bénéfices directs dans le futur, comme par exemple des dons de sang réciproques et de l'épouillage (Wilkinson, 1986).

Néanmoins, certains chercheurs ont remis en cause l'existence du principe de réciprocité entre les chauves-souris, invoquant entre autres que le don de sang entre non-apparentés serait le fruit d'une manipulation de la part d'individus affamés (Clutton-Brock, 2009). De ce fait, seuls les récipiendaires bénéficieraient de ce comportement, pas les donneurs. De même, ce phénomène pourrait aussi résulter d'un sous-produit de l'altruisme entre apparentés. Hammerstein (2003) suggérait que les signaux olfactifs servant à la reconnaissance des individus apparentés auraient été utilisés de manière inappropriée dans l'expérience, car il n'y avait aucun individu apparenté présent. Cependant, une nouvelle étude menée en captivité montre que le prédicteur le plus robuste d'un don de sang et de la quantité régurgitée serait l'aide réciproque reçue et non le degré de parenté (Carter & Wilkinson, 2013). De ce fait, le don de sang entre non-apparentés semblerait bien être lié à de la réciprocité dans le partage de nourriture. De plus, le donneur était l'instigateur de l'échange, ce qui contredit toute forme de harcèlement de la part de l'individu receveur. Il semble également que les individus

choisissent leurs partenaires de partage de nourriture. En effet, certaines chauves-souris ont été observées rejetant le don d'un congénère ou encore refusant de donner du sang à un individu affamé (Carter & Wilkinson, 2013).

Toutefois, les auteurs de cette étude, comme la plupart des autres recherches dans ce domaine, sont réticents à employer le terme réciprocité pour décrire ce phénomène, qui pour eux est tellement vaste et variable dans sa définition que cela prêterait à confusion (Carter & Wilkinson, 2013). En effet, il est difficile d'évaluer exactement les coûts et les bénéfices de chacun et ainsi de déterminer s'il y a ou non une réelle réciprocité entre les partenaires (Clements & Stephens, 1995).

De même, comment expliquer que la réciprocité, qui génère des coûts pour l'acteur, peut émerger et se maintenir, et donc résister aux pressions de la sélection naturelle, notamment à cause de l'existence d'individus égoïstes (Baumol & Becker, 1978) ? En effet, ces derniers tendent à tricher, c'est-à-dire qu'ils retirent tous les bénéfices d'un acte altruiste sans jamais pour autant « renvoyer l'ascenseur », c'est-à-dire qu'ils ne font jamais d'acte altruiste en retour. De ce fait, l'introduction d'individus égoïstes dans une population utilisant des stratégies altruistes fait augmenter les coûts associés à la coopération dans la population. Lorsque ces coûts seront devenus trop importants, la coopération ne pourra plus se maintenir et la stratégie altruiste sera alors envahie par la stratégie égoïste; celle-ci n'est donc pas une stratégie évolutivement stable (SÉS) (Trivers, 1971). Pour qu'il y ait réciprocité, il faut non seulement que les individus aient une forte probabilité d'interagir ensemble à nouveau dans le futur, mais également qu'ils puissent se reconnaître. Il faut donc que les animaux soient dotés de capacités de reconnaissance, mais également de mémoire, ce qui pourrait contraindre son émergence.

C'est pour cela que les chercheurs ont essayé de modéliser mathématiquement ces interactions afin d'essayer d'expliquer quelles forces permettent l'évolution de la réciprocité chez les animaux sociaux et quels sont les mécanismes qui permettent sa sauvegarde. Ils ont alors mis au point un jeu appelé le Dilemme du Prisonnier (DP).

I.2 Le Dilemme du Prisonnier

I.2.1 Modèle général, variantes et stratégies

Le Dilemme du Prisonnier (DP) est le paradigme modélisé de l'évolution de la réciprocité entre individus non-apparentés (Axelrod & Hamilton, 1981). C'est un jeu de coopération à deux joueurs développé par Albert Tucker lors d'études en sociologie selon le cas suivant : deux individus sont interrogés séparément par la police après avoir commis ensemble un crime. Seules deux issues sont possibles pour chacun des complices : coopérer (C), c'est-à-dire passer sous silence les événements, ou trahir (ne pas coopérer, D pour *defect* en anglais), c'est-à-dire dénoncer son partenaire de crime tout en taisant sa propre implication. Les enquêteurs ont assez de preuves pour les inculper. Cependant, elles sont insuffisantes pour les condamner à une lourde peine, et si les deux compères décident tous deux de se taire, soit de coopérer l'un avec l'autre, ils écoperont chacun d'un an de prison seulement. En revanche, si chacun de son côté dénonce l'autre, c'est-à-dire qu'ils se trahissent mutuellement, leur peine sera de trois ans chacun. Toutefois, si seulement l'un des deux individus dénonce son complice et que l'autre décide de garder le silence, alors le délateur sortira libre du commissariat, tandis que l'allié dupé écoperera de cinq ans de prison (Poundstone, 1992). De ce fait, il est plus intéressant pour chaque individu de trahir l'autre. Néanmoins, la coopération mutuelle est plus avantageuse que la trahison mutuelle, d'où le dilemme pour les deux compères.

Dans le jeu coopératif, un système de récompenses respectant le principe du dilemme est mis en place et la distribution des gains du DP est représentée par la matrice suivante :

		Joueur B	
		C	D
Joueur A	C	R (3)	S (0)
	D	T (5)	P (1)

Dans cette matrice, une coopération mutuelle (**R** pour *reward* en anglais) est plus avantageuse qu'une trahison mutuelle (**P** pour *punishment*). En revanche, si l'un des partenaires trahit (**T** pour *temptation to defect*) alors que l'autre coopère (**S** pour *sucker*), celui-ci reçoit une récompense plus élevée que celle de l'individu coopératif, et son gain est également plus élevé que lorsque les deux joueurs coopèrent (Axelrod & Hamilton, 1981), de sorte que $T > R > P > S$. De ce fait, chaque joueur devrait se trahir mutuellement si les deux individus ne se rencontrent qu'une seule fois, car c'est la seule stratégie évolutivement stable dans ces conditions.

Pourtant, la coopération existe en nature et la plupart des individus sociaux qui démontrent ce comportement vivent en groupes plus ou moins stables dans le temps. Ils ont donc la possibilité d'interagir plusieurs fois avec un même partenaire au cours de leur vie. Comme la coopération mutuelle est plus avantageuse que la trahison mutuelle, ces individus auraient alors intérêt à coopérer. Pour expliquer l'existence et le maintien de la réciprocité face à la pression de sélection imposée par les individus égoïstes dans les populations, Axelrod et Hamilton (1981) ont utilisé le Dilemme du Prisonnier Itéré (DPI), qui correspond au DP répété un nombre indéterminé de fois par les mêmes partenaires de jeu. Il en ressort que la meilleure et la plus robuste stratégie employée dans un contexte de DPI est la stratégie « Tit-For-Tat » (« Donnant-Donnant » en français). Selon cette stratégie, les joueurs Tit-For-Tat (TFT) coopèrent lors du premier jeu, puis copient le mouvement précédent de leur partenaire. Ainsi, un individu continuera de coopérer avec un congénère qui réciproque, mais pas avec un individu égoïste, et évitera donc d'être exploité. En revanche, cette stratégie n'est évolutivement pas stable car elle ne peut se répandre dans une population d'individus qui ne coopèrent jamais (Nowak & Sigmund, 1993).

Les animaux peuvent cependant commettre des erreurs, ce que ne prend pas en compte la théorie originelle d'Axelrod et Hamilton. D'autres stratégies alternatives ont alors été développées afin d'inclure la possibilité que survienne une erreur sans que la coopération ne cesse entre les deux individus. Les deux principales sont celles du

« Generous Tit-For-Tat » (GTFT, « Donnant-Donnant Généreux » en français) et celle de « Pavlov », également nommée stratégie du « win-stay, lose-shift strategy » (« gagne-reste, perd-change » en français). Un joueur ayant une stratégie GTFT aura une probabilité de coopérer plus grande que 0 après avoir été trahi (gain S) ainsi qu'après une trahison mutuelle (gain P) (Nowak & Sigmund, 1992), alors qu'un joueur adoptant Pavlov va exploiter les coopérateurs inconditionnels en ne coopérant pas après avoir trahi son partenaire (gain T), et continuera donc de le trahir même si ce partenaire coopère (Nowak & Sigmund, 1993). Le DPI reste à ce jour le modèle le plus utilisé lors d'études sur la coopération.

En 1994, Nowak & Sigmund ont mis au point une nouvelle variante du DP, le Dilemme du Prisonnier Alterné (DPA). À la différence du DPI classique, les joueurs du DPA font le choix de coopérer ou non à tour de rôle, soit après que le partenaire ait joué son tour, et non simultanément. À chaque tour, le joueur « leader », c'est-à-dire celui qui choisit, peut soit coopérer (C), et il obtient un gain a , soit trahir (D), et il obtient alors un gain c . S'il coopère, le partenaire de jeu reçoit un gain associé b . S'il trahit, il reçoit un gain d , de sorte que $c > a$ et $c-a < b-d$, et donc $b > d$ (Nowak & Sigmund, 1994). Après deux tours, chaque joueur a été leader et « subissant ». On peut donc relier les gains à ceux du DP classique, de sorte que $R = a+b$, $P = c+d$, $T = c+b$ et $S = a+d$, toujours avec $T > R > P > S$.

Selon les auteurs, cette variante serait plus proche de la majorité des cas de coopération rencontrés dans la nature (Freen, 1994; Nowak & Sigmund, 1994), et c'est pour cela que je l'ai choisi comme jeu de coopération pour mes expériences.

I.2.2 Études empiriques

Les études en laboratoire sont nécessaires afin de vérifier que la coopération entre les animaux suit bien le principe de réciprocité. La plupart des études utilisant le DP pour expliquer l'évolution de la coopération entre individus non-apparentés porte sur des mammifères, tels que les rats (Flood *et al.*, 1983; Gardner *et al.*, 1984; Viana *et al.*, 2010),

les singes (Chalmeau *et al.*, 1997; Melis *et al.*, 2006), et les humains (Baker & Rachlin, 2001; Harris & Madden, 2002; Yi *et al.*, 2005), mais aussi sur des oiseaux, comme les pigeons (Baker & Rachlin, 2002; Green *et al.*, 1995; Hall, 2003), les geais bleus (Clements & Stephens, 1995; Stevens & Stephens, 2004, Stephens *et al.*, 2002, 2006), ou encore les diamants mandarins (Larose & Dubois, 2011; St-Pierre *et al.*, 2009). Pour tester la coopération, les sujets interagissent généralement dans un contexte de DPI face à un ordinateur programmé pour jouer une stratégie fixe (Baker & Rachlin, 2002; Green *et al.*, 1995; Hall, 2003; Harris & Madden, 2002; Yi *et al.*, 2005), ou bien face à un congénère utilisant une stratégie fixe (Gardner *et al.*, 1984; Stephens *et al.*, 2002, 2006; Viana *et al.*, 2010), ou encore face à des partenaires naïfs et libres de leurs choix (Clements & Stephens, 1995; Larose & Dubois, 2010; St-Pierre *et al.*, 2009). Les gains associés au DPI sont alors distribués en accord avec le comportement des individus testés. Cependant, la plupart de ces études ont échoué à faire émerger la coopération et la trahison domine (Clements & Stephens, 1995; Flood *et al.*, 1983; Gardner *et al.*, 1984; Green *et al.*, 1995; Hall, 2003). Plusieurs contraintes ont été proposées afin d'expliquer ces résultats peu probants.

La première serait un manque de mémoire des événements passés (Hammerstein, 2003; Larose & Dubois, 2011; Stevens & Hauser, 2004). En effet, l'emploi de stratégies nécessaires pour faire émerger et maintenir la coopération entre deux individus requiert de mémoriser ses propres choix passés, ainsi que ceux de son partenaire, ce qui est demandant en capacité mémorielle (Hammerstein, 2003; Larose & Dubois, 2011; Stevens & Hauser, 2004). C'est d'ailleurs ce que démontre l'étude de Larose & Dubois (2011) menée sur des diamants mandarins, où la mémoire a été volontairement réduite en faisant augmenter le niveau de stress. Les individus ayant des capacités mémorielles réduites n'ont pas réussi à coopérer. Cependant, Axelrod & Hamilton font valoir qu'une faible mémoire ne devrait pas entraver la coopération, mais seulement limiter le type de stratégie pouvant être employée par l'individu lors d'interactions coopératives (Axelrod & Hamilton, 1981). Ils s'appuient sur le fait que des organismes très simples comme les bactéries sont capables de jouer à des jeux de type DP (Axelrod & Hamilton, 1981).

Un autre élément qui aurait pu affecter les expériences est que la plupart des individus jouaient contre un ordinateur ou contre un adversaire non familial. Or St-Pierre *et al.* (2009) ont démontré que les liens sociaux forts favorisent l'émergence de la coopération entre les partenaires. Ceci serait peut-être une forte motivation supplémentaire qui pousserait les individus à coopérer avec des partenaires avec lesquels ils sont susceptibles d'interagir à nouveau. En effet, comme l'ont observé Carter & Wilkinson (2013), il semblerait que les chauves-souris vampires choisissent d'interagir avec des congénères en particulier. L'identité du partenaire serait donc importante et affecterait la propension des individus à coopérer (Rilling *et al.*, 2002).

Une dernière contrainte qui affecterait la coopération chez les animaux serait leur impulsivité (Green *et al.*, 1995; Stephens, 2000; Stephens & Anderson, 2001; Stephens *et al.*, 2002, 2006). En effet, les animaux sont considérés comme plus impulsifs que les humains (Kalenscher *et al.*, 2006; Jimura *et al.*, 2009). Certains auteurs présentent même la démonstration de contrôle de soi dans une expérience d'attente à la récompense comme étant similaire à de la coopération dans un contexte de DPI face à un adversaire jouant TFT (Ainslie, 1992; Yi *et al.*, 2005). Je me suis ici intéressée en particulier à ce phénomène et ses effets sur la coopération et vais donc l'aborder plus en détail dans la deuxième partie de ce mémoire.

II. L'impulsivité

Tous les animaux prennent fréquemment des décisions qui sont bénéfiques pour l'individu à court terme, mais qui s'avèrent être désavantageuses, voire préjudiciables, sur le long terme (Kalenscher *et al.*, 2006). Ces décisions sont alors qualifiées d'impulsives. L'impulsivité et son antagoniste, le contrôle de soi, sont les deux mécanismes qui gouvernent les décisions concernant les conséquences futures d'actions effectuées dans le présent (Kalenscher *et al.*, 2006). Or le concept d'impulsivité n'est pas unitaire, mais regroupe plusieurs phénomènes considérés comme des comportements impulsifs,

lesquels reflètent des processus cognitifs, émotionnels et neuronaux sous-jacents distincts les uns des autres (Evenden, 1999). De ce fait, une définition globale de l'impulsivité serait que ce sont des actions mal conçues, exprimées prématurément, excessivement risquées ou inappropriées à la situation, et qui résultent souvent en des conséquences indésirables (Evenden, 1999).

Je vais donc dans cette partie m'attarder sur le phénomène d'impulsivité dans son ensemble et ses effets sur les humains et autres animaux, les différentes manières de la mesurer et je détaillerai les études déjà existantes reliant l'impulsivité à la coopération.

II.1 Généralités

L'impulsivité et le contrôle de soi ont tout d'abord été étudiés chez les humains, et notamment dans les domaines de l'économie et de la psychologie. En effet, un comportement qualifié d'impulsif est jugé indésirable dans nos sociétés, et des solutions ont donc été cherchées pour essayer de le contrôler (Grigoryan, 2012). En psychologie, l'impulsivité se définit par « l'incapacité d'un individu à prévenir ou inhiber l'exécution d'actions » (Winstanley *et al.*, 2006). Une définition plus complète serait que « l'impulsivité est exprimée à travers l'exécution de séries d'actions peu réfléchies, qui se terminent prématurément, inutilement risquées pour l'individu, hors rapport à la situation dans laquelle il se trouve et menant souvent à des conséquences malheureuses » (Daruna & Barnes, 1993). Le contrôle de soi est caractérisé par la préférence inverse de celle de l'impulsivité (Abeyesinghe, 2005; Kalenscher *et al.*, 2006). Une impulsivité exacerbée et une désinhibition comportementale sont, chez l'humain, le symptôme clé d'un large panel de pathologies, telles que le trouble de l'attention et l'hyperactivité (Winstanley *et al.*, 2006), l'addiction aux drogues (De Wit, 2009; Evenden, 1999; Perry & Carroll, 2008), l'addiction au jeu, une agressivité accrue (Ostrov & Godleski, 2009), ou encore l'obsession et les troubles de la personnalité (Evenden, 1999).

La majorité des chercheurs s'entend sur le fait qu'il existe différents types d'impulsivité, et que différents aspects de ce phénomène apparaissent importants dans l'explication de différents syndromes psychiatriques (Evenden, 1999). Par exemple, les personnes souffrant d'addiction aux drogues font aussi preuve de comportements qui ne peuvent pas être qualifiés d'impulsifs. En effet, il faut beaucoup de planification et d'effort pour obtenir ces drogues, et les stratégies qu'ils emploient pour cacher leur addiction à leur entourage, leur employeur ou même au personnel médical peuvent être très élaborées et organisées (Evenden, 1999). Dans ce cas précis, un comportement impulsif serait contre-productif. Ainsi, pour que ce trouble de l'addiction devienne sérieux, pernicieux et donc difficile à soigner, il faut qu'il soit composé de deux éléments : avoir une impulsivité accrue en ce qui concerne l'évaluation des dangers que représente la prise de drogues, mais au contraire avoir un bon contrôle de soi lorsqu'il s'agit de s'approvisionner en drogues et de cacher son addiction (Evenden, 1999). Ces deux composantes de l'impulsivité fonctionnent donc en tandem, tout en n'étant pas corrélées entre elles.

Pour évaluer l'impulsivité des sujets humains, la plupart des études utilisent un questionnaire : le BIS-11 (Barratt Impulsiveness Scale - version numéro 11) (Patton *et al.*, 1995). Il permet d'estimer la construction de la personnalité impulsive de l'individu. Il est composé de 30 éléments décrivant des comportements et des préférences usuels, impulsifs ou non, et chaque réponse est notée sur une échelle allant de un à quatre. Le score total détermine le degré d'impulsivité d'un individu (Patton *et al.*, 1995). Le but initial de cette recherche menée par Barratt et ses collègues était de 1) décrire l'impulsivité d'une personne qualifiée de « normale », pour 2) cerner le rôle de l'impulsivité dans les psychopathologies, et enfin 3) développer un cadre conceptuel de la personnalité humaine dans lequel l'impulsivité, considérée comme un trait de personnalité, pourrait être reliée à d'autres caractéristiques (Barratt, 1994).

Au niveau moléculaire, il semble que les systèmes sérotoninergiques du cerveau antérieur, c'est-à-dire liés à l'hormone sérotonine [5-hydroxytryptamine (5-HT)], soient

impliqués dans la modulation de l'impulsivité et des processus du contrôle comportemental (Evenden, 1999; Soubrié, 1986; Wolff & Leander, 2002). Une diminution de sérotonine prédispose les humains et autres animaux à avoir des réponses impulsives (Harrison *et al.*, 1997; Dalley *et al.*, 2002; Soubrié, 1986; Walderhaug *et al.*, 2002). De ce fait, les médicaments servant à réguler l'impulsivité d'un individu ciblent les circuits sérotonines (Zohar & Judge, 1996). Beaucoup d'études sont actuellement en cours afin d'isoler le rôle de chaque composante de ces systèmes ainsi que les parties du cerveau impliquées. Par exemple, le récepteur de la sérotonine 5-HT_{1B}, qui sert à la modulation et à la médiation de l'activité des systèmes sérotoninergiques, a spécifiquement été associé à l'impulsivité; en effet, les souris qui en sont dépourvues (par une manipulation génétique appelée la technologie « *knockout* ») ont montré une plus grande impulsivité motrice (agressivité) ainsi qu'une addiction accrue envers les drogues (cocaïne, alcool) (Brunner & Hen, 1997).

L'impulsivité est également courante et commune chez les animaux non humains (Kalenscher *et al.*, 2006) et ceux-ci sont même considérés comme étant plus impulsifs que les humains (Kalenscher *et al.*, 2006; Jimura *et al.*, 2009; Rodriguez & Logue, 1988). En effet, lorsque ceux-ci sont testés dans des expériences de contrôle de soi similaires à celles utilisées pour les animaux, on remarque que les sujets humains, au contraire des animaux, prennent plus en compte le montant des récompenses, même si ce dernier est quand même dévalorisé à mesure que passent les secondes, comme les animaux. Cet impact toujours important du montant de la récompense les rend alors moins impulsifs (Jimura *et al.*, 2009).

Les modèles animaux étant souvent considérés comme « plus simples » que les humains, des études ont été menées afin d'essayer de mieux comprendre et décrypter ce phénomène et ses différents effets. Parmi les multiples types d'impulsivité, il en existe deux qui sont le plus souvent étudiés chez les animaux : l'impulsivité de choix et l'impulsivité motrice, lesquelles semblent ne pas être corrélées (Broos *et al.*, 2012). En effet, il semble qu'au niveau neurobiologique il n'y ait qu'un chevauchement partiel des

systèmes de neurotransmetteurs ainsi que des régions du cerveau impliquées dans la modulation des actions et des choix impulsifs (Chambers *et al.*, 2009; Dalley *et al.*, 2008; Peters & Buchel, 2011; Winstanley *et al.*, 2006). Ainsi, les souris « *knockout* » pour le récepteur sérotonine 5-HT_{1B} mentionnées précédemment ont uniquement démontré une augmentation de leur impulsivité motrice par rapport aux souris « normales », alors que leur impulsivité de choix n'a, elle, pas été affectée (Brunner & Hen, 1997).

Il importe donc de distinguer ces deux types d'impulsivité.

II.2 Impulsivité de choix

On définit l'impulsivité de choix comme étant la préférence d'un individu pour une petite récompense, obtenue immédiatement ou après un court délai, plutôt que pour une récompense plus grande, obtenue après un délai plus long (Ainslie, 1974; Kalenscher *et al.*, 2006; Mischel *et al.*, 1989). La préférence pour une récompense dépend de sa valeur subjective, donc est propre à chaque individu. Cette valeur est fonction du montant de la récompense et du délai d'attente à la récompense (Kalenscher *et al.*, 2006), comme l'ont déterminé de nombreuses études comportementales (Ainslie, 1975; Logue *et al.*, 1988; Mazur, 1988; Reynolds *et al.*, 2002). Pour un individu dit impulsif, la valeur d'une récompense décroît très rapidement à mesure que le délai pour l'obtenir augmente (Mazur, 2000).

Pour déterminer le niveau d'impulsivité d'individus en laboratoire, on effectue des tests de choix entre une petite récompense obtenue immédiatement ou après un court délai et une récompense plus grande obtenue après un plus long délai. Ceci requiert donc de la part de l'individu de pouvoir prédire l'issue du test en se basant sur son expérience, son apprentissage et sa capacité à se retenir (Abeyesinghe, 2005). L'individu qui choisit d'attendre pour obtenir la récompense la plus grande montre du contrôle de soi et maximise ses gains, alors que l'individu qui choisit la plus petite récompense obtenue après un court délai démontre de l'impulsivité et gagne donc beaucoup moins que son

congénère (Abeyesinghe, 2005). En revanche, si l'on augmente équitablement le montant des deux récompenses sans changer leur délais respectif, la préférence des individus change pour la récompense plus grande obtenue plus tard (Rachlin & Green, 1972; Kalenscher *et al.*, 2006).

La capacité d'attendre plus longtemps afin d'obtenir un gain plus important, soit avoir une capacité de contrôle de soi supérieure, donc être moins impulsif, démontrerait alors que les animaux sont capables d'estimer et de discriminer le temps, ce qui leur permettrait de prédire des événements (Abeyesinghe, 2005). En supposant donc que les animaux tendent à maximiser leur aptitude (Collier, 1981), un comportement de contrôle de soi démontrerait alors une compréhension des conséquences de leurs choix dans un futur proche (Abeyesinghe, 2005).

Cependant, l'impulsivité serait adaptative, surtout dans un environnement imprévisible (Stephens, 2002; Abeyesinghe, 2005), et les individus impulsifs feraient ce que l'on appelle du *temporal discounting*, ou bien *delay discounting*, ou encore simplement *discounting*. Ce terme n'a pas de réelle équivalence dans la langue française, c'est pour cela que j'emploierai les termes en anglais dans ce mémoire afin d'être claire et précise dans mes propos. Le *discounting* est la dépréciation de la valeur de la récompense perçue par l'individu en fonction du degré d'incertitude lié au délai d'obtention de cette récompense (Stephens, 2002; Kalenscher *et al.*, 2006). En effet, il y a une imprévisibilité inhérente aux récompenses différées et ce, en raison des interruptions possibles, telles que l'attaque de prédateurs, la compétition alimentaire ou encore la dégradation des sources de nourriture (Stephens, 2002). De plus, consommer immédiatement sa proie permet à l'animal de garder du temps pour d'autres activités (Kacelnik & Bateson, 1996). De ce fait, si la probabilité de perte s'accumule avec le temps et que d'autres priorités demandent du temps à l'animal, alors préférer des récompenses obtenues à court terme pourrait être une réponse adaptative dans un monde imprévisible (Abeyesinghe, 2005).

II.3 Impulsivité motrice

L'impulsivité motrice se caractérise par l'incapacité à inhiber un comportement qui n'est plus approprié suite à un changement de situation et est donc contreproductif (Broos *et al.*, 2012; MacLean *et al.*, 2014). On la réfère aussi souvent comme étant un dysfonctionnement de la « capacité d'inhibition » (*inhibitory control* en anglais) (Bray *et al.*, 2014; Tsukayama *et al.*, 2012).

Plusieurs expériences en laboratoire mesurent ce type d'impulsivité grâce à différentes expériences (les noms sont en anglais), dont les deux plus utilisées chez les animaux sont la *detour reaching task* et la *A-not-B task*. Dans la *detour reaching task*, de la nourriture est placée au centre d'un demi-cylindre opaque percé à ses deux extrémités, et les animaux doivent donc faire un détour pour l'atteindre. Lors de la phase de test, le cylindre devient transparent et la nourriture visible, et les individus doivent réprimer leur impulsion d'atteindre la nourriture directement (et donc de foncer dans le cylindre) au profit de la réponse du détour qu'ils ont apprise lors de la phase d'entraînement (Boogert *et al.*, 2011; Bray *et al.*, 2014; MacLean *et al.*, 2014).

La *A-not-B task* consiste en deux boîtes A et B disposée face au sujet. Une récompense est déposée dans la boîte A et l'individu est alors entraîné à associer la boîte A comme étant le lieu de la récompense. Lors de la phase de test, la récompense est d'abord placée dans la boîte A, puis elle est retirée et placée dans la boîte B, et ce au vu et su de l'individu testé. Ce dernier devra donc inhiber un comportement qui était autrefois payant (Bray *et al.*, 2014; MacLean *et al.*, 2014). Ces deux expériences demandent ainsi au sujet d'inhiber une réponse motrice prépondérante (MacLean *et al.*, 2014).

Ce type d'impulsivité a été très largement documenté chez l'humain. Plusieurs problèmes appartenant à des domaines différents (émotionnel, relationnel, sanitaire, éthique, etc.) ont été reliés à un faible taux de capacité d'inhibition. Un individu démontrant de faibles capacités d'inhibition durant l'enfance aura plus de chances d'avoir

des notes scolaires basses ainsi que des difficultés à établir des liens sociaux à l'adolescence (Shoda *et al.*, 1990). De plus, ceci est également corrélé avec une augmentation des comportements à risque à l'âge adulte (Callender *et al.*, 2010; Moffitt *et al.*, 2011; Wiesner *et al.*, 2010). Il a été démontré dans certaines études que les individus qui ne réussissent pas lors de ces tests à inhiber leur réponse ont des dysfonctionnements de leur capacité d'inhibition, et que ceci n'est pas dû à un manque de connaissance de la tâche à exécuter (Bray *et al.*, 2014). De plus, plusieurs études, portant sur les humains principalement, montreraient un mécanisme généralisé qui est relativement stable au sein d'une espèce et même des individus (Shoda *et al.*, 1990; Wiesner *et al.*, 2010). Cependant, selon d'autres auteurs, il semblerait qu'il existe des variations intra-individuelles chez les animaux dépendamment du contexte de prise de décision où doit s'exercer le contrôle de soi (Bray *et al.*, 2014; Tsukayama *et al.*, 2012). De ce fait, la nature de ce mécanisme reste encore floue et d'autres études sont nécessaires pour pouvoir la déterminer.

L'impulsivité de choix et l'impulsivité motrice sont donc des concepts distincts l'un de l'autre et il est alors nécessaire de les considérer séparément. Malgré cela, toutes les études qui ont été conduites afin de déterminer l'impact de l'impulsivité sur la coopération ont uniquement examiné l'influence de l'impulsivité de choix. Je présente les résultats de quelques-unes d'entre elles ci-après.

II.4 Études empiriques associant l'impulsivité à la coopération

Ces études ont été menées en majorité sur les humains (Harris & Madden, 2002; Yi *et al.*, 2005), les rats (Viana *et al.*, 2010), mais aussi les geais bleus (Stephens *et al.*, 2002, 2006) et les pigeons (Baker & Rachlin, 2002). La forme de gratification varie selon que les sujets testés sont humains ou non. Chez les humains, les récompenses sont faites avec des gains monétaires factices ou réels, alors que chez les animaux, ils sont sous forme de nourriture (Jimura *et al.*, 2009). Toutefois, lorsque les gains pécuniaires étaient postiches,

les participants avaient quand même la possibilité de toucher une vraie récompense à la fin des tests dépendamment de leur performance (Harris & Madden, 2002).

II.4.1 Études menées chez les humains

Les sujets expérimentaux utilisés étaient des étudiants universitaires, lesquels ont été soumis à des expériences de *delay discounting*, ainsi qu'à des jeux de DPI où ils faisaient face à un ordinateur ayant une stratégie TFT ou aléatoire, c'est-à-dire que les choix de coopérer ou trahir étaient imprévisibles et au hasard (Harris & Madden, 2002; Yi *et al.*, 2005). Ces études ont démontré que les individus avaient une probabilité de coopérer nettement supérieure lorsqu'ils avaient démontré plus de contrôle de soi lors des expériences de *delay discounting*. Cependant, la coopération n'a pu émerger que lorsque leur adversaire avait adopté une stratégie TFT stricte (Harris & Madden, 2002; Yi *et al.*, 2005). Trahir s'apparenterait donc à un choix impulsif (Harris & Madden, 2002). Ainsi, coopérer dans un contexte de DPI face à un opposant jouant du TFT serait semblable à du contrôle de soi, car ces deux phénomènes requièrent de la part de l'individu de constamment retarder l'obtention de la récompense immédiate afin d'obtenir le gain le plus grand (Ainslie, 1992; Baker & Rachlin, 2002; Yi *et al.*, 2005).

II.4.2 Études menées sur des animaux non-humains

Plusieurs études ont essayé de déterminer l'impact du phénomène de *discounting* sur la coopération chez les animaux.

Stephens *et al.* (2002, 2006) ont voulu montrer que l'impulsivité pouvait affecter fortement la stabilité de la coopération, de sorte qu'une impulsivité réduite permettrait aux individus de coopérer, alors qu'une forte impulsivité résulterait en une tendance à la trahison de la part des individus. Dans leur étude de 2002, les auteurs ont testé des geais bleus non familiers (*Cyanocitta cristata*) dans un contexte de Dilemme du Prisonnier Itéré

(DPI). Un des deux joueurs avait une stratégie fixée d'avance par les expérimentateurs, soit une stratégie de trahison perpétuelle (stratégie ALL-D), soit un TFT strict. Ces oiseaux devaient coopérer dans un dispositif de DP « classique » avec accumulation de gains, c'est-à-dire que les individus obtenaient des graines à chaque tour du jeu dépendamment de leur comportement mais sans pouvoir les consommer, car ils ne touchaient la récompense totale qu'à la fin de la séquence de jeu. Ceci aurait le potentiel de réduire le phénomène de *discounting* (Rachlin, 1995). En effet, selon les auteurs, l'accumulation des gains devrait diminuer ou éliminer l'impulsivité, car cela élimine l'avantage de l'immédiateté des récompenses. Il ne devrait donc pas y avoir d'avantage à choisir l'option la plus immédiate parce que l'individu devra de toute façon attendre avant de pouvoir obtenir ses gains finaux (Stephens *et al.*, 2002). De ce fait, ce dispositif réduirait l'impact de l'impulsivité.

Tel qu'attendu, les geais bleus ont démontré de hauts niveaux de stabilité de coopération lors des traitements où le *discounting* était réduit et lorsque le partenaire de jeu coopérait, c'est-à-dire quand il adoptait une stratégie TFT. Ceci suggère qu'une coopération stable requiert à la fois un *discounting* réduit et de la réciprocité. Dans les traitements « classiques » de DPI, il y avait diminution du taux de coopération au fur et à mesure des jeux. Leurs résultats suggèrent donc que le *timing* des bénéfices serait un facteur déterminant dans l'établissement d'une coopération stable.

En 2006, ces mêmes auteurs ont à nouveau testé l'effet de l'accumulation des gains, mais en ajoutant l'effet du *temporal clumping* (« regroupement temporel » en français) sur l'impulsivité et la coopération et en utilisant toujours des geais bleus (Stephens *et al.*, 2006). Le terme *clumping* désigne une situation où l'animal effectue une séquence de plusieurs tests de choix en succession rapide suivie par une longue interruption avant d'exécuter une nouvelle séquence de choix. Ceci fait donc varier l'intervalle de temps entre les tests, étant tantôt courts, tantôt longs. Ils ont alors trouvé que l'accumulation de gains dans un test de contrôle de soi réduisait l'impulsivité, mais uniquement lors d'une situation de *clumping*. En revanche, il semblerait que le phénomène de *clumping*

seul augmente l'impulsivité des individus. Lorsqu'ils ont testé la coopération entre les oiseaux avec accumulation des gains et *clumping*, ils ont trouvé que les geais bleus coopéraient lors de la première séquence de tests uniquement lorsque l'adversaire utilisait une stratégie TFT, mais que la probabilité de coopérer chutait lors des séquences suivantes. Toutefois, la diminution de la probabilité de coopérer était plus forte lorsque les gains n'étaient pas accumulés. Il paraîtrait alors que l'accumulation des gains annule l'effet du *clumping* (Stephens *et al.*, 2006).

Stephens *et al.* (2006) ont donc démontré que la variabilité des intervalles de temps entre les tests peut affecter l'impulsivité des individus. Ils suggèrent ainsi que les sessions de tests de contrôle de soi courtes pourraient représenter une situation de *clumping*, ce qui renforce l'impulsivité des sujets testés et pourrait partiellement expliquer pourquoi les animaux non-humains ont des scores d'impulsivité aussi élevés en général. Cependant, Baker & Rachlin (2002) ont trouvé que les individus maintenaient des taux plus élevés de coopération lorsque les tests avaient un intervalle de temps plus court. Les conclusions quant aux délais optimaux afin de réduire l'impulsivité restent donc contrastées, surtout que ceux-ci varient dépendamment des espèces testées. Néanmoins, la plupart des modèles utilise des intervalles de temps fixes, ce qui est peu probable en nature. Stephens *et al.* (2006) ont dû dans cette étude à la fois accumuler les gains et faire du *clumping* pour contrer les effets de l'impulsivité sur la coopération, en plus de faire jouer leurs sujets contre des individus avec une stratégie TFT pure. Ils s'accordent cependant à dire que leur modèle ne reflète pas toutes les situations de coopération que l'on peut trouver en nature, mais que ces expériences suggèrent qu'il existe des contraintes cognitives telle que l'impulsivité qui potentiellement limiterait le rôle de la réciprocité comme mécanisme général de coopération (Stephens *et al.*, 2006; Stevens & Hauser, 2004).

De même, un autre facteur qui pourrait augmenter le phénomène de *discounting* serait l'état de satiété des sujets expérimentaux. En effet, Viana *et al.* (2010) ont montré que des rats modérément affamés jouant dans un DPI face à des adversaires ayant une

stratégie TFT n'arrivaient pas à maintenir de haut taux de coopération entre eux, alors qu'ils coopèrent lorsqu'ils sont rassasiés. En effet, chez les rats, la privation de nourriture peut augmenter leur impulsivité et donc altérer la valeur motivationnelle des récompenses alimentaires, ce qui provoquerait une préférence pour les petites récompenses obtenues immédiatement comparé à celles plus grandes mais différées (Uslaner & Robinson, 2006).

Les études que nous venons de voir ont démontré un effet négatif important du phénomène de *discounting* dans l'évaluation des gains issus des interactions coopératives. En effet, la coopération engendre des délais variables dans l'émission de l'action réciproque, donc dans l'obtention d'un gain. Ainsi, l'effet de *discounting* est renforcé, et des individus impulsifs dévaloriseront fortement ce gain et estimeront alors que la coopération n'est pas avantageuse pour eux. De ce fait, elle ne pourrait ni émerger, ni se maintenir entre eux (Harris & Madden, 2002; Stephens *et al.*, 2002, 2006; Viana *et al.*, 2010; Yi *et al.*, 2005). Des situations de jeu coopératif où l'impulsivité des individus est exacerbée nuisent donc à l'évolution de la coopération chez les sujets humains comme animaux.

III. Problématique et hypothèses

Le problème des études questionnant la relation entre impulsivité et coopération est que les auteurs ne considèrent que l'impulsivité de choix. Le concept d'impulsivité, néanmoins, est bien plus vaste et complexe (Evenden, 1999) et les études que nous venons de voir ont ignoré l'impact potentiel de l'impulsivité motrice. Comme ces deux types d'impulsivité semblent ne pas être corrélés (Broos *et al.*, 2012), l'effet de l'impulsivité motrice sur la coopération reste donc encore inconnu. On peut cependant penser qu'une forte impulsivité motrice pourrait entraver la coopération entre deux individus en affectant leur capacité à réagir au comportement de leur partenaire. En effet, il semblerait que les individus incapables d'inhiber une réponse automatique à un

stimulus, soit qui démontrent une forte impulsivité motrice, seraient moins capables de faire preuve de flexibilité comportementale (Diamond, 1990). Ceci les empêcherait alors d'adopter des stratégies conditionnelles adéquates et donc de coopérer.

De plus, toujours dans les études mesurant l'effet de l'impulsivité sur la coopération, pour que la réciprocité évolue et se maintienne dans un contexte de DPI, les individus doivent jouer contre des partenaires ayant adopté une stratégie TFT stricte (Baker & Rachlin, 2002; Harris & Madden, 2002; Stephens *et al.*, 2006; Yi *et al.*, 2005). Or les erreurs sont relativement fréquentes en nature. Néanmoins, la coopération se maintient chez de nombreuses espèces animales. On peut alors se demander si le DPI est le paradigme adéquat pour étudier la coopération. Celui-ci impose peut-être des conditions trop strictes et non naturelles aux joueurs. En effet, la réciprocité n'est pas, par définition, un phénomène simultané. Par exemple, les dons de sang réciproques chez les chauves-souris (Carter & Wilkinson, 2013; Wilkinson, 1984), de même que l'épouillage chez les impalas (Hart & Hart, 1992) ou chez les vervets (Seyfarth & Cheney, 1984), se font à tour de rôle. C'est d'ailleurs pour cela que le *discounting* impacte négativement la coopération. De ce fait, le DPI, qui est un jeu simultané, pourrait ne pas représenter adéquatement les types d'interactions retrouvées en nature (Frean, 1994; Nowak & Sigmund, 1994). Il serait alors intéressant d'utiliser une variante de ce jeu, comme le Dilemme du Prisonnier Alterné (DPA), où les prises de décisions se font alternativement entre les joueurs (Nowak & Sigmund, 1994).

De surcroît, toutes ces études ont également testé des individus qui jouaient soit contre des ordinateurs, soit contre d'autres congénères non familiers auxquels une stratégie de jeu fixe leur avait été imposée. Or l'identité du partenaire de jeu semble être très importante dans un contexte de réciprocité (Carter & Wilkinson, 2013; Rilling *et al.*, 2002; St-Pierre *et al.*, 2009). En effet, la réciprocité implique une répétition des interactions entre les partenaires dans le futur. De ce fait, les individus doivent être assurés que ces congénères soient toujours présents. L'étude de St-Pierre *et al.* (2009) a

d'ailleurs démontré que les liens sociaux forts chez les diamants mandarins, comme le lien de couple, favorisaient le maintien de la coopération.

Le but de cette maîtrise est donc d'essayer de déterminer l'impact du niveau d'impulsivité motrice d'un individu sur sa capacité à coopérer. De plus, comme il existe des différences interindividuelles dans le niveau d'impulsivité motrice (Boogert *et al.*, 2011), je me suis intéressée aux dissemblances qui existent entre individus impulsifs et individus autocontrôlés, c'est-à-dire non impulsifs, dans leur propension à coopérer. Pour cela, j'ai utilisé des couples de diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) où les deux partenaires présentent un même niveau d'impulsivité et avons ainsi créé des couples impulsifs et des couples autocontrôlés. Cette espèce aviaire est connue pour être un bon modèle animal en écologie comportementale. Elle est particulièrement adaptée pour cette étude, car ces oiseaux sont hautement grégaires (Zann, 1996) et ils sont donc susceptibles de tisser des liens sociaux durables. On s'attend à ce que, comme l'impulsivité de choix, l'impulsivité motrice ait aussi un impact négatif sur la coopération découlant d'un manque de flexibilité comportementale de la part des individus, de sorte que les couples autocontrôlés auront alors une probabilité de coopérer plus grande que les couples impulsifs.

De plus, parce que je souhaitais me rapprocher le plus possible du type d'interactions réciproques qui existent en nature, j'ai choisi de faire jouer mes couples d'oiseaux dans un paradigme de DPA.

Enfin, on sait également que les individus altruistes ont développé des stratégies afin de contrer les éventuels tricheurs et ainsi éviter de se faire exploiter (Nowak & Sigmund, 1992). On cherchera donc aussi à déterminer les stratégies employées par les individus lors des jeux de coopération, car celles-ci pourraient dépendre du niveau d'impulsivité du joueur ainsi que de son partenaire. On s'attend à ce que les individus les plus impulsifs n'utilisent pas de stratégie particulière, alors que ceux faisant preuve de contrôle de soi utiliseront plus une stratégie Generous Tit-For-Tat, comme prédit par la théorie (Nowak & Sigmund, 1994).

Chapitre II

Action impulsiveness does not prevent cooperation from emerging but reduces its occurrence: an experiment with zebra finches

Camille Chia & Frédérique Dubois

Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128,

Succursale Centre-Ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

En préparation

Correspondance : Frédérique Dubois, Département de sciences biologiques,

Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-Ville, Montréal, QC, H3C 3J7,
Canada

Tel : 514-343-6927

Fax : 514-343-2293

Adresse email : frederique.dubois@umontreal.ca

Contribution des coauteurs

L'article présenté dans ce mémoire résulte entièrement des travaux réalisés dans le cadre de ma maîtrise sous la direction de Frédérique Dubois ainsi que la codirection de Luc-Alain Giraldeau. J'ai personnellement et entièrement effectué l'ensemble des expérimentations décrites dans cet article. J'ai également recueilli toutes les données que j'ai par la suite analysées sous la supervision de ma directrice.

La rédaction de cet article s'est fait en collaboration avec ma directrice, autant dans le contenu que dans la forme.

**ACCORD DES COAUTEURS D'UN ARTICLE
INCLUS DANS UN MÉMOIRE DE MAÎTRISE OU UNE THÈSE DE DOCTORAT**

Lorsqu'un étudiant n'est pas le seul auteur d'un article qu'il veut inclure dans son mémoire ou dans sa thèse, il doit obtenir l'accord de tous les coauteurs. De plus, le nom de tous les coauteurs doit apparaître dans le manuscrit pour chacun des articles. L'étudiant doit s'assurer qu'il détient les autorisations requises.


Pour toute information complémentaire, consultez le Guide de présentation et d'évaluation des mémoires et des thèses disponible sous l'option **Publications** de la section **Cheminement et encadrement** du site www.fesp.umontreal.ca.

1. Identification

Nom Chia	Prénom Camille	Matricule 1026886
Grade Maîtrise	Programme Sciences biologiques	

2. Description de l'article

Auteurs
Camille Chia & Frédérique Dubois

Titre Action impulsiveness does not prevent cooperation from emerging but reduces its occurrence: an experiment with zebra finches 

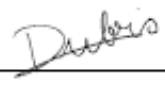
État actuel de l'article publié soumis pour publication en préparation

Revue / journal *
Scientific Reports

** Si l'article est en phase finale de préparation ou a été soumis pour publication, veuillez fournir tous les détails disponibles.*

3. Déclaration de tous les coauteurs autres que l'étudiant

À titre de coauteur de l'article identifié ci-dessus, j'autorise : Camille Chia
à inclure cet article dans son mémoire de maîtrise sa thèse de doctorat
qui a pour titre
Impulsiveness does not prevent cooperation from emerging but reduces its occurrence: an experiment with zebra finches

Frédérique Dubois		13/02/2017
Coauteur	Signature	Date
Coauteur	Signature	Date
Coauteur	Signature	Date
Coauteur	Signature	Date

Abstract

Reciprocal altruism, the most probable mechanism for cooperation among unrelated individuals, can be modelled as a Prisoner's Dilemma. This game predicts that cooperation should evolve whenever the players, who expect to interact repeatedly, adopt conditional strategies. Yet, experimental data suggest that reciprocity would be rare in animal societies, maybe because animals, compared to humans, are very impulsive. Several studies examining the effect of impulsiveness on cooperation have indeed found a negative impact of temporal discounting. On the other hand, the role of impulsive action, another facet of impulsiveness, remains unexplored, though it could also impede cooperation by affecting the capacity of individuals to flexibly adjust their behaviour to their partner's decision. To address this hypothesis, we conducted an experiment with zebra finches (*Taenyopigia guttata*) that were paired assortatively with respect to their level of impulsive action and then played an Alternating Prisoner's Dilemma. As predicted, we found that mutual cooperation occurred more frequently between self-controlled partners than between impulsive ones, a difference that was caused by differences in the strategy used by both types of individuals. Specifically, self-controlled individuals used a Generous TFT strategy, as predicted by theory, whereas impulsive birds chose to cooperate with a fixed probability, which was independent of their partner's previous decision. If the inability of impulsive individuals to use reactive strategies is due to their reduced working memory capacity, our findings might contribute to explaining interspecific differences in cooperative behaviour.

Keywords: Cooperation, Impulsiveness, Iterated Prisoner's Dilemma, Reciprocal altruism, Zebra finch

Introduction

The evolution and maintenance of cooperation among non-kin has posed a major challenge to evolutionary biologists and social scientists. Reciprocal altruism, one of the most probable explanations for cooperation among unrelated individuals, has been modelled as a Prisoner's Dilemma (Trivers 1971). In this two-player game, each player can choose to either defect or cooperate. Although mutual cooperation provides both players with higher payoffs than mutual defection, the highest payoff is achieved by defecting while the opponent cooperates. As a result, both players are forced to defect when they interact only once. However, cooperation could emerge and be maintained when the game is repeated provided that the opponents, who expect to play together for an unknown number of interactions, adopt a conditional strategy like Tit-for-Tat (TFT) (Axelrod & Hamilton 1981). TFT consists of cooperating on the first round of the iteration and then doing whatever the opponent did on the previous round (Axelrod & Hamilton 1981). This strategy is indeed successful because it never defects first, retaliates when the opponent defects but forgives when the opponent reverts to cooperation. On the other hand, TFT cannot correct mistakes, and for that reason performs poorly in a noisy environment, where other strategies like "win-stay, lose-shift" ("Pavlov") or Generous TFT (also called "Firm but Fair") are the most successful in the simultaneous and alternating game, respectively (Nowak & Sigmund 1992, 1993). Contrary to the standard game in which both players decide simultaneously to cooperate or defect, the alternating game considers that the players choose their move in turns, which reflects more accurately natural situations (Nowak & Sigmund 1994).

While reciprocity is common in human societies, available data suggest that this mechanism would be very rare in animal societies (Clutton-Brock, 2009; Hammerstein, 2003; Hauser *et al.*, 2003; Stevens & Hauser 2004), probably because it requires, to evolve, cognitive abilities that most species would not possess (Stevens & Hauser 2004, 2005). In particular, several authors have pointed out that temporal discounting, one aspect of impulsiveness, would prevent animals from achieving high levels of cooperation

in an Iterated Prisoner's Dilemma (IPD). Specifically, cooperation in an IPD is advantageous only on the long-term, but animals, because of their strong preference for immediate rewards, would systematically give in to the short-term temptation of defecting (Benson & Stephens, 1996; Kalenscher *et al.*, 2006; Rachlin & Green, 1972; Stephens, 2002). Several studies strongly support the idea that animals would be unable to sustain high levels of cooperation because they discount the value of delayed rewards (Baker and Rachlin, 2002; Harris & Madden, 2002; Rachlin, 1995; Stephens *et al.*, 2002, 2006; Viana *et al.*, 2010; Yi *et al.*, 2005). For example, experimental studies with humans and rats have reported that individuals with higher levels of self-control in a delay-discounting task (i.e. less impulsive individuals) were more likely to cooperate against an opponent that was adopting a TFT strategy (Harris & Madden, 2002; Viana *et al.*, 2010; Yi *et al.*, 2005). Other studies have also demonstrated that both pigeons and blue jays were capable of maintaining high levels of cooperation but only when the effect of time discounting was reduced (e.g., when the birds could not access food rewards before having completed a series of trials) (Rachlin, 1995; Stephens *et al.*, 2002, 2006). Finally, Baker and Rachlin (2002) showed that the level of cooperation displayed by pigeons was higher when the delay between two consecutive trials was short.

Previous studies that have investigated the link between impulsiveness and cooperation, however, have concentrated to date on the role of time discounting (or impulsive choice), whereas there is growing evidence that impulsiveness has different facets that would reflect different cognitive and neural processes (Evenden 1999, Broos *et al.*, 2012). Notably, another facet of impulsiveness is impulsive action, which reflects the failure to inhibit an inappropriate response to prepotent stimuli (Broos *et al.*, 2012; MacLean *et al.*, 2014). Though its role on cooperation remains unexplored, high levels of impulsive action could impede cooperation by affecting the capacity of individuals to react to their opponent's past behaviour. Indeed, it has been argued that individuals that are unable to inhibit an automatic response, and hence have high levels of impulsive action, would be less capable of exhibiting behavioural flexibility (Diamond 1990). Since high levels of

cooperation can be achieved by using conditional strategies, cooperation should be less likely to evolve in species exhibiting high levels of impulsive action. The degree of impulsive action, which can be measured for example using the detour-reaching task (e.g., Santos *et al.*, 1999, Amici *et al.*, 2008), can vary widely both among species (MacLean *et al.*, 2014) and among individuals of the same species (Boogert *et al.*, 2011). In order to explore the effect of impulsive action on cooperation in an IPD, we then used impulsive-assorted pairs of zebra finches (*Taeniopygia guttata*) and tested whether their ability to achieve and sustain high levels of cooperation in an Alternating Prisoner's Dilemma was affected by their level of impulsive action. We conducted our experiment with established pair bonds, because it is necessary for cooperation to be maintained that individuals expect to interact repeatedly with each other (Axelrod & Hamilton 1981). Accordingly, St-Pierre *et al.* (2009) have demonstrated that zebra finches were capable of maintaining high levels of cooperation in an IPD game, but only when they were interacting with their social partner, with whom they have established a long-lasting relationship.

Material and Methods

1. Subjects

We used 31 adult zebra finches (11 males and 20 females) aged approximately four years: all individuals were used in the impulsiveness experiment, while we used only eight of them (four males and four females) in the cooperation experiment. All birds came from a local breeder (Exotic Wings & Pet Things, St Clements, Ontario, Canada).

During the impulsiveness experiment, all the birds were housed in same-sex cages (38×38×48 cm) with a maximum of four individuals per cage, under a 12:12h dark:light photoperiod and at a temperature of 23 ± 1 °C. Then following pair formation, each pair was housed in an individual cage (38×38×48 cm) under a 10:14h dark:light photoperiod and at a temperature of 23 ± 1 °C.

Outside the experimental sessions, they had unlimited access to fresh water, seeds, cuttlefish bone, oyster shell and egg food supplement.

2. Impulsiveness experiment

We assessed the level of impulsiveness of each bird using the detour-reaching task. The birds were tested individually in an experimental apparatus that was composed of two chambers, an observation chamber (11x11x11 cm) and an experimental chamber (56x40x30 cm), which were separated by a transparent removable partition (Figure 1).

For the training phase, the birds were first familiarized with finding 5 millet seeds hidden inside an opaque half-cylinder that was placed in the experimental chamber. The bird was introduced in the observational chamber and after 20 seconds the experimenter gently lifted the transparent partition so that it could have access to the experimental chamber. Each bird was trained to make a detour on the left or on the right to reach the food. The training was considered completed when the bird was able to reach the seeds directly by making a detour in less than 10 seconds following its entrance to the experimental chamber.

Then, the opaque cylinder was replaced by a transparent one and each bird experienced 10 consecutive trials. For each trial, we noted whether the bird had succeeded (i.e. performed a detour straight away to get access to the seeds) or failed (i.e. bumped into the cylinder). A bird that bumped into the cylinder, and, hence was unsuccessful at reaching the food, was allowed to continue searching for food until it performed the correct detour response. At the end of each trial (i.e. once the bird had consumed the 5 millet seeds), the experimenter gently removed the bird from the experimental chamber to put it back in the observation chamber where it was confined during 20 seconds before the next trial began. Once the birds had completed 10 trials, we could then measure a score of impulsiveness depending on the percentage of failed trials: a bird which had a low percentage of failures (i.e. between 0% and 40%) was considered self-controlled, whereas a bird with a high percentage of failures (i.e. between 60% and 100%) was

considered impulsive. The birds with a score of 50% were discarded, as they demonstrated neither impulsiveness nor self-control.

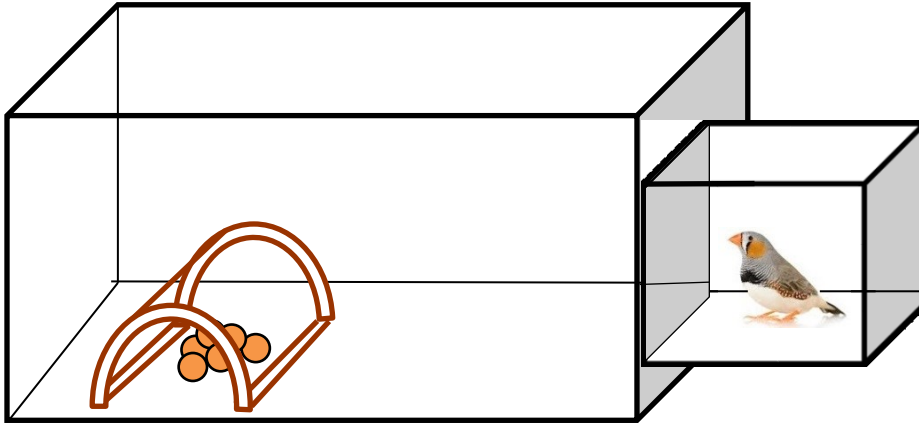


Figure 1. Side view of the experimental apparatus used to assess impulsiveness. The zebra finch was first confined during 20 seconds in the observation chamber then, it could enter in the experimental chamber where 5 millet seeds were placed inside either a transparent or an opaque cylinder.

3. Cooperation experiment

a) Pair formation

We used eight birds (four males and four females) that were selected among the 31 individuals we previously measured the level of impulsive action: half of the birds (two males and two females) were impulsive whereas the other birds were self-controlled. The birds were matched to form assorted pairs, so that we had two self-controlled pairs and two impulsive pairs. Before being tested, we ensured that all the birds had established a strong relationship with their social partner by verifying that they displayed clumping or preening behaviours towards their mate. We started the training session five days after pair formation.

b) Experimental apparatus and procedure

The experimental apparatus (Figure 2) replicated a two-player, two choice game based on the Alternating Prisoner's Dilemma in which each bird could either cooperate or defect alternately. It was composed of four chambers (40x32x30 cm each), two donor chambers and two recipient chambers. During a given trial, one bird was assigned the role of the donor, while the other bird, which was housed in the opposite chamber facing the donor's chamber, was assigned the role of the recipient. Since both partners were separated only by a grid, they could always see, hear and interact with each other. A T-shaped perch and two coloured feeders, each representing the decision to cooperate or defect, were placed in the chamber of both players. The two feeders of the same colour were positioned facing each other in the donor and recipient chambers. Yet, for the donor, the feeders were filled before it had to make a decision and were covered by a transparent lid. On the contrary, the recipient's feeders were uncovered and empty. To stress the difference between the two types of chambers, we also added a piece of blue cardboard behind the feeders in the donors' chambers.

Once the two birds had entered their respective chamber, we waited that the donor had made a decision by positioning itself in front of one of the two feeders for at least 3 seconds. Then, the experimenter first lifted the lid covering the feeder chosen by the donor and then provided the recipient with the corresponding number of seeds via a plastic tube that was put directly in the assorted feeder. Thirty seconds after the two birds had finished eating, the experimenter lifted the removable partition so that the two birds could move into the adjacent chamber and thus switch roles.

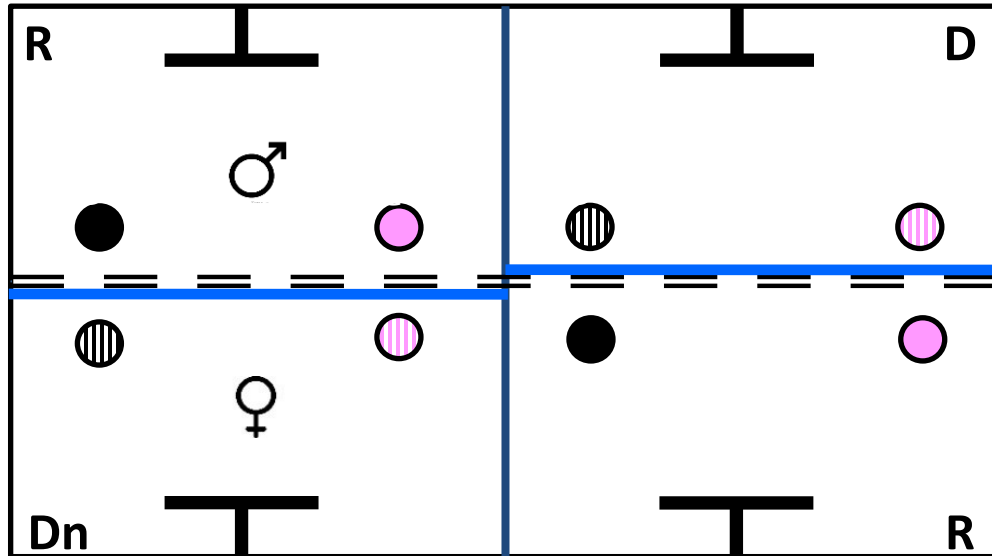


Figure 2. Top view of the experimental apparatus replicating an Alternating Prisoner's Dilemma game. The two pair members - one in the donor chamber (Dn) and the other in the recipient chamber (Rp) - were separated only by a grid represented by a dotted line. The crosshatched feeders placed in the Dn chamber were covered by a transparent lid, contrary to those placed in the Rp chamber. After the donor (the female in that case) has made a decision, the removable partition, which is represented by a grey line, was lifted, thereby allowing the birds to move to the adjacent chamber and switch roles.

c) Training and experimental treatments

Prior to testing, the birds were trained to move in the apparatus and to choose between the two feeders (i.e. a blue and a green feeder) when in the donor chamber. At the beginning of the training, both players received the same amount of seeds regardless of whether the donor chose the blue or the green feeder. Then, to insure that all the four pairs could adjust their behaviour to maximize their immediate gain, they were exposed to a mutualism treatment, in which the feeder representing the decision to cooperate (i.e. the blue one) provided both players with 4 millet seeds, while the feeder representing the decision to defect (i.e. the green one) provided both players with only one seed. The position of the feeders was randomly chosen at the beginning of each testing day and then switched every 4 decisions. Each pair experienced 20 trials per day after 4 hours of

food deprivation, and this series of trials was repeated until both birds chose to cooperate, at least 9 over 10 times.

Then, the four feeders were replaced by two pink and two black ones, and each pair was exposed to an Alternating Prisoner's Dilemma treatment: the feeder representing the decision to cooperate (i.e. the pink ones) provided the donor and the recipient with one and 5 seeds, respectively, while the feeder representing the decision to defect (i.e. the black ones) provided the donor and the recipient with 3 and zero seeds, respectively. Hence, when considering 2 consecutive decisions (i.e. one decision by each pair member alternately), the payoffs conform to a prisoner's dilemma, with the payoff matrix given by:

$$PD = \begin{pmatrix} R = 6 & S = 1 \\ T = 8 & P = 3 \end{pmatrix}$$

The parameter R denotes the number of seeds that each bird received when they both chose to cooperate one after the other (each player received one seed as a donor and 5 seeds as a recipient when its partner reciprocates), while P corresponds to their payoff when they were both defecting (each player received 3 seeds as a donor but no seeds as a recipient). Finally, when only one bird cooperated and the other defected, the rewards were S and T for the co-operator and the defector, respectively.

Each pair experienced 20 trials per day after 4 hours of deprivation for 14 consecutive days, because establishing reciprocity among partners is a rather long-term process. The first bird to make a decision was alternated between days, so that both the male and the female had an equal opportunity to decide first. During each trial we noted the birds' decision as well as the number of seeds they received after every decision.

d) Statistical analyses

For each pair, we calculated the percentage of mutual cooperation (i.e. the probability that both pair members cooperated one after each other) as well as its cumulative gain during each testing day and then we tested whether both variables differed between impulsive and self-controlled pairs using a general linear model.

To determine whether the strategy used by the birds was influenced by their sex or their level of impulsiveness, we also calculated for each bird the probability that it cooperated following T, R, P and S payoffs every testing day and then we ran a general linear model; the probability of cooperation was entered as the dependent variable while the sex of the bird and its level of impulsiveness (i.e. 1 or 2) were considered as fixed factors. The same procedure was used to calculate the difference in expected cumulated gain among individuals.

For each pair, we excluded from the analyses the days in which at least one pair member had a side bias, i.e. were automatically going towards the same side of the apparatus for all the trials whatever feeder was there. Statistical analyses were performed with SPSS 23.0.

Results

The mean probability that both pair members decided to cooperate one after each other was significantly higher in self-controlled pairs (mean \pm SEM: 0.26 ± 0.02) than in impulsive pairs (0.07 ± 0.02 ; $F_{35,1}=33.353$, $P<0.001$). We also detected a significant difference between self-controlled and impulsive pairs in their cumulated payoffs (self-controlled pairs: 83.57 ± 1.52 seeds/session, impulsive pairs: 78.40 ± 1.75 seeds/session; $F_{35,1}=4.939$, $P=0.033$). Yet, at the individual level, the sex X impulsiveness interaction had a significant effect on the payoffs received ($F_{71,1}=4.948$, $P=0.023$), revealing that the effect of sex depended on the level of impulsiveness of the birds. In impulsive pairs, the payoffs indeed differed considerably between males and females (males: 43.73 ± 1.87 , females: 34.67 ± 1.55 ; $F_{29,1}=13.964$, $P=0.001$), while both pair members did not received significantly different payoffs in self-controlled pairs (males: 42.62 ± 1.43 , females: 40.95 ± 1.69 ; $F_{41,1}=0.567$, $P=0.456$).

Those differences were attributed to differences in the strategy used by self-controlled and impulsive males and females (Figure 3). Notably, the probability of continuing to cooperate after R was higher in self-controlled pairs than in impulsive pairs (Table 1, $F_{54,1}=7.608$, $P=0.008$). On the other hand, the sex of the birds had no significant effect on

the probability of cooperating after R ($F_{54,1}=3.664$, $P=0.061$) and there was no significant interaction between sex and impulsiveness ($F_{54,1}=2.116$, $P=0.152$). Similarly, the probability that the birds switch from defection to cooperation after T (i.e. after the subjects defected and the opponent cooperated) was significantly higher in self-controlled pairs than in impulsive pairs (Table 1, $F_{57,1}=8.924$, $P=0.004$), while neither the sex ($F_{57,1}=1.310$, $P=0.258$), nor the sex X impulsiveness interaction ($F_{57,1}=2.061$, $P=0.157$) had a significant effect on the probability of cooperating after T.

On the contrary, the probability that the birds continue cooperating after S (i.e. after the subjects cooperated and the opponent defected) was not affected by the level of impulsiveness ($F_{55,1}=0.306$, $P=0.583$) or the sex of the birds ($F_{55,1}=0.001$, $P=0.977$) and there was no significant interaction ($F_{55,1}=0.152$, $P=0.698$). Finally, the sex X impulsiveness interaction had a significant effect on the probability that the birds switch from defection to cooperation after P ($F_{70,1}=6.016$, $P=0.017$), indicating that the effect of sex would depend on the level of impulsiveness of the birds. Accordingly, we found that self-controlled males cooperated more frequently than self-controlled females after both had defected (males: 0.34 ± 0.04 , females: 0.14 ± 0.03 ; $F_{41,1}=14.930$, $P<0.001$) while the probability of cooperating after P did not differ between males and females in impulsive pairs (males: 0.26 ± 0.08 , females: 0.31 ± 0.04 ; $F_{28,1}=0.261$, $P=0.614$).

Discussion

Contrary to previous laboratory studies in which animals only succeeded in maintaining high levels of cooperation after they had been trained to cooperate under a mutualistic matrix (Larose & Dubois 2011; Stephens *et al.*, 2002, 2006; St-Pierre *et al.*, 2009), cooperation emerged in our experiment in all pairs. Thus, our findings indicate that alternating the roles of donor and recipient, instead of making simultaneous choices, makes cooperation more likely to emerge in animals. The inability of animals to implement complex strategies might explain their incapacity of establishing cooperation in the simultaneous Prisoner's Dilemma. Indeed, strategies that respond both to their previous last move and that of their opponent (i.e. memory-2 strategies like Pavlov) or

that required even longer memories have been shown to be more efficient in the simultaneous Prisoner's Dilemma than memory-1 strategies that react only to their opponent's last move (Hauert & Schuster 1997; Novak & Sigmund 1993). Experimental evidence, however, indicates that animals would adopt mainly simple strategies (Stephens *et al.*, 2002, St-Pierre *et al.*, 2009) that perform poorly in the simultaneous Prisoner's Dilemma but allow cooperation to evolve in the alternating game. Our results also support this conclusion since we found that both impulsive and self-controlled birds used simple strategies that do not require important cognitive abilities. On the other hand, we detected significant differences between impulsive and self-controlled birds both in their propensity to cooperate and in their strategy.

Specifically, consistent with our expectation, mutual cooperation occurred more frequently between self-controlled partners than between impulsive ones, and so despite mutual cooperation providing greater long-term benefits than mutual defection. Accordingly, self-controlled pairs, on average, received more food per session compared to impulsive pairs. Thus, differences in impulsive action and impulsive choice both contribute in explaining differences in cooperative behaviour. Moreover, we found that self-controlled individuals used a GTFT-like strategy: they had a high probability of cooperating (i.e. between 65% and 70%) after their partner's cooperation that was independent of their own strategy (i.e. after playing R or T). In addition, contrary to TFT players, they were forgiving their partner 25% of the time after receiving payoffs P and S. As expected by theory, self-controlled birds, therefore, made choices contingent to their partner's behaviour. Yet, we detected differences within self-controlled pairs between males and females in their probability of cooperating, with males being more inclined than females to cooperate after receiving payoffs P, T and S, though the difference was not significant for T and S. This finding is consistent with results from previous studies showing that female rats exhibit greater impulsive choices compared to males (van Haaren *et al.*, 1988; Koot *et al.*, 2009) and then underlines the importance of considering the sex of the subjects when studying cooperation.

By contrast, impulsive birds chose to cooperate with a fixed probability of around 30%, which was independent of their partner's previous decision. The most probable explanation for this finding is that impulsive individuals would be incapable of using conditional strategies because they are relatively inflexible in their behaviour. Indeed, the ability to inhibit ineffective prepotent responses, which we used in our study to assess impulsiveness, is thought to be crucial to promoting behavioural flexibility (Diamond 1990). Accordingly, Amici *et al.* (2008) reported that primates living in more cohesive groups had lower performances on inhibition tasks compared to species with a high degree of fission-fusion dynamics. Nevertheless, as for self-controlled pairs, we detected differences within impulsive pairs between males and females, with females being more willing to cooperate than males, especially after having received payoffs R and T (i.e. after the male cooperated), which resulted in lower cumulated payoffs received by females compared to males. One potential reason that could explain why females had a higher probability than males of reciprocating (i.e. of cooperating after their partner had cooperated) is that they would have more to lose if their partner ends the sequence of play or switches to another partner because they first invest more into a brood due to anisogamy, and second because the survival rate of the offspring is greater when both parents engage in the rearing (even if one participates less).

Finally, although the birds in the dissimilar treatments differed among each other in their propensity to cooperate according to their level of impulsiveness, the rate of cooperation never exceeded 50%, even for self-controlled birds. Such relatively low levels of cooperation certainly resulted from the fact that the players, in our experiment, were facing a partner that was free to choose to either cooperate or defect on each round (and whose choices, therefore, were at least to some extent unpredictable), instead of playing against a stooge using a programmed strategy (Stephens *et al.*, 2002, 2006; Viana *et al.*, 2010). Yet, when individuals are uncertain about what their opponent will do on the next move, they have no incentive to cooperate and hence should defect (Axelrod 1984).

Consistent with this prediction, a number of studies have reported that high levels of cooperation could be achieved only when the subjects played against an opponent that was adopting a fixed TFT strategy, while high levels of defection were attained when the opponent was using a pseudo-random strategy with a 50% probability of defecting (Harris & Madden, 2002; Viana *et al.*, 2010; Yi *et al.*, 2005).

In conclusion, the present study is the first to demonstrate that high degrees of impulsive action may impede cooperation, though affecting the ability of individuals to flexibly adjust their behaviour to their partner's decision. Yet, we still know little about the neural mechanism that makes impulsive individuals unable to implement conditional strategies and it remains unclear to what extent our findings might explain why cooperation occurs so rarely in animal societies. We suggest that the observed differences between impulsive and self-controlled pairs in their propensity to cooperate would be related to differences in their working memory, which supposedly developed quite late in phylogenies and has been found to be related to impulsive action in rats (Grégoire *et al.*, 2012).

References

- Amici, F., Aureli, F., & Call, J. (2008). Fission-fusion dynamics, behavioral flexibility, and inhibitory control in primates. *Current Biology*, *18*(18), 1415–1419.
- Axelrod, R. (1984). *The evolution of cooperation*. Basic Books, New York.
- Axelrod, R., & Hamilton, W. (1981). The evolution of cooperation. *Science*, *211*(4489), 1390-1396.
- Baker, F., & Rachlin, H. (2002). Self-control by pigeons in the prisoner's dilemma. *Psychonomic Bulletin & Review*, *9*(3), 482-488.
- Benson, K. E., & Stephens, D. W. (1996). Interruptions, Tradeoffs, and temporal discounting. *American Zoologist*, *36*, 506–517.
- Boogert, N. J., Anderson, R. C., Peters, S., Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2011). Song repertoire size in male song sparrows correlates with detour reaching, but not with other cognitive measures. *Animal Behaviour*, *81*(6), 1209–1216.

- Broos, N., Schmaal, L., Wiskerke, J., Kosteljik, L., Lam, T., Stoop, N., ... Goudriaan, A. E. (2012). The relationship between impulsive choice and impulsive action: A cross-species translational study. *PLoS ONE*, *7*(5), 1–9.
- Clutton-Brock, T. (2009). Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, *462*(7269), 51-57.
- Diamond, A. (1990). Developmental time course in human infants and infant monkeys, and the neural bases of inhibitory control in reaching. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *608*, 637–676.
- Evenden, J. L. (1999). Varieties of impulsivity. *Psychopharmacology*, *146*(4), 348–361.
- Grégoire, S., Rivalan, M., Le Moine, C., & Dellu-Hagedorn, F. (2012). The synergy of working memory and inhibitory control: behavioral, pharmacological and neural functional evidences. *Neurobiology of Learning and Memory*, *97*(2), 202-212.
- Hammerstein, P. (2003). Why is reciprocity so rare in social animals? In *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, (pp. 83-94). MIT press, Cambridge.
- Harris, A. C., & Madden, G. J. (2002). Delay discounting and performance on the prisoner's dilemma game. *Psychological Record*, *52*, 429–440.
- Hauert, C. H., & Schuster, H. G. (1997). Effects of increasing the number of players and memory size in the iterated Prisoner's Dilemma: a numerical approach. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *264*(1381), 513-519.
- Hauser, M. D., Chen, M. K., Chen, F., & Chuang, E. (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *270*(1531), 2363-2370.
- Kalenscher, T., Ohmann, T., & Güntürkün, O. (2006). The neuroscience of impulsive and self-controlled decisions. *International Journal of Psychophysiology*, *62*(2), 203-211.
- Koot, S., van den Bos, R., Adriani, W., & Laviola, G. (2009). Gender differences in delay-discounting under mild food restriction. *Behavioural Brain Research*, *200*(1), 134–143.

- Larose, K., & Dubois, F. (2011). Constraints on the evolution of reciprocity: an experimental test with zebra finches. *Ethology*, *117*(2), 115-123.
- MacLean, E. L., Hare, B., Nunn, C. L., Addessi, E., Amici, F., Anderson, R. C., ... Zhao, Y. (2014). The evolution of self-control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(20), E2140–E2148.
- Nowak, M., & Sigmund, K. (1992). Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature*, *355*(6357), 250-253.
- Nowak, M., & Sigmund, K. (1993). A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature*, *364*(6432), 56-58.
- Nowak, M. and Sigmund, K. (1994). The Alternating Prisoner's Dilemma. *Journal of Theoretical Biology*, *168*(2), 219-226.
- Rachlin, H. (1995). The value of temporal patterns in behavior. *Current Directions in Psychological Science*, *4*, 188-191.
- Rachlin, H., & Green, L. (1972). Commitment, choice and self-control. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *17*(1), 15–22.
- Santos, L. R., Ericson, B. N., & Hauser, M. D. (1999). Constraints on problem solving and inhibition: Object retrieval in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, *113*(2), 186.
- Stephens, D. W. (2002). Discrimination, discounting and impulsivity: a role for an informational constraint. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *357*(1427), 1527-1537.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M., & Stevens, J. R. (2002). Discounting and Reciprocity in an Iterated Prisoner's Dilemma. *Science*, *298*(5601), 2216-2218.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M., & Stevens, J. R. (2006). Effects of temporal clumping and payoff accumulation on impulsiveness and cooperation. *Behavioural Processes*, *71*(1), 29-40.
- Stevens, J. R., & Hauser, M. D. (2004). Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*(2), 60–65.

- Stevens, J. R., Cushman, F. A., & Hauser, M. D. (2005). Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 499-518.
- St-Pierre, A., Larose, K., & Dubois, F. (2009). Long-term social bonds promote cooperation in the iterated Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1676), 4223-4228.
- Trivers, R. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46(1), 35.
- Van Haaren, F., van Hest, A., & van de Poll, N. E. (1988). Self-control in male and female rats. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 49(2), 201–211.
- Viana, D. S., Gordo, I., Sucena, É., & Moita, M. A. P. (2010). Cognitive and motivational requirements for the emergence of cooperation in a rat social game. *PLoS ONE*, 5(1).
- Yi, R., Johnson, M. W., & Bickel, W. K. (2005). Relationship between cooperation in an iterated prisoner's dilemma game and the discounting of hypothetical outcomes. *Learning & Behavior*, 33(3), 324–336.

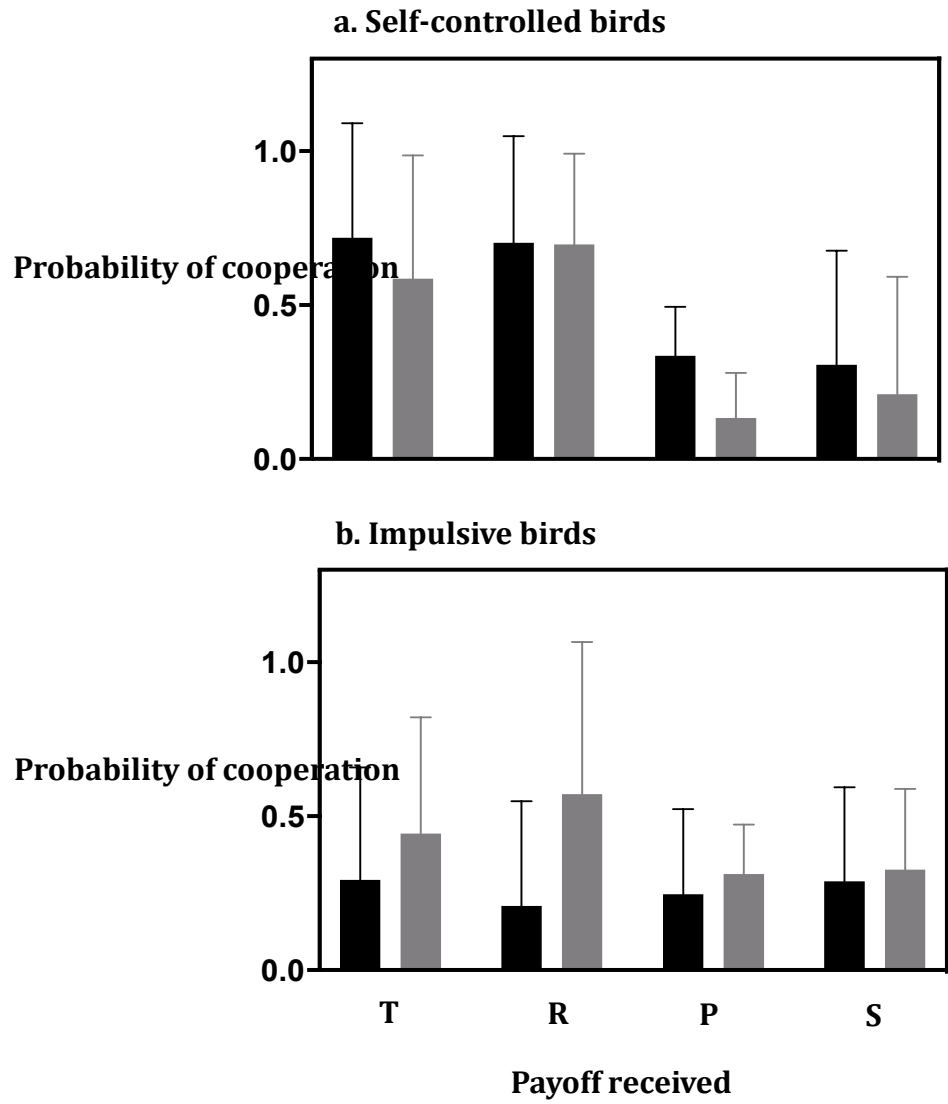
Table 1. Observed and expected probability that a subject chooses to cooperate in a given trial after having received payoffs T, R, P and S, respectively. The subject received payoff T after it defected and its partner cooperated; R after both partners cooperated; P after both partners defected; and S after it cooperated but its partner defected. While a TFT player systematically defects after its opponent's defection (a TFT player always copies the previous move of its opponent), an individual playing a Generous TFT strategy is expected to continue cooperating with a probability α after both payoffs P and S.

	T	R	P	S
Self-controlled birds (mean \pm SEM)	0.62 \pm 0.15	0.71 \pm 0.05	0.24 \pm 0.03	0.25 \pm 0.13
Impulsive birds (mean \pm SEM)	0.28 \pm 0.07	0.37 \pm 0.08	0.29 \pm 0.04	0.31 \pm 0.09
TFT	1.0	1.0	0	0
Generous TFT	1.0	1.0	α	α
Pavlov	0	1.0	1.0	0

Figure legends

Figure 3. Mean (\pm SEM) probabilities of cooperation after the zebra finches had received payoffs T, R, P and S, in self-controlled (panel a) and impulsive (panel b) birds. The bird received payoff T after it defected and its partner cooperated; R after both partners cooperated; P after both partners defected; and S after it cooperated but its partner defected. In both cases, the black and grey columns correspond to males and females, respectively.

Figure 3



Chapitre III

DISCUSSION ET

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les résultats de cette étude montrent que l'impulsivité motrice, tout comme l'impulsivité de choix, affecte négativement la coopération chez les animaux. Les individus faisant preuve d'une forte impulsivité motrice coopèrent moins que les individus plus autocontrôlés. Cela montre que toute une dimension de l'effet de l'impulsivité sur la coopération a été négligée par les différentes études précédentes sur le sujet. Cependant, contrairement aux études fructueuses sur la coopération, où les individus arrivaient à maintenir de hauts taux de coopération entre eux mais seulement après une période de mutualisme (Stephens *et al.*, 2002, 2006; St-Pierre *et al.*, 2009), la coopération a ici réussi à évoluer chez les deux types de couples, impulsifs comme autocontrôlés et ce, sans conditions autres que celles du DP. Cela supposerait alors que l'impulsivité motrice n'empêche pas l'émergence de la coopération, mais affecte seulement la propension à coopérer des individus.

Une autre explication au fait que les couples impulsifs coopèrent serait que la réciprocité peut plus facilement émerger dans un contexte de Dilemme du Prisonnier Alterné (DPA). En effet, il serait plus simple à utiliser du fait qu'il suffit aux individus de ne se souvenir que d'un coup antérieur pour pouvoir utiliser une stratégie conditionnelle comme TFT ou GTFT (Novak & Sigmund 1994), et non de deux ou trois événements précédents, comme l'exige la stratégie Pavlov, ce qui est plus contraignant cognitivement (Novak & Sigmund 1993). En effet, dans le paradigme du DP simultané, c'est-à-dire celui employé par la grande majorité des études sur la coopération, les stratégies de type Pavlov sont plus efficaces que celles de type TFT (Hauert & Schuster 1997; Novak & Sigmund 1993), ce qui requiert de la part des individus une plus grande capacité mémorielle. De plus, les conséquences de l'action de chacun sont plus immédiates sur le partenaire dans un DPA, et donc plus faciles à évaluer pour les individus. De ce fait, l'utilisation de la stratégie GTFT, qui est une stratégie simple (Stephens *et al.*, 2002, St-Pierre *et al.*, 2009), est favorisée. C'est d'ailleurs la stratégie adoptée par les individus autocontrôlés dans cette étude. Ce type d'interactions alternées semble modeler plus adéquatement les séquences de réciprocité observées en nature. En effet, que ce soit les dons de sang chez les chauves-souris vampires (Wilkinson, 1988) ou bien les séances

d'épouillage chez les impalas (Hart & Hart, 1992) ou les vervets (Seyfarth & Cheney, 1984), tous ces événements se font à tour de rôle. Le DPA serait donc un paradigme plus adapté à la réciprocité (Novak & Sigmund 1994).

Il semble aussi que le fait d'avoir joué avec un partenaire social favorise l'émergence de la réciprocité, comme l'a montré l'étude de St-Pierre *et al.* (2009). Ceci est également appuyé par les observations en nature, où les chauves-souris vampires, par exemple, semblent choisir leur partenaire de dons de sang (Wilkinson, 1988). En effet, la réciprocité implique que les partenaires se reconnaissent et se rencontrent fréquemment pour pouvoir interagir en de multiples occasions, des conditions que remplissent les partenaires sociaux. De plus, l'identité du partenaire de coopération jouerait un rôle important dans la motivation à s'engager dans une relation de réciprocité (Rilling *et al.*, 2002), de même que la qualité de l'interaction coopérative. En effet, il a été montré que la propension des rats de Norvège (*Rattus norvegicus*) femelles à donner réciproquement de l'aide à un partenaire social s'ajuste en fonction de la qualité de l'aide qu'elles ont précédemment reçue. En effet, celles-ci fournissaient de la nourriture plus rapidement à leur partenaire coopératif lorsque celui-ci leur avait précédemment offert de la banane, qui est leur nourriture préférée, que lorsqu'il leur avait offert de la carotte (Dolivo & Taborsky, 2015). Le fait d'avoir fait jouer des partenaires sociaux dans un DPA favorisait donc dès le départ la coopération entre nos sujets, permettant peut-être d'outrepasser certaines contraintes imposées par l'impulsivité motrice.

Néanmoins, tous les couples, y compris les couples autocontrôlés, ont échoué à maintenir de haut taux de coopération lors des tests. Ceci pourrait provenir du fait qu'ils jouaient avec des partenaires libres de choisir de coopérer ou trahir à chaque tour, c'est-à-dire qu'ils sont imprévisibles. En effet, les études ayant réussi à obtenir de la coopération entre leurs sujets les faisaient jouer face à des opposants utilisant une stratégie TFT fixée par les expérimentateurs (Harris & Madden, 2002; Stephens *et al.*, 2002, 2006; Viana *et al.*, 2010; Yi *et al.*, 2005). Une autre explication serait que nos intervalles de temps entre chaque tour de jeu aient été trop longs (Baker & Rachlin, 2002),

et il faudrait alors déterminer les délais optimaux à utiliser en laboratoire pour permettre le maintien de la coopération entre les individus.

En plus d'une différence dans la propension à coopérer entre couples impulsifs et autocontrôlés, on distingue également une divergence dans les stratégies conditionnelles employées par les individus. En effet, les couples autocontrôlés jouaient la stratégie GTFT, qui est la stratégie la plus efficace à utiliser dans le DPA (Nowak & Sigmund, 1994). En revanche, les couples impulsifs avaient une stratégie fixe de coopérer d'environ 30%, c'est-à-dire qu'ils coopéraient avec une probabilité qui ne variait pas, peu importe le gain reçu au tour précédent. Celle-ci découlerait sûrement du fait qu'ils sont incapables d'utiliser des stratégies conditionnelles car ils sont relativement inflexibles au niveau de leur comportement. De ce fait, ils ne pourraient alors pas s'ajuster au comportement de leur partenaire, prévenant ainsi l'utilisation de stratégie de type TFT, aussi simple soit-elle. D'ailleurs, j'ai observé au cours des séances d'entraînement que les femelles impulsives démontraient un biais de côté, qu'il a été difficile de déconditionner, ce qui traduirait une inflexibilité. Cependant, il serait également possible d'envisager que cette stratégie fixe soit une stratégie de coopération alternative. En effet, l'emploi de cette dernière permet de réduire les coûts liés à la flexibilité, comme la mémorisation des comportements de son partenaire ou encore la prise de décision. Comme les diamants mandarins vivent en grands groupes de plusieurs milliers d'individus (Zann, 1996) qui sont plus ou moins imprévisibles, il serait alors coûteux de mémoriser toutes les interactions entre congénères, et employer une stratégie fixe de coopération semblerait être alors une bonne alternative. De ce fait, cela montrerait peut-être que la coopération resterait quand même un comportement important pour les partenaires sociaux malgré les contraintes individuelles. On peut alors se demander si, étant donné que les animaux sont plus impulsifs que les humains, la plupart des espèces n'utiliseraient pas cette stratégie fixe de coopération, ce qui expliquerait pourquoi on trouve peu de preuves de l'existence de réciprocité en nature.

Ce manque de flexibilité comportementale de la part des individus impulsifs pourrait être expliqué par un effet négatif de l'impulsivité sur la mémoire de travail («

working memory » en anglais, WM), qui est une mémoire à court terme (Finn *et al.*, 1999 ; Hinson *et al.*, 2003). La WM fait partie du système cognitif et sert à retenir une petite quantité d'information reçue par le système de l'attention (Hinson *et al.*, 2003). Elle est composée de multiples fonctions exécutives, soit de multiples aptitudes impliquées dans l'allocation de l'attention pour retenir activement des informations intrinsèquement, tout en inhibant les interférences extrinsèques durant la réalisation de tâches complexes (Chambers *et al.*, 2009 ; Robbins & Arnsten, 2009 ; Whitney *et al.*, 2003). De ce fait, la WM requiert des compétences à émettre des réponses inhibitrices face à des stimuli (Grégoire *et al.*, 2012). Des études ont montré qu'il existait bien des différences au niveau de la WM entre des individus impulsifs et ceux autocontrôlés (Finn *et al.*, 1999; Grégoire *et al.*, 2012 ; Hinson *et al.*, 2003). Par exemple, il semblerait qu'une charge plus importante de la WM aurait pour effet d'augmenter le phénomène de *discounting* dans une tâche d'attente à la récompense, c'est-à-dire que ces individus démontreraient une impulsivité de choix plus grande (Hinson *et al.*, 2003). Cependant, Soutschek & Schubert (2016) ont au contraire établi que ceci n'aurait pas d'impact sur la coopération en contexte de DP, car cela n'a pas empêché l'utilisation de la stratégie TFT par leurs sujets humains dans leur étude. Ces résultats contrastés montrent à quel point il est difficile de déterminer les liens qui existent entre ces deux concepts complexes.

Une des explications qui pourrait éclaircir l'effet négatif de l'impulsivité sur la coopération résiderait dans la capacité de mise à jour de la WM. En effet, la mise à jour de la WM serait un prérequis cognitif important pour obtenir une coopération réussie (Soutschek & Schubert, 2016), car la coopération requiert la capacité d'ajuster de manière flexible son comportement en fonction de la décision d'un partenaire et ce, afin d'éviter de se faire exploiter par des individus égoïstes. L'ajustement de comportement présupposerait alors une mise à jour de la WM après la dernière décision prise par le partenaire (Soutschek & Schubert, 2016). Il a d'ailleurs été démontré que l'incapacité de mettre à jour la WM interfère avec l'utilisation de la stratégie TFT chez les humains (Soutschek & Schubert, 2016). En effet, les participants n'arrivaient plus à utiliser la stratégie TFT lorsqu'ils jouaient dans un DP tout en accomplissant simultanément une

tâche complexe nécessitant une mise à jour de leur WM. Ceci indique donc que les processus de mise à jour de la WM jouent un rôle crucial dans les prises de décisions stratégiques lors d'un DP. Effectivement, pour jouer TFT, il est nécessaire de former une représentation du choix précédent de son partenaire dans sa WM ; après chaque tour de jeu, cette représentation dans la WM doit être actualisée (Soutschek & Schubert, 2016). Lorsque les individus doivent réaliser simultanément une tâche supplémentaire, celle-ci interfère avec le suivi des choix pris par le partenaire, et affecte ainsi la capacité à jouer TFT.

Cependant, puisque la WM est un concept multidimensionnel, tout comme l'impulsivité, il se pourrait que d'autres contraintes existent, car il semble que différents aspects de l'impulsivité seraient reliés à des problèmes touchant différentes capacités de la WM (Whitney *et al.*, 2003), rendant ainsi difficile d'élucider vraiment la relation qui existe entre la WM et l'impulsivité. D'autres études sont alors nécessaires afin de déterminer les liens qui existent entre les différentes formes d'impulsivité et celles de la WM.

En plus d'une différence de stratégies employées par les couples impulsifs et autocontrôlés, cette étude met également en lumière des différences mâles-femelles autant chez les couples impulsifs que chez les couples autocontrôlés. Chez les individus autocontrôlés, les femelles avaient tendance à moins coopérer que les mâles après avoir reçu le gain P, mais aussi dans une moindre mesure après les gains T et S. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les femelles montreraient une plus grande impulsivité dans leur prise de décision comparé aux mâles, c'est-à-dire qu'elles démontrent une plus grande impulsivité de choix (van Haaren *et al.*, 1988; Koot *et al.*, 2009), de sorte qu'elles auraient plus tendance à trahir lorsqu'elles ne sont pas dans une séquence de réciprocité.

En revanche, chez les couples impulsifs, les femelles avaient tendance à plus coopérer que les mâles après avoir reçu les gains R et T, se rapprochant même des taux des femelles autocontrôlées. De ce fait, elles recevaient moins de graines que leur partenaire à la fin de chaque jeu, ce qui semble être une stratégie non profitable pour

elles, puisqu'elles se feraient exploiter par les mâles. Une explication possible serait que les femelles auraient plus à perdre que les mâles, car ces derniers pourraient décider d'interrompre la réciprocité au sein du couple ou bien changer de partenaire. De ce fait, elles se retrouveraient potentiellement seules au nid, ce qui est désavantageux pour elles (ont déjà beaucoup investi dans la production d'œufs à cause de l'anisogamie) et leurs petits, car il est plus avantageux d'avoir deux parents qui aident à l'élevage des jeunes (même si l'un des deux participe moins) plutôt qu'un seul. D'ailleurs, chez les humains, une théorie prédirait que les femmes seraient plus sensibles à la punition et seraient donc plus à même de démontrer davantage de contrôle de soi sur leurs pulsions, c'est-à-dire qu'elles démontrent moins d'impulsivité motrice, car elles doivent éviter tous risques nuisibles pour elles et leurs enfants (Cross *et al.*, 2011). Il serait alors intéressant de voir si une femelle impulsive ajuste son comportement lorsque son partenaire est autocontrôlé, soit qu'elle devienne plus égoïste, ou si elle maintiendrait de hauts taux de coopération, se rapprochant ainsi d'une réciprocité entre individus autocontrôlés.

De même, puisque les mâles impulsifs semblent être égoïstes et plus enclins à exploiter leur partenaire, il serait possible d'envisager que cela se traduise par un investissement parental moindre de la part du mâle, que ce soit en termes de soins aux jeunes ou de défense du nid. De ce fait, les femelles devraient investir beaucoup plus pour garantir le succès de la nichée, ce qui serait un coût pour elles et leurs reproductions futures. Ainsi, l'impulsivité pourrait être un trait contre-sélectionné par les femelles lorsqu'elles recherchent un partenaire.

Il semble donc que beaucoup de paramètres sont à prendre en compte lorsque l'on étudie la coopération animale, ce qui pourrait expliquer le faible taux de réussite en laboratoire. L'impulsivité motrice des individus est une nouvelle contrainte affectant la réciprocité entre partenaires sociaux. D'autres études sont nécessaires afin de mieux comprendre l'origine de ses effets et ses conséquences sur la coopération. Par exemple, l'étude de la coopération au sein de couples de niveau d'impulsivité motrice mixte, de même que la manipulation de l'impulsivité par les médicaments, seraient de bonnes pistes à suivre pour de futures recherches. On peut également supposer que d'autres

types d'impulsivité, telles que l'impulsivité (dys)fonctionnelle, l'évitement de méfaits (« *harm avoidance* » en anglais) ou encore l'inattention, agissent sur la coopération, chacun avec des conséquences différentes, ce qui mériterait d'être investigué pour aider à mieux élucider les effets de l'impulsivité sur la coopération.

De plus, bien que le DP simultané soit le paradigme consensuel permettant d'expliquer l'évolution de la réciprocité en nature, il serait possible que la variante du DPA soit le jeu le plus adéquat pour faire émerger la coopération, et il gagnerait à être plus utilisé lors d'études en laboratoire. De même, faire jouer des partenaires sociaux semble être la base *sine qua non* pour induire la motivation chez les individus à entrer en interactions réciproques, qui se font par définition sur le long terme. Il serait également judicieux de prêter une plus grande attention au sexe des sujets testés, car les stratégies employées semblent différer, notamment parce que les enjeux pour les femelles seraient potentiellement plus importants.

Enfin, maintenir de haut taux de coopération semble difficile lorsque les individus jouent avec des partenaires sociaux libres de leurs choix, car il devient alors ardu d'estimer à l'avance la décision de chacun et donc les gains qu'ils pourraient retirer des interactions. Ainsi, il se pourrait que la réciprocité en nature n'atteigne jamais l'optimalité et que la tentation de trahir reste toujours forte, et les individus démontreraient alors des taux de coopération moins élevés qu'attendus. Il serait ainsi intéressant de revoir peut-être le concept de réciprocité en acceptant que les partenaires se trahissent de temps en temps, c'est-à-dire que l'on pourrait juger qu'une interaction est réciproque même lorsque les taux de coopération sont autour de 50%, car ceux-ci seraient peut-être le meilleur compromis que les individus puissent faire entre maximisation de sa propre aptitude et bénéfices liés à l'entretien d'une relation coopérative avec un congénère sur le long terme.

La coopération paraît vraiment être un phénomène fragile où demeurent encore de nombreuses zones d'ombre.

BIBLIOGRAPHIE

- Abeyesinghe, S., Nicol, C., Hartnell, S., & Wathes, C. (2005). Can domestic fowl, *Gallus gallus domesticus*, show self-control? *Animal Behaviour*, *70*(1), 1-11.
- Adam, T. C. (2010). Competition encourages cooperation: client fish receive higher-quality service when cleaner fish compete. *Animal Behaviour*, *79*(6), 1183-1189.
- Ainslie, G. (1974). Impulse control in pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *21*(3), 485-489.
- Ainslie, G. (1975). Specious reward: A behavioral theory of impulsiveness and impulse control. *Psychological Bulletin*, *82*(4), 463-496.
- Ainslie, G. (1992). *Picoeconomics*. New York: Cambridge University Press.
- Alexander, R. D. (1987). *The Biology of Moral Systems*. Aldyne de Gruyter, New York.
- Amici, F., Aureli, F., & Call, J. (2008). Fission-fusion dynamics, behavioral flexibility, and inhibitory control in primates. *Current Biology*, *18*(18), 1415–1419.
- Axelrod, R. M. (1984). *The evolution of cooperation*. Basic Books, New York.
- Axelrod, R. M., & Hamilton, W. (1981). The evolution of cooperation. *Science*, *211*(4489), 1390-1396.
- Baker, F., & Rachlin, H. (2001). Probability of reciprocation in repeated prisoner's dilemma games. *Journal of Behavioral Decision Making*, *14*(1), 51.
- Baker, F., & Rachlin, H. (2002). Self-control by pigeons in the prisoner's dilemma, *Psychonomic Bulletin & Review*, *9*(3), 482-488.

- Barratt, E. S. (1994). Impulsiveness and aggression. In *Violence and Mental Disorder*, Monahan, J., & Steadman, H. J. (Ed.), (pp. 61–79), University of Chicago Press, Chicago.
- Baumol, W., & Becker, G. (1978). The economic approach to human behavior. *Economica*, 45(179), 313.
- Benson, K. E., & Stephens, D. W. (1996). Interruptions, tradeoffs, and temporal discounting. *American Zoologist*, 36, 506–517.
- Boogert, N. J., Anderson, R. C., Peters, S., Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2011). Song repertoire size in male song sparrows correlates with detour reaching, but not with other cognitive measures. *Animal Behaviour*, 81(6), 1209–1216.
- Borrello, M. E. (2005). The rise, fall and resurrection of group selection. *Endeavour*, 29(1), 43–47.
- Bowles, S., & Gintis, H. (2003). The Origins of Human Cooperation. *Genetic and cultural evolution of cooperation, 2003*, 429–443.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1989). The evolution of indirect reciprocity. *Social Networks*, 11(3), 213-236.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1992). Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethology and Sociobiology*, 13(3), 171–195.
- Bray, E. E., MacLean, E. L., & Hare, B. A. (2014). Context specificity of inhibitory control in dogs. *Animal Cognition*, 17(1), 15–31.
- Broos, N., Schmaal, L., Wiskerke, J., Kosteljik, L., Lam, T., Stoop, N., ... Goudriaan, A. E. (2012). The relationship between impulsive choice and impulsive action: A cross-species translational study. *PLoS ONE*, 7(5), 1–9.

- Brown, J. L. (1983). Cooperation—a biologist's dilemma. *Advances in the Study of Behavior*, 13, 1-37.
- Brunner, D., & Hen, R. (1997). Insights into the neurobiology of impulsive behavior from serotonin receptor knockout mice. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 836(1), 81-105.
- Bshary, R., & Grutter, A. S. (2006). Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature*, 441(7096), 975-978.
- Callender, K. A., Olson, S. L., Kerr, D. C., & Sameroff, A. J. (2010). Assessment of cheating behavior in young school-age children: distinguishing normative behaviors from risk markers of externalizing psychopathology. *Journal of Clinical Child & Adolescent Psychology*, 39(6), 776-788.
- Carter, G. G., & Wilkinson, G. S. (2013). Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1753), 20122573.
- Chalmeau, R., Visalberghi, E., & Gallo, A. (1997). Capuchin monkeys, *Cebus apellafail*, to understand a cooperative task. *Animal Behaviour*, 54(5), 1215-1225.
- Chambers, C. D., Garavan, H., & Bellgrove, M. A. (2009). Insights into the neural basis of response inhibition from cognitive and clinical neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 33(5), 631-646.
- Clements, K. C., & Stephens, D. W. (1995). Testing models of non-kin cooperation: mutualism and the Prisoner's Dilemma. *Animal Behaviour*, 50(2), 527-535.
- Clutton-Brock, T. (2009). Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, 462(7269), 51-57.

- Collier, G. H. (1981). Determinants of choice. In *Nebraska Symposium on Motivation*, University of Nebraska Press.
- Connor, R. C. (1995a). Altruism among non-relatives: alternatives to the Prisoner's Dilemma. *Trends in Ecology & Evolution*, *10*(2), 84-86.
- Connor, R. C. (1995b). The benefits of mutualism: a conceptual framework. *Biological Reviews*, *70*(3), 427-457.
- Côté, I. M. (2000). Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea. *Oceanography and Marine Biology*, *38*, 311-355.
- Croft, D. P., James, R., Thomas, P. O. R., Hathaway, C., Mawdsley, D., Laland, K. N., & Krause, J. (2006). Social structure and co-operative interactions in a wild population of guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *59*(5), 644-650.
- Cross, C. P., Copping, L. T., & Campbell, A. (2011). Sex differences in impulsivity: a meta-analysis. *Psychological Bulletin*, *137*(1), 97.
- Dalley, J., Theobald, D., Pereira, E., Li, P. M. M. C., & Robbins, T. (2002). Specific abnormalities in serotonin release in the prefrontal cortex of isolation-reared rats measured during behavioural performance of a task assessing visuospatial attention and impulsivity. *Psychopharmacology*, *164*(3), 329-340.
- Dalley, J. W., Mar, A. C., Economidou, D., & Robbins, T. W. (2008). Neurobehavioral mechanisms of impulsivity: fronto-striatal systems and functional neurochemistry. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, *90*(2), 250-260.
- Daruna, J. H., & Barnes, P. A. (1993). A neurodevelopmental view of impulsivity. In *The Impulsive Client: Theory, Research and Treatment*, McGowan, W. G., Johnson, J. L., & Shure, M. B. (Ed.), (p. 23), American Psychological Association, Washington, DC.

- Davies, N. B., & Houston, A. I. (1981). Owners and satellites: the economics of territory defence in the pied wagtail, *Motacilla alba*. *The Journal of Animal Ecology*, 157-180.
- DeNault, L. K., & McFarlane, D. A. (1995). Reciprocal altruism between male vampire bats, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 49(3), 855-856.
- De Waal, F. B. (2000). Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 60(2), 253-261.
- De Wit, H. (2009). Impulsivity as a determinant and consequence of drug use: a review of underlying processes. *Addiction Biology*, 14(1), 22-31.
- Diamond, A. (1990). Developmental time course in human infants and infant monkeys, and the neural bases of inhibitory control in reaching. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 608, 637-676.
- Dolivo, V., & Taborsky, M. (2015). Norway rats reciprocate help according to the quality of help they received. *Biology Letters*, 11(2), 20140959.
- Dugatkin, L. A. (1988). Do guppies play TIT FOR TAT during predator inspection visits? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 395-399.
- Dugatkin, L. A. (1992). Tendency to inspect predators predicts mortality risk in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology*, 3(2), 124-127.
- Dugatkin, L. A. (1997). *Cooperation among animals: an evolutionary perspective*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Dugatkin, L. A. (2004). *Principles of Animal Behavior*. W. W. Norton & Company, New York.
- Dugatkin, L. A., & Alfieri, M. (1991a). Guppies and the TIT FOR TAT strategy: preference based on past interaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(4), 243-246.

- Dugatkin, L. A., & Alfieri, M. (1991b). Tit-for-tat in guppies (*Poecilia reticulata*): the relative nature of cooperation and defection during predator inspection. *Evolutionary Ecology*, 5(3), 300-309.
- Dugatkin, L. A., & Reeve, H. K. (1994). Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy. *Advances in the Study of Behavior*, 23, 101-133.
- Evenden, J. L. (1999). Varieties of impulsivity. *Psychopharmacology*, 146(4), 348–361.
- Fehr, E., Fischbacher, U., & Gächter, S. (2002). Strong reciprocity, human cooperation, and the enforcement of social norms. *Human Nature*, 13(1), 1–25.
- Fiedler, K., & Maschwitz, U. (1988). Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). *Oecologia*, 75(2), 204-206.
- Finn, P. R., Justus, A., Mazas, C., & Steinmetz, J. E. (1999). Working memory, executive processes and the effects of alcohol on Go/No-Go learning: testing a model of behavioral regulation and impulsivity. *Psychopharmacology*, 146(4), 465-472.
- Flood, M., Lendenmann, K., & Rapoport, A. (1983). 2 x 2 games played by rats: Different delays of reinforcement as payoffs. *Behavioral Science*, 28, 65-78.
- Frean, M. R. (1994). The Prisoner's Dilemma without Synchrony. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 257(1348), 75–79.
- Gardner, R., Corbin, T. L., Beltramo, J., & Nickell, G. (1984). The prisoner's dilemma game and cooperation in the rat. *Psychological Reports*, 55, 687–696.
- Green, L., Price, P. C., & Hamburger, M. E. (1995). Prisoner's Dilemma and the pigeon: control by immediate consequences. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 64(1), 1–17.

- Grégoire, S., Rivalan, M., Le Moine, C., & Dellu-Hagedorn, F. (2012). The synergy of working memory and inhibitory control: behavioral, pharmacological and neural functional evidences. *Neurobiology of Learning and Memory*, *97*(2), 202-212.
- Grigoryan, G. (2012). Serotonin and impulsivity (animal experiments). *Neuroscience Behavioral Physiology*, *42*(8), 885-894.
- Grutter, A. S. (1997). Spatiotemporal variation and feeding selectivity in the diet of the cleaner fish *Labroides dimidiatus*. *Copeia*, 346-355.
- Grutter, A. S. (1999). Cleaner fish really do clean. *Nature*, *398*(6729), 672-673.
- Hall, S. S. (2003). Transitions between cooperative and non-cooperative responding in the 'Pigeon's Dilemma'. *Behavioural Processes*, *60*(3), 199-208.
- Hamilton, W. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, *7*(1), 1-16.
- Hammerstein, P. (2003). Why is reciprocity so rare in social animals? In *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, (pp. 83-94), MIT press, Cambridge.
- Hardin, G. (1968). The tragedy of the commons. *Science*, *162*, 1243–1248.
- Harris, A. C., & Madden, G. J. (2002). Delay discounting and performance on the prisoner's dilemma game. *Psychological Record*, *52*, 429–440.
- Harrison, A. A., Everitt, B. J., & Robbins, T. W. (1997). Central 5-HT depletion enhances impulsive responding without affecting the accuracy of attentional performance: interactions with dopaminergic mechanisms. *Psychopharmacology*, *133*(4), 329-342.
- Hart, B. and Hart, L. (1992). Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. *Animal Behaviour*, *44*(6), 1073-1083.

- Hauert, C. H., & Schuster, H. G. (1997). Effects of increasing the number of players and memory size in the iterated Prisoner's Dilemma: a numerical approach. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1381), 513-519.
- Hauser, M. D., Chen, M. K., Chen, F., & Chuang, E. (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1531), 2363-2370.
- Hinson, J. M., Jameson, T. L., & Whitney, P. (2003). Impulsive decision making and working memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 29(2), 298.
- Janzen, D. H. (1985). The natural history of mutualisms. In *The biology of Mutualism*, Boucher D. (Ed.), (pp. 40–99), Croom Helm, London.
- Jimura, K., Myerson, J., Hilgard, J., Braver, T. and Green, L. (2009). Are people really more patient than other animals? Evidence from human discounting of real liquid rewards. *Psychonomic Bulletin & Review*, 16(6), 1071-1075.
- Kalcelnik, A., & Bateson, M. (1996). Risky theories—the effects of variance on foraging decisions. *American Zoologist*, 36(4), 402-434.
- Kalenscher, T., Ohmann, T., & Güntürkün, O. (2006). The neuroscience of impulsive and self-controlled decisions. *International Journal of Psychophysiology*, 62(2), 203-211.
- Koot, S., van den Bos, R., Adriani, W., & Laviola, G. (2009). Gender differences in delay-discounting under mild food restriction. *Behavioural Brain Research*, 200(1), 134–143.
- Krams, I., Krama, T., Igaune, K., & Mänd, R. (2008). Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 599-605.

- Larose, K., & Dubois, F. (2011). Constraints on the evolution of reciprocity: an experimental test with zebra finches. *Ethology*, *117*(2), 115-123.
- Lehmann, L., & Keller, L. (2006). The evolution of cooperation and altruism - A general framework and a classification of models. *Journal of Evolutionary Biology*, *19*(5), 1365–1376.
- Logue, A., Chavarro, A., Rachlin, H., & Reeder, R. (1988). Impulsiveness in pigeons living in the experimental chamber. *Animal Learning & Behavior*, *16*(1), 31-39.
- Lombardo, M. P. (1985). Mutual restraint in tree swallows: a test of the Tit for Tat model of reciprocity. *Science*, *227*(4692), 1363-1365.
- MacLean, E. L., Hare, B., Nunn, C. L., Addessi, E., Amici, F., Anderson, R. C., ... Zhao, Y. (2014). The evolution of self-control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(20), E2140–E2148.
- Mazur, J. (1988). Estimation of indifference points with an adjusting-delay procedure. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *49*(1), 37-47.
- Mazur, J. (2000). Tradeoffs among delay, rate, and amount of reinforcement. *Behavioural Processes*, *49*(1), 1-10.
- McNab, B. K. (1973). Energetics and the distribution of vampires. *Journal of Mammalogy*, *54*(1), 131-144.
- Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006). Engineering cooperation in chimpanzees: tolerance constraints on cooperation. *Animal Behaviour*, *72*(2), 275-286.
- Milinski, M. (1987). TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation. *Nature*, *325*, 433-435.

- Milinski, M., Lüthi, J. H., Eggler, R., & Parker, G. A. (1997). Cooperation under predation risk: experiments on costs and benefits. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1383), 831-837.
- Mischel, W., Shoda, Y., & Rodriguez, M. (1989). Delay of gratification in children. *Science*, 244(4907), 933-938.
- Moffitt, T. E., Arseneault, L., Belsky, D., Dickson, N., Hancox, R. J., Harrington, H., ... & Sears, M. R. (2011). A gradient of childhood self-control predicts health, wealth, and public safety. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(7), 2693-2698.
- Mooring, M. S., Mckenzie, A. A., & Hart, B. L. (1996). Grooming in impala: Role of oral grooming in removal of ticks and effects of ticks in increasing grooming rate. *Physiology and Behavior*, 59(4-5), 965-971.
- Noë, R. (2006). Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, 71, 1-18.
- Nowak, M., & Sigmund, K. (1992). Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature*, 355(6357), 250-253.
- Nowak, M., & Sigmund, K. (1993). A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature*, 364(6432), 56-58.
- Nowak, M. and Sigmund, K. (1994). The Alternating Prisoner's Dilemma. *Journal of Theoretical Biology*, 168(2), 219-226.
- Nowak, M. A., & Sigmund, K. (2005). Evolution of indirect reciprocity. *Nature*, 437(7063), 1291-1298.
- Olendorf, R., Getty, T., & Scribner, K. (2004). Cooperative nest defence in red-winged blackbirds: reciprocal altruism, kinship or by-product mutualism? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1535), 177-182.

- Ostrov, J., & Godleski, S. (2009). Impulsivity-hyperactivity and subtypes of aggression in early childhood: an observational and short-term longitudinal study. *European Child & Adolescent Psychiatry, 18*(8), 477-483.
- Packer, C. (1977). Reciprocal altruism in *Papio anubis*. *Nature, 265*(5593), 441-443.
- Patton, J. H., & Stanford, M. S. (1995). Factor structure of the Barratt impulsiveness scale. *Journal of Clinical Psychology, 51*(6), 768-774.
- Perry, J., & Carroll, M. (2008). The role of impulsive behavior in drug abuse. *Psychopharmacology, 200*(1), 1-26.
- Peters, J., & Büchel, C. (2011). The neural mechanisms of inter-temporal decision-making: understanding variability. *Trends in Cognitive Sciences, 15*(5), 227-239.
- Pierce, N. E., Kitching, R. L., Buckley, R. C., Taylor, M. F. J., & Benbow, K. F. (1987). The costs and benefits of cooperation between the Australian lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 21*(4), 237-248.
- Poundstone, W., & Metropolis, N. (1992). Prisoner's Dilemma: John Von Neumann, game theory, and the puzzle of the bomb. *Physics Today, 45*(9), 73.
- Rachlin, H. (1995). The value of temporal patterns in behavior. *Current Directions in Psychological Science, 4*, 188-191.
- Rachlin, H., & Green, L. (1972). Commitment, choice and self-control. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 17*(1), 15-22.
- Reynolds, B., de Wit, H., & Richards, J. (2002). Delay of gratification and delay discounting in rats. *Behavioural Processes, 59*(3), 157-168.

- Rilling, J. K., Gutman, D. A., Zeh, T. R., Pagnoni, G., Berns, G. S., & Kilts, C. D. (2002). A neural basis for social cooperation. *Neuron*, *35*(2), 395-405.
- Rissing, S. W., & Pollock, G. B. (1987). Queen aggression, pleometrotic advantage and brood raiding in the ant *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Animal behaviour*, *35*(4), 975-981.
- Rissing, S. W., & Pollock, G. B. (1991). An experimental analysis of pleometrotic advantage in the desert seed-harvester ant, *Messor pergandei* (Hymenoptera; Formicidae). *Insectes sociaux*, *38*(2), 205-211.
- Robbins, T. W., & Arnsten, A. F. (2009). The neuropsychopharmacology of fronto-executive function: monoaminergic modulation. *Annual Review of Neuroscience*, *32*, 267-287.
- Rodriguez, M. L., & Logue, A. W. (1988). Adjusting delay to reinforcement: comparing choice in pigeons and humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *14*(1), 105.
- Schino, G. (2007). Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, *18*(1), 115-120.
- Seeley, T. and Visscher, P. (1988). Assessing the benefits of cooperation in honeybee foraging: search costs, forage quality, and competitive ability. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *22*(4), 229-237.
- Seyfarth, R., & Cheney, D. (1984). Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, *308*(5959), 541-543.
- Shoda, Y., Mischel, W., & Peake, P. K. (1990). Predicting adolescent cognitive and self-regulatory competencies from preschool delay of gratification: Identifying diagnostic conditions. *Developmental Psychology*, *26*(6), 978.

- Soubrié, P. (1986). Reconciling the role of central serotonin neurons in human and animal behavior. *Behavioral and Brain Sciences*, 9(02), 319-335.
- Soutschek, A., & Schubert, T. (2016). The importance of working memory updating in the Prisoner's dilemma. *Psychological Research*, 80(2), 172-180.
- Stephens, D. W. (2000). Cumulative benefit games: achieving cooperation when players discount the future. *Journal of Theoretical Biology*, 205(1), 1–16.
- Stephens, D. W. (2002). Discrimination, discounting and impulsivity: a role for an informational constraint. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1427), 1527-1537.
- Stephens, D. W., & Anderson, D. (2001). The adaptive value of preference for immediacy: when short-sighted rules have farsighted consequences. *Behavioral Ecology*, 12(3), 330-339.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M. and Stevens, J. R. (2002). Discounting and reciprocity in an iterated Prisoner's Dilemma. *Science*, 298(5601), 2216-2218.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M., & Stevens, J. R. (2006). Effects of temporal clumping and payoff accumulation on impulsiveness and cooperation. *Behavioural Processes*, 71(1), 29-40.
- Stevens, J. R. (2004). The economic basis of cooperation: trade-offs between selfishness and generosity. *Behavioral Ecology*, 15(2), 255-261.
- Stevens, J. R., & Hauser, M. D. (2004). Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(2), 60–65.
- Stevens, J. R., & Stephens, D. W. (2004). The economic basis of cooperation: trade-offs between selfishness and generosity. *Behavioral Ecology*, 15(2), 255-261.

- Stevens, J. R., Cushman, F. A., & Hauser, M. D. (2005). Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *36*, 499-518.
- St-Pierre, A., Larose, K., & Dubois, F. (2009). Long-term social bonds promote cooperation in the iterated Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1676), 4223-4228.
- Trivers, R. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, *46*(1), 35.
- Tsukayama, E., Duckworth, A. L., & Kim, B. (2012). Resisting everything except temptation: Evidence and an explanation for domain-specific impulsivity. *European Journal of Personality*, *26*(3), 318-334.
- Uslaner, J. M., & Robinson, T. E. (2006). Subthalamic nucleus lesions increase impulsive action and decrease impulsive choice—mediation by enhanced incentive motivation? *European Journal of Neuroscience*, *24*(8), 2345-2354.
- van Haaren, F., van Hest, A., & van de Poll, N. E. (1988). Self-control in male and female rats. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *49*(2), 201–211.
- Viana, D. S., Gordo, I., Sucena, É., & Moita, M. A. P. (2010). Cognitive and motivational requirements for the emergence of cooperation in a rat social game. *PLoS ONE*, *5*(1).
- Walderhaug, E., Lunde, H., Nordvik, J. E., Landrø, N., Refsum, H., & Magnusson, A. (2002). Lowering of serotonin by rapid tryptophan depletion increases impulsiveness in normal individuals. *Psychopharmacology*, *164*(4), 385-391.
- West-Eberhard, M. J. (1975). The evolution of social behavior by kin selection. *Quarterly Review of Biology*, *50*, 1-33.

- Whitney, P., Jameson, T., & Hinson, J. M. (2003). Impulsiveness and executive control of working memory. *Personality and Individual Differences, 37*(2), 417-428.
- Wiesner, M., Kim, H. K., & Capaldi, D. M. (2010). History of juvenile arrests and vocational career outcomes for at-risk young men. *Journal of Research in Crime and Delinquency, 47*(1), 91-117.
- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal Food Sharing in the Vampire Bat. *Nature, 310*(30 August 1984).
- Wilkinson, G. S. (1985). The social organization of the common vampire bat. I. Pattern and cause of association. II. Mating system, genetic structure, and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 17*, 123–134.
- Wilkinson, G. S. (1986). Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour, 34*(6), 1880–1889.
- Wilkinson, G. S. (1988). Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethology and Sociobiology, 9*(2–4), 85–100.
- Wilkinson, G. S. (1990). Food sharing in vampire bats. *Scientific American, 262*, 76-82.
- Wilson, D. S., & Sober, E. (1994). Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences, 17*(04), 585-608.
- Winstanley, C., Eagle, D., & Robbins, T. (2006). Behavioral models of impulsivity in relation to ADHD: Translation between clinical and preclinical studies. *Clinical Psychology Review, 26*(4), 379-395.
- Wolff, M., & Leander, J. (2002). Selective Serotonin Reuptake Inhibitors Decrease Impulsive Behavior as Measured by an Adjusting Delay Procedure in the Pigeon. *Neuropsychopharmacology, 27*(3), 421-429.

Yi, R., Johnson, M. W., & Bickel, W. K. (2005). Relationship between cooperation in an iterated prisoner's dilemma game and the discounting of hypothetical outcomes. *Learning & Behavior*, 33(3), 324–336.

Zann, R. A. (1996). *The zebra finch: a synthesis of field and laboratory studies*, (Vol. 5). Oxford University Press.

Zohar, J., & Judge, R. (1996). Paroxetine versus clomipramine in the treatment of obsessive-compulsive disorder. OCD Paroxetine Study Investigators. *The British Journal of Psychiatry*, 169(4), 468-474.