

Direction des bibliothèques

AVIS

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

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

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

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

NOTICE

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

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

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

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

Université de Montréal

**L'établissement de liens sociaux durables favorise la
coopération dans le Dilemme du Prisonnier itéré**

Par
Angèle St-Pierre

Département des 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

Février, 2008

© Angèle St-Pierre, 2008



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

**L'établissement de liens sociaux durables favorise la coopération dans le
Dilemme du Prisonnier Itéré**

présenté par :
Angèle St-Pierre

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Jacques Brodeur

président-rapporteur

Frédérique Dubois

directrice de recherche

Louis Lefebvre

membre du jury

RÉSUMÉ

L'altruisme réciproque, l'explication la plus plausible pour la coopération entre individus non-apparentés, a été modelé selon le Dilemme du Prisonnier. Selon ce jeu, la coopération devrait évoluer lorsque les individus, s'attendant à se rencontrer de nouveau, utilisent des stratégies conditionnelles telles que Donnant-Donnant-Généreux ou Pavlov. Jusqu'à maintenant, la plupart des études expérimentales utilisant des animaux non-humains ont échoué à observer de la coopération lorsque les gains étaient contrôlés, car les animaux semblent dévaluer le futur pour des gains immédiats. Contrairement à cette hypothèse, nous montrons ici que les diamants mandarins peuvent maintenir de hauts niveaux de coopération lorsqu'ils interagissent avec un partenaire avec lequel ils ont établi des liens sociaux de longue durée, et ce même s'ils possèdent des capacités cognitives limitées. Nos résultats contredisent donc l'idée que l'altruisme réciproque est rare parce qu'elle requiert des habiletés cognitives spéciales, signifiant qu'elle peut être plus commune en nature qu'on le croyait.

MOTS CLÉS : Coopération, Dilemme du Prisonnier, diamant mandarin, liens sociaux, capacités cognitives, Donnant Donnant généreux.

ABSTRACT

Reciprocal altruism, which represents the most probable explanation for cooperation among non-kin, has been modeled as a Prisoner's Dilemma. According to this game, cooperation should evolve when individuals, who expect to play again, use conditional strategies like Generous Tit-For-Tat or Pavlov. Up to now, most experimental studies with non-human animals have failed to find cooperation in controlled payoff games, because animals apparently discount the future for immediate payoffs. Contrary to this hypothesis, this study shows that zebra finches can maintain high levels of cooperation when they interact with a partner with whom they have established long-term social bonds, and so even though they have limited memory capacities. Hence, our results contradict the idea that reciprocal altruism is rare because of its required specialized cognitive abilities, meaning that it may be more common in nature than previously thought.

KEY WORDS: Cooperation, Prisoner's Dilemma, Zebra Finch, repetition, social bonds, cognitive capacities, generous Tit-for-Tat.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iii
ABSTRACT.....	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS.....	xi
DÉDICACE.....	xiii
REMERCIEMENTS.....	xiv
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION.....	1
1.1 Classification des mécanismes.....	4
1.1.1 La sélection de parentèle.....	5
1.1.2 Le mutualisme.....	6
1.1.3 Le mutualisme dérivé.....	8
1.1.4 La sélection de groupe.....	9
1.1.5 La réciprocité.....	10
1.2 Le Dilemme du Prisonnier.....	14
1.3 Depuis Axelrod et Hamilton.....	17
1.3.1 La théorie.....	17
1.3.2 Les études empiriques.....	23
1.4 La problématique.....	27
1.5 Notre hypothèse.....	31
CHAPITRE 2 : MÉTHODOLOGIE.....	34
2.1 Général.....	35
2.1.1 Sujets.....	35
2.1.2 Dispositif expérimental.....	36
2.1.3 Procédure générale.....	38
2.1.4 Procédure essai-par-essai.....	39

2.1.5 Entraînement.....	39
2.2 Expériences préliminaires.....	42
2.2.1 Sujets.....	43
2.2.2 Procédure générale.....	43
2.2.3 Manipulations expérimentales.....	43
2.3 Expériences principales.....	45
2.3.1 Sujets.....	45
2.3.2 Procédure générale.....	45
2.3.3 Manipulations expérimentales.....	46
CHAPITRE 3 : RÉSULTATS.....	47
3.1 Expériences préliminaires.....	48
3.2 Expériences principales.....	50
3.2.1 Tests de différences.....	50
3.2.2 Observations.....	51
3.2.3 Stratégies.....	53
CHAPITRE 4 : DISCUSSION ET CONCLUSION.....	57
BIBLIOGRAPHIE.....	65
ANNEXES.....	xvi
Annexe I. Article en préparation.....	xvii
Annexe II. Formes de la chambre pour l'entraînement.....	xxxiv
Annexe III. Tableaux de données brutes.....	xxxvi

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Valeurs observées et valeurs théoriques de la probabilité de coopérer après chaque gain. Valeurs moyennes des matrices du Dilemme du Prisonnier, tous jours confondus, avec partenaire social, tous couples confondus. Les quatre vecteurs t , r , p et s représentent la probabilité de coopérer après avoir reçu le gain T, R, P ou S, respectivement.....54

ANNEXE III

Tableau 1. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 6 jours consécutifs (a-f), de la première condition, soit jouer une première fois au Dilemme du Prisonnier avec partenaire expérimental. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.....xxxvii

Tableau 2. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 5 jours consécutifs (a-e), de la deuxième condition, soit jouer au Mutualisme avec partenaire expérimental. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.....xxxix

Tableau 3. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 6 jours consécutifs (a-f), de la troisième condition, soit jouer une seconde fois au Dilemme du Prisonnier avec partenaire expérimental. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.....xli

Tableau 4. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 4 jours consécutifs (a-d), de la quatrième condition, soit jouer une première fois au Dilemme du Prisonnier avec son partenaire social. Vert=CC,

jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.....xliii

Tableau 5. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 5 jours consécutifs (a-e), de la cinquième condition, soit jouer au Mutualisme avec son partenaire social. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.....xlv

Tableau 6. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 5 jours consécutifs (a-e), de la sixième et dernière condition, soit jouer une seconde fois au Dilemme du Prisonnier avec son partenaire social. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.....xlvii

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE 2

Figure 1. Schéma de la chambre expérimentale séparée en deux compartiments avec le dispositif placé au centre. Les deux oiseaux (un mâle et une femelle) étaient placés chacun dans un des compartiments. Chaque oiseau avait le choix entre une mangeoire haute et une mangeoire basse.....37

CHAPITRE 3

Figure 2. Fréquence de chaque combinaison de choix au fil des jours avec partenaire social (a) et avec partenaire expérimental (b). La ligne verte (○) correspond à la combinaison CC, la ligne rouge (○) à la combinaison DD, la ligne hachurée à la combinaison CD, et la ligne pointillée à la combinaison DC. Les lignes pointillées verticales représentent le changement de matrice de gains, précisée au haut du graphique par M, DP et TR.....49

Figure 3. Fréquence de coopération mutuelle au fil des jours avec partenaire expérimental (a) et avec partenaire social (b). Les lignes pointillées verticales représentent le changement de matrice de gains, précisée au haut du graphique (DP et M).....52

Figure 4. Probabilité de coopérer pour (a) une femelle et (b) un mâle après chaque combinaison de choix. La ligne pleine représente le maintien de la coopération, et la ligne hachurée, le passage de la trahison à la coopération.....56

ANNEXE II

Figure 1. Schéma de la chambre expérimentale séparée en deux compartiments avec le dispositif placé au centre dans sa forme la plus simple, avec tous les éléments encombrant enlevés. Forme utilisée pour les étapes 1 à 3 de l'entraînement.....xxxiv

Figure 2. Schéma de la chambre expérimentale séparée en deux compartiments avec le dispositif placé au centre dans sa forme moyennement complexe, avec couvercles des mangeoires hautes et cordes d'ajoutés. Forme utilisée pour les étapes 4 et 5 de l'entraînement.....xxxv

Figure 3. Schéma de la chambre expérimentale séparée en deux compartiments avec le dispositif placé au centre dans sa forme la plus complexe, avec tubes ajoutés pour distribuer la nourriture (vert pour coopération, orange pour non coopération). Forme utilisée pour les étapes 6 et 7 de l'entraînement, ainsi que pour la prise de donnée lors de manipulations expérimentales.....xxxv

LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS

±	Plus ou moins
All-D	Toujours Seul (Always Defect)
°C	Degrés Celsuis
C	Coopérer
CC	Coopération mutuelle
CD	Mâle coopère, femelle trahit
cm	centimètres
D	"Defect", faire cavalier seul, trahir
DC	Mâle trahit, femelle coopère
DD	Trahison mutuelle
DP	Dilemme du Prisonnier
DPe	Dilemme du Prisonnier avec partenaire expérimental
DPI	Dilemme du Prisonnier itéré
DPs	Dilemme du Prisonnier avec partenaire social
e	Partenaire expérimental
g	Probabilité de trahir après P et S dans GTFT
GTFT	Donnant Donnant Généreux
h	Heure
M	Mutualisme
Me	Mutualisme avec partenaire expérimental
Ms	Mutualisme avec partenaire social
ω	Probabilité de se rencontrer à nouveau
ρ	Probabilité de coopérer après P
P	Punition de l'égoïste
r	Probabilité de coopérer après R
R	Récompense pour la coopération mutuelle
RTS	Soulever les Enjeux (Raise the Stakes)
s	Partenaire social

s	Probabilité de coopérer après S
S	Salaire de la dupe
SÉS	Stratégie évolutivement stable
STFT	Donnant Donnant Suspicieux
t	Probabilité de coopérer après T
T	Tentation de l'égoïste
TFT	Donnant Donnant
TF2T	Un Oeil Pour Deux Yeux
TR	Matrice de Trahison
TRs	Matrice de Trahison avec partenaire social

À mon mari, Hugo, qui m'a convaincue de faire une maîtrise,
ce qui a été une des meilleures décisions de ma vie.

REMERCIEMENTS

Je voudrais premièrement remercier ma directrice de recherche, Frédérique Dubois, car sans elle, ma maîtrise n'aurait pas été aussi excitante. Elle m'a tout de suite accueilli, les bras grands ouverts, même si on ne se connaissait nullement. Cette confiance qu'elle m'a témoignée dès le début et tout le long de mon périple dans son laboratoire est ce qui m'a permis de garder courage et de croire que tout était possible. C'est grâce à son encadrement, ses conseils judicieux, ses encouragements et son humour que j'ai pu passer à travers les moments les plus difficiles pour enfin réussir mon projet, et être convaincue qu'il était significatif. Je lui souhaite longue vie à elle et son laboratoire, pour que plus de gens aient la chance de participer à l'évolution de l'étude du comportement animal à l'Université de Montréal.

Je voudrais ensuite remercier Karine Larose, car je ne sais pas si elle se rend compte à quel point j'ai apprécié son aide. Ce bref moment qu'elle a passé avec nous durant un été a fait toute la différence pour moi. Grâce à elle, j'ai pu respirer un peu pendant la période des expériences, juste assez pour pouvoir me marier et avoir une lune de miel inoubliable, et ce, l'esprit très tranquille car j'avais entièrement confiance en ses compétences. Merci mille fois!

La troisième personne très importante dans ma maîtrise que je voudrais remercier est Dominique Drullion, qui a été à mes côtés du début à la fin. Toutes ces conversations, ces stress, ces joies, ces déceptions, ces rires et ces pleurs que nous avons partagés ont été la meilleure partie de ma maîtrise. J'ai été très fière de pouvoir vivre tous ces moments avec elle. Elle a été une grande source d'inspiration pour moi. Je lui souhaite tout le succès qu'elle mérite dans ses projets présents et futurs.

Naturellement, je voudrais remercier famille et amis, car, même s'ils ne peuvent pas tout le temps bien comprendre les états par lesquels on peut passer lors de pareilles études, ils sont toujours là pour nous encourager et nous motiver. Merci, donc, pour votre support durant toutes ces années. Un merci tout particulier à mon mari, car c'est lui qui, à mon avis, a eu la tâche la plus difficile. C'est lui qui a dû m'endurer lorsque j'étais fâchée, et qui m'a consolée lorsque j'étais déprimée et fatiguée. Sa présence et son amour m'ont rendu plus forte dans des moments où j'aurais voulu tout laisser tomber.

Finalement, je remercie l'organisme subventionnaire qui m'a permis de réaliser mon projet : le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada.

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

“Man is by nature a social creature: an individual who is unsocial naturally and not accidentally is either beneath our notice or more than human. Society is something in nature that precedes the individual. Anyone who either cannot lead the common life or is so self-sufficient as not to need to and therefore does not partake of society is either a beast or a god.” (Aristote, 328 av. J.-C.)

Depuis longtemps, l'être humain s'interroge sur l'existence de la coopération chez les êtres vivants (Aristote 328 av. J.-C.). Comment peut-elle continuer d'exister alors que chaque individu a intérêt, à priori, à faire des choix égoïstes pour lui et les siens? Pourtant, la coopération existe partout sur Terre, chez les humains comme chez toute autre espèce vivante, même les bactéries (Axelrod & Hamilton 1981). Elle est, entre autre, le pilier du fonctionnement des sociétés humaines. On expliquait auparavant que la coopération persistait par l'existence d'un pouvoir central, comme un gouvernement, et que sans celui-ci, les hommes mèneraient une vie solitaire, pauvre, dangereuse, brutale et courte (Hobbes 1651). Par contre, un tel pouvoir central unique n'existe plus; chaque nation a son gouvernement, chaque entreprise son patron, etc. Pourtant, la coopération persiste toujours, et n'est pas rare (Axelrod 1984). Ainsi, beaucoup s'interrogent sur les mécanismes d'évolution de la coopération dans une population qui a intérêt à être égoïste en l'absence d'un pouvoir central (Dugatkin 1997).

La population humaine semble se démarquer de toute autre espèce dans son fonctionnement social (Boyd & Richerson 1989). En effet, la société humaine est complexe, impliquant une distribution des tâches, et touchant tous les individus y appartenant. De telles caractéristiques peuvent également être observés chez certaines espèces qu'on nomme eusociales (Hamilton 1964). Ces espèces, comme par exemple les abeilles, les fourmis, les termites et les rats-taupes, vivent en grandes colonies démontrant également des comportements coopératifs et une division de tâches. Toutefois, ces colonies sont constituées d'individus partageant tous

un degré d'apparentement (Hamilton 1964). Contrairement à ces espèces, la coopération dans les sociétés humaines peut être observée même si les individus ne sont pas apparentés (Boyd & Richerson 1989). De plus, même si des comportements altruistes peuvent également être retrouvés chez de nombreuses espèces animales, comme chez les poissons lors de l'inspection d'un prédateur (Milinski 1987), ils n'impliquent jamais d'aussi grands nombres d'individus. Cette singularité dans la population humaine vient ancrer la dissociation entre les hommes et les animaux.

L'étude de l'évolution de la coopération rejoint ainsi plusieurs domaines, tels que les sciences politiques, l'économie, l'anthropologie, la psychologie et la biologie évolutive (Dugatkin 1997). Il est important de définir le terme 'coopération' dans ces domaines d'études, car on peut lui attribuer plusieurs sens. Dans le domaine de l'écologie comportementale, on caractérise la coopération comme étant le résultat d'une interaction entre un donneur et un ou plusieurs receveur et qui, peu importe les coûts subis par le donneur, est 'bénéfique' pour les receveurs. De plus, elle requiert une action collective pour sa réussite, c'est-à-dire que tous les membres de la population doivent coopérer pour que chacun ait un bénéfice (Mesterton-Gibbons & Dugatkin 1992; Clements & Stephens 1995; Dugatkin 1997). Dans tous les exemples de coopération mentionnés dans les études scientifiques, on applique le terme à un comportement coopératif, c'est-à-dire un comportement qui rend la coopération possible, même si la coopération ne se réalise pas assurément sauf si tous les autres membres du groupe se comportent également de manière coopérative (Mesterton-Gibbons & Dugatkin 1992; Clements & Stephens 1995; Dugatkin 1997). Les études sur ce type de coopération utilisent les animaux comme modèles puisqu'ils démontrent eux aussi des comportements coopératifs, et ce, également sans un pouvoir central. Comme ces modèles présentent une moins grande complexité que le modèle humain, on essaie d'isoler les mécanismes de base qui permettraient d'expliquer comment la coopération émerge et est maintenue dans une population d'individus

fondamentalement égoïstes. De cette manière, les animaux occupent une part importante dans l'étude de la coopération, et conséquemment, celle-ci devient un sujet majeur en écologie comportementale (Dugatkin 1997).

Nous avons voulu contribuer au développement de notre compréhension de ce phénomène, en nous consacrant plus précisément sur les problèmes survenant lors de son étude en laboratoire. Ce mémoire consistera en une présentation des différents mécanismes proposés qui peuvent amener à l'évolution de la coopération dans une population, en portant une attention particulière à l'altruisme réciproque et au jeu du Dilemme du Prisonnier. En effet, ce jeu est le principal outil utilisé pour modéliser l'évolution de la coopération parmi des individus non-apparentés (Nowak & Sigmund 1993), et représente bien une situation d'altruisme réciproque (Boyd 1988). Ensuite, le mémoire présentera les différentes théories et modèles élaborés sur cette situation, ainsi que les difficultés retrouvées lors des études empiriques voulant appuyer cette théorie et ces modèles. Nous suggérons finalement une approche différente pour les études en laboratoire qui s'est ici montrée fructueuse. Ainsi, nous espérons qu'une meilleure compréhension des facteurs nécessaires à l'évolution de la coopération s'en suivra.

1.1 Classification des mécanismes

Tout d'abord, il est important de bien classifier les mécanismes qui favorisent l'évolution de la coopération, puisque les gains s'y rattachant peuvent être très différents, et conséquemment, les comportements aussi peuvent être très différents selon la situation. Il existe plusieurs classifications dans la littérature, car les auteurs emploient de multiples méthodes pour y arriver (Connor 1995; Sachs *et al.* 2004; Noë 2006; Lehmann & Keller 2006). Ces classifications se basent sur le degré d'apparementement entre les individus, sur la nature des interactions intra-

versus interspécifiques, et sur la distribution des gains selon le comportement de chaque individu (Noë 2006). Ainsi, cinq grands mécanismes ressortent des études théoriques sur l'évolution de la coopération au sein d'une population : i). la sélection de parentèle, ii) le mutualisme, iii) le mutualisme dérivé, iv) la sélection de groupe, et v) la réciprocité (West-Eberhard 1975; Maynard Smith 1983; Dugatkin et al 1992; Mesterton-Gibbons & Dugatkin 1992; Dugatkin 1992; Dugatkin & Mesterton-Gibbons 1995; Sachs *et al.* 2004). Ce dernier mécanisme est le plus important dans les études courantes, donc nous lui accorderons plus d'attention.

1.1.1 La sélection de parentèle

Lorsque les individus impliqués dans un acte coopératif présentent un certain degré d'apparentement, c'est-à-dire qu'ils possèdent une certaine proportion de leur bagage génétique en commun, on propose que la coopération évolue selon la sélection de parentèle (kin selection) (Hamilton 1964). Selon cette théorie,, un individu coopérant avec un proche parent contribue au succès reproducteur de ce dernier. Conséquemment, même si l'individu ne se reproduit pas lui-même, il fait malgré tout passer une partie de son bagage génétique (celle partagée avec le parent) à la prochaine génération. L'individu coopératif obtient donc un bénéfice génétique indirect lorsqu'il coopère avec un individu apparenté. La coopération peut ainsi évoluer même si le receveur ne réciproque jamais, à condition que le bénéfice génétique dépasse les coûts liés à l'acte (Hamilton 1964).

Le meilleur exemple de sélection de parentèle utilisé pour expliquer la coopération est le cas des espèces eusociales, mentionné précédemment, comme les hyménoptères (Hamilton 1964). Dans ces colonies pouvant contenir des centaines de membres, seulement une femelle, la reine, se reproduit, alors que les autres membres, qui correspondent à sa descendance, ne se reproduisent pas. Leur tâche

consiste à aider la reine à produire un grand nombre de descendants en lui apportant de la nourriture, en prenant soins des descendants et en défendant le nid (Hamilton 1964). Dans certains cas, comme chez l'abeille, toutes les ouvrières sont des femelles et ont un taux d'apparentement plus élevé avec leurs sœurs qu'avec leurs filles, ce qui est expliqué par une reproduction de type haplo-diploïde (Hamilton 1964). Elles obtiennent donc un bénéfice génétique plus élevé lorsqu'elles aident la reine à se reproduire plutôt que lorsqu'elles se reproduisent elles-mêmes. La sélection de parentèle est alors la meilleure explication pour la persistance de la coopération de la part des ouvrières.

Ce mécanisme est le seul qui est utilisé pour expliquer la coopération entre individus apparentés. Tous les autres impliquent des individus non-apparentés.

1.1.2 Le mutualisme

L'explication la plus simple de l'existence de la coopération entre individus non-apparentés est le mutualisme (Van Beneden 1873). Dans une situation de mutualisme, il est toujours plus profitable pour un individu de coopérer, et ce quelle que soit l'attitude des autres individus du groupe. Le plus gros bénéfice est obtenu lorsque tous coopèrent, et le plus petit, lorsque aucun ne coopère (West-Eberhard, 1975). Ainsi, la coopération évolue dans un tel système parce que les individus y gagnent des bénéfices directs beaucoup plus élevés que les coûts qui y sont reliés. Par contre, ce mécanisme est surtout utilisé pour expliquer la coopération entre deux espèces différentes, et non entre des individus de la même espèce (Dugatkin 2004).

On peut prendre les cas de symbioses comme exemple de mutualisme, comme chez le papillon bleu impérial et les fourmis (Pierce *et al.* 1987). Les larves de papillons bleus sécrètent une substance sucrée très nutritive pour les fourmis. En retour, les fourmis défendent la larve contre

les attaques des prédateurs. Dans ce système, il est plus bénéfique pour les deux espèces de coopérer, car la larve reçoit une protection qui lui permet d'atteindre le stade de papillon, et les fourmis reçoivent un bénéfice nutritif qu'elles peuvent difficilement retrouver dans une autre alimentation. Les deux espèces obtiennent ainsi un bénéfice plus élevé lorsqu'elles coopèrent, puisque, le cas échéant, la larve aurait un risque élevé de prédation, et les fourmis auraient une mauvaise nutrition (Pierce *et al.* 1987).

Un autre exemple de mutualisme, impliquant les humains, est la relation qui existe entre ceux-ci et les oiseaux indicateurs (Isack & Reyer 1988). Ces oiseaux se nourrissent de la cire qu'ils peuvent récolter dans les ruches d'abeilles. Lorsqu'un indicateur est incapable d'ouvrir une ruche, il guide un humain jusqu'à cette ruche pour que celui-ci l'ouvre. Ainsi, l'humain reçoit le miel, et l'indicateur, la cire. Dans ces interactions, il est plus avantageux pour les deux espèces de coopérer ensemble; sinon, l'humain ne trouverait pas les ruches, et les indicateurs ne pourraient pas se nourrir (Isack & Reyer 1988).

Finalement, un dernier exemple où des espèces évoluent ensemble pour interagir selon le mutualisme est le cas des pollinisateurs (Janzen 1985). Certaines plantes répandent leur pollen facilement, puisque leurs grains sont adaptés pour le transport par le vent, et leurs fleurs sont à proximité les unes des autres. Par contre, pour d'autres, la pollinisation peut être plus difficile, soit parce que les fleurs sont très éloignées les unes des autres soit parce que le vent est très faible. La probabilité que les grains transportés par le vent tombent exactement dans une autre fleur de la même espèce est alors plutôt minime. Or, ces espèces ont développé une relation avec d'autres organismes vivants mobiles, notamment, les insectes (Janzen 1985). En se nourrissant du nectar d'une fleur, ces vecteurs peuvent accumuler du pollen sur leur corps, qu'ils distribuent ensuite pour la pollinisation en visitant d'autres fleurs. La plante obtient conséquemment un bénéfice plus gros, soit la pollinisation, que le coût relié à la production du

nectar. Les insectes reçoivent à leur tour un plus gros bénéfice nutritif lorsqu'ils visitent plusieurs fleurs que lorsqu'ils n'en visitent qu'une (Janzen 1985). Selon cette distribution des gains, il est facile d'identifier le mutualisme comme étant le mécanisme responsable de l'évolution de la coopération dans de telles situations.

1.1.3 Le mutualisme dérivé

Ce type de mutualisme, soit 'byproduct mutualism' en anglais, est utilisé pour expliquer certains cas de coopération entre individus non-apparentés d'une même espèce (Brown 1983). Un concept rattaché à ce mécanisme est la 'pseudoréciprocité', soit l'investissement dans des bénéfices dérivés (Connor 1986, 1995). Cette forme de mutualisme implique l'évolution de la coopération lorsqu'un individu qui ne coopère pas subit un coût immédiat. Les gains, répartis comme dans le mutualisme, peuvent être modélisés selon le jeu des congères (« snowdrift game ») (Sugden 1986) : deux personnes dans une automobile sont bloquées dans un banc de neige. Ils ont le choix de sortir pour pelleter (coopérer), ou de rester au chaud dans l'automobile (ne pas coopérer). Si personne ne sort pour pelleter, les deux restent au chaud, mais finiront par mourir de faim car l'automobile restera immobilisée. Le coût est donc très élevé si les deux individus ne coopèrent pas. Si un des deux sort, le bénéfice est plus élevé, car ils pourront repartir éventuellement. Par contre, le coût est alors plus élevé pour celui qui a pelleté que pour celui qui est resté dans la voiture, car il aura dépensé beaucoup plus d'énergie et aura eu froid. Finalement, les deux personnes obtiennent le bénéfice le plus élevé lorsque les deux sortent, car ils repartiront beaucoup plus rapidement sans trop d'efforts (Sugden 1986). Un prérequis à ce type de coopération est l'effet « boomerang » : une incertitude qui augmente la probabilité qu'un individu ne coopérant pas soit la victime de sa propre trahison (Mesterton-Gibbons & Dugatkin 1992), ce qui diminue sa tentation de tricher.

Un exemple d'évolution de la coopération par le mutualisme dérivé existe chez les espèces qui chassent en groupe, comme les lionnes (Scheel & Packer 1991). Pour que le groupe puisse manger, au moins une lionne doit aller chasser. Par contre, ses chances de réussir lorsqu'elle est seule sont faibles si la proie est grosse ou rapide. Elle chassera donc une plus petite proie qui fournira très peu de nourriture pour chaque lionne du groupe. Cependant, si toutes les lionnes du groupe se joignent à la chasse, elles peuvent obtenir une grosse proie beaucoup plus facilement. De cette manière, chaque lionne aura une plus grosse part à manger (Scheel & Packer 1991).

1.1.4 La sélection de groupe

Ce mécanisme d'évolution de la coopération, encore un peu controversé, implique un plus gros bénéfice pour un groupe ayant plus de coopérateurs relativement à un groupe ayant moins de coopérateurs (Wilson & Sober 1994). Ainsi, plus il y a d'individus qui coopèrent dans un groupe, plus le groupe a un avantage par rapport à un autre dans lequel moins d'individus coopèrent. La coopération peut donc évoluer même si l'acte est coûteux pour celui qui le produit, car il représente un gros bénéfice pour le groupe (Dugatkin 1997).

Cette situation peut être illustrée par l'exemple des cris d'alarme (Dugatkin 2004). Lorsque des individus dans un groupe émettent des cris d'alarme dès qu'ils repèrent un prédateur, ils s'engendrent un coût à eux-mêmes car ils seront repérés plus rapidement par le prédateur. Cependant, leur sacrifice occasionnera un bénéfice général pour le groupe, puisque les autres individus, incluant les autres produisant des cris d'alarme ainsi que ceux qui n'en produisent pas, pourront échapper au prédateur car ils auront été prévenus de sa présence. Ainsi, des groupes ayant plusieurs individus produisant des cris d'alarme ont un avantage sur ceux en ayant moins (Dugatkin 1997). Un autre exemple est celui des reines cofondatrices

(Pollock & Rissing 1984). Chez certaines espèces eusociales de fourmis, les colonies peuvent être fondées par plusieurs femelles apparentées ou non. Lorsque les femelles sont apparentées, on pense à la sélection de parentèle pour expliquer ce phénomène, mais ce mécanisme ne peut pas s'appliquer lorsqu'elles ne sont pas apparentées. Chez ces espèces, qui sont très territoriales, les colonies s'attaquent pour éliminer les colonies voisines. Il a été observé que les colonies comprenant plus d'ouvrières ont plus de succès à éradiquer une autre colonie comportant moins de membres qu'une colonie en comprenant moins, et également que ces colonies ayant plus d'ouvrières comptent plus de cofondatrices (Rissing & Pollock 1987). On explique donc ce phénomène par la sélection de groupe.

Par contre, les prédictions de ces études restent controversées car elles peuvent être mathématiquement traduites en modèles de gène égoïste (selfish gene) (Dugatkin 1997). Cependant, nous ne développerons pas ce point dans ce mémoire, car nous ne nous intéressons pas à ce mécanisme évolutif.

1.1.5 La réciprocité

Le mécanisme qui nous intéresse plus particulièrement est l'évolution de la coopération par réciprocité (Trivers 1971). Ce mécanisme se produit lorsqu'un individu coopère préférentiellement avec un autre ayant préalablement coopéré. Ainsi, les individus alternent le rôle de donneur et receveur. Dans ce cas, coopérer réduit le bénéfice du donneur, mais augmente considérablement celui du receveur. C'est pourquoi on le qualifie d'altruisme réciproque (Trivers 1971). Cinq critères sont requis pour qu'elle puisse avoir lieu : i) les individus concernés ont l'opportunité d'interagir à répétition mais pour un nombre de fois indéterminé, ii) les chances qu'un individu coopère avec un autre peuvent être prédites selon leurs interactions passées, iii) les rôles de donneur et receveur sont alternés fréquemment, iv) les bénéfices à court terme du receveur dépassent les

coûts du donneur, et v) les donneurs peuvent reconnaître et expulser les profiteurs et les tricheurs (Trivers 1971; Wilkinson 1990).

Le meilleur exemple d'altruisme réciproque est celui du partage de nourriture chez les chauves-souris vampires (Wilkinson 1984, 1985, 1988, 1990; Denault & McFarlane 1995). Cette espèce nocturne, qui peut vivre jusqu'à 18 ans, cohabite en groupes généralement très stables comprenant de 8 à 12 femelles adultes peu ou non apparentées et leurs petits (Wilkinson 1984, 1985). Les femelles peuvent cohabiter ensemble jusqu'à une douzaine d'années. Ces chauves-souris se nourrissent de sang qu'elles acquièrent lors de leurs chasses nocturnes quotidiennes (Wilkinson 1984). Généralement, les adultes échouent à acquérir un repas une nuit sur dix, et les petits y échouent une nuit sur trois (Wilkinson 1988, 1990). Ces chiffres sont élevés considérant que ces animaux ne peuvent pas survivre plus de 60 heures s'ils ne se nourrissent pas (Wilkinson 1988, 1990). Ainsi, un système de partage est établi au sein des groupes, dans lequel une chauve-souris ayant réussi à se nourrir lors d'une chasse nocturne va partager son repas de sang avec une ayant échoué. Habituellement, les individus coopèrent préférentiellement avec des parents proches ou des individus non-apparentés s'étant montré coopératifs dans le passé (Wilkinson 1984, 1990; Denault & McFarlane 1995). De plus, les chauves-souris vampires utilisent l'allonettage pour la reconnaissance individuelle et pour déterminer les états récents de l'alimentation des autres (Wilkinson 1986, 1990). Ainsi, elles peuvent détecter les tricheuses et éviter de partager un repas avec elles, ou inversement détecter les individus qui seront les plus susceptibles de partager lors d'interactions futures. La présence de coopération parmi les chauves-souris vampires non apparentées est donc expliquée par l'altruisme réciproque, car tous les critères y sont respectés.

Décrite pour la première fois par Trivers (1971), la réciprocité semblait être la meilleure explication pour résoudre l'énigme de l'évolution de la coopération dans une population d'égoïstes, puisqu'elle présentait une

interaction où trahir est plus avantageux que coopérer. Dans son étude, il est question surtout de réciprocité entre deux individus interagissant à répétition, donc une interaction de dyade. Ainsi, un donneur continue de coopérer lorsque le receveur remet éventuellement la pareille. Le donneur se base ainsi sur son expérience passée avec cet adversaire pour décider s'il continuera d'interagir avec lui dans le futur s'il a réciproqué, ou s'il cessera ces interactions si l'adversaire a trahi, profité. On qualifie ce type d'interactions de réciprocité directe : aide-moi et je t'aiderai (Boyd & Richerson 1989).

Ensuite, l'étude de la réciprocité considère tous les membres d'une population comme étant engagés dans ces interactions. Ainsi est né le concept de réciprocité indirecte, abordé par Trivers (1971) mais défini et décrit pour la première fois par Alexander (1987). Dans ce cas, une interaction de réciprocité directe entre un donneur et un receveur est observée par le reste de la population (Alexander 1987; Boyd & Richerson 1989; Nowak & Sigmund 1998a-b). Cet auditoire accorde un score de réputation à chacun. Lorsqu'un individu est observé en train d'aider un adversaire dans le besoin, son score augmente. Au contraire, lorsqu'il est observé refusant d'aider un adversaire dans le besoin, son score diminue (Nowak & Sigmund 1998a-b, 2005). De cette manière, le donneur n'attend pas de retour du receveur de cette interaction, mais plutôt d'un autre membre de la population conscient de sa bonne réputation : aide-le et je t'aiderai. Les individus vont ainsi coopérer préférentiellement avec d'autres ayant une bonne réputation, même s'ils n'ont jamais interagi avec ces individus auparavant (Alexander 1987; Nowak & Sigmund 1998a-b, 2005). Ils se basent sur les interactions avec les autres, et non sur leurs propres expériences.

Cette forme de réciprocité permet par exemple d'expliquer la persistance de relations de coopération entre poissons-nettoyeurs et poissons-clients (Trivers 1971). Cet exemple est retrouvé chez plusieurs espèces de différents taxons. Dans des stations de poissons-nettoyeurs, les

poissons-clients se font enlever des ectoparasites, bactéries et lambeaux de tissus morts de la bouche ou du corps. C'est ainsi que les nettoyeurs obtiennent la majorité de leur nourriture (Côté 2000). Il en résulte également une meilleure santé pour les poissons-clients. Par contre, chacun retirerait un plus grand bénéfice en trahissant l'autre. Le mucus de l'épiderme du client constitue un plus grand apport nutritif pour le nettoyeur, mais ce mucus est une barrière immunitaire importante pour le client (Grutter 1997). Le nettoyeur pourrait trahir le client et se nourrir de son mucus. Également, les poissons-clients pourraient profiter de la présence du poisson-nettoyeur dans leur bouche pour le manger sans trop d'efforts. Curieusement, les poissons-clients sont en grande majorité des non-prédateurs, se nourrissant d'algues et de plancton. Finalement, comme la majorité des clients sont aussi très mobiles, il est très rare qu'un poisson-nettoyeur interagisse avec le même client à plusieurs reprises. Les poissons-nettoyeurs ont ainsi une très bonne opportunité de trahir leurs clients, mais dans la majorité des stations ce n'est pas le cas (Grutter 1999). On explique donc la persistance des poissons-nettoyeurs à ne pas consommer le mucus de leurs clients par la notion de réputation : le poisson-nettoyeur est observé par d'autres clients. Il est ainsi plus bénéfique pour lui de se restreindre aux ectoparasites et autres éléments indésirables, s'assurant ainsi de toujours avoir une clientèle, plutôt que de se nourrir du mucus d'un client risquant alors de se faire ignorer par les clients potentiels qui observent l'interaction..

L'étude de l'évolution de la coopération nécessite une bonne compréhension des deux types de réciprocité (i.e. directe et indirecte). Notre étude concerne la notion de réciprocité directe, car les cas de coopération observés en nature impliquent généralement des interactions entre quelques individus seulement. Pour pouvoir l'étudier, l'altruisme réciproque a été modélisé selon le célèbre jeu du Dilemme du Prisonnier (DP). Ce jeu est donc l'outil employé pour expliquer l'évolution de la coopération dans une population égoïste par des théories et des modèles

mathématiques (Nowak & Sigmund 1993). Nous expliquerons donc dans la prochaine section en quoi consiste ce jeu.

1.2 Le Dilemme du Prisonnier

La situation du Dilemme du Prisonnier a été décrite pour la première fois par Merrill Flood et Melvin Drescher de la Rand Corporation en 1950 comme un jeu non-coopératif simple pour défier la notion d'équilibre stratégique de Nash (Clements & Stephens 1995). Par contre, il détient son nom du scénario suivant, présenté par Albert Tucker (Poundstone 1992) : deux individus ayant commis un crime ensemble sont interrogés séparément par la police dans l'espoir d'obtenir une confession d'un ou des deux suspects. Chacun a le choix de coopérer (C), c'est-à-dire de ne rien dire, ou de ne pas coopérer (D pour "defect"), c'est-à-dire de faire 'cavalier seul'. Dans ce cas l'individu trahit son complice en le dénonçant aux autorités mais sans avouer sa propre culpabilité. On suppose que la police a suffisamment de preuves circonstanciées pour les condamner chacun à une petite peine de prison (par exemple, un an), même sans confession de l'un ou l'autre. En revanche, si les deux se dénoncent mutuellement, les deux sont condamnés à une peine plus lourde (par exemple, trois ans de prison). Finalement, si seulement un des deux dénonce l'autre, le traître est libre, tandis que son complice est condamné à la plus grande peine (par exemple, cinq ans de prison) (Dugatkin 1997). La distribution des gains dans ce jeu est représentée par la matrice suivante, où les chiffres entre parenthèses représentent des valeurs possibles pour les gains:

		Joueur 2	
		C	D
Joueur 1	C	R(3) S(0)	
	D	T(5) P(1)	

Dans cette matrice, R (reward, récompense pour la coopération mutuelle) représente le gain pour un joueur lorsque les deux joueurs coopèrent, P (punishment, punition de l'égoïste) son gain lorsqu'aucun des deux ne coopère, T (temptation, la tentation de l'égoïste) son gain lorsqu'il ne coopère pas tandis que l'autre joueur coopère, et S (sucker, salaire de la dupe) son gain lorsqu'il coopère tandis que l'autre joueur ne coopère pas (Axelrod & Hamilton 1981; Axelrod 1984).

Pour pouvoir qualifier une situation de DP, il faut que les valeurs des gains soient distribuées de manière à ce que $T > R$, $P > S$ et $R > P$. De plus, il faut que $2R > 2(T+S)$ (Axelrod & Hamilton 1981; Axelrod 1984). Ces inégalités impliquent qu'il est toujours plus avantageux pour un individu de ne pas coopérer, et ce quelle que soit la tactique adoptée par l'autre joueur. Les deux joueurs devraient donc systématiquement employer cette tactique, et l'on devrait par conséquent toujours observer de la trahison mutuelle. Par contre, il existe un dilemme puisque la coopération mutuelle est plus avantageuse que la trahison mutuelle. En conséquence, si les interactions sont répétées, la coopération est tout de même plus avantageuse lorsque les deux joueurs coopèrent à toutes les interactions (et ainsi reçoivent le gain R à chacune) que s'ils échangent les rôles de coopérant et traître (et ainsi reçoivent le gain T et S en alternance), ce qui correspond à la quatrième inéquation. Par conséquent, la stratégie la plus rentable à long terme est la coopération mutuelle.

Comme vu précédemment, c'est avec Trivers (1971) que l'altruisme réciproque a vu ses débuts pour expliquer comment la coopération peut évoluer lorsque les individus concernés ne sont pas apparentés. Mais c'est avec Axelrod et Hamilton qu'il a vraiment pris de l'importance, et qu'il est devenu le mécanisme le plus convoité pour expliquer l'évolution de la coopération. C'est en effet dans leur article de la revue scientifique *Science* (Axelrod & Hamilton 1981) et dans son livre (Axelrod 1984) que les auteurs ont démontré comment le modèle pouvait être utilisé pour cette explication,

et les principales stratégies qui doivent être utilisées pour atteindre le but ultime. C'est donc sur ces études que les scientifiques se basent pour résoudre l'énigme de l'évolution de la coopération dans une population qui a intérêt à être égoïste.

Dans cette analyse, les auteurs identifient les stratégies évolutivement stables (SÉS) utilisées dans le DP. Une SÉS est une stratégie qui, lorsque répandue dans toute la population, cesse toute évolution dans celle-ci, car aucune modification stratégique ne peut être favorisée par la sélection naturelle (Maynard Smith 1984). Aucune autre stratégie ne peut donc envahir cette population, car elle ne peut pas faire mieux que la SÉS. Ainsi, les auteurs nomment 'Toujours Seul' (Always Defect, All-D), soit de trahir à chaque tour peu importe le comportement de l'adversaire, la SÉS lorsque les individus se rencontrent une seule fois ou pour un nombre d'interactions déterminé. Puis, ils ont établi, à l'aide de tournois informatiques et de modèles mathématiques, que lorsque les individus se rencontrent à répétition (donc sont dans un Dilemme du Prisonnier itéré, DPI) mais, cette fois, pour un nombre d'interactions indéterminé, la stratégie faisant le meilleur score est appelée Donnant Donnant (Tit-for-Tat, TFT) (Axelrod & Hamilton, 1981; Axelrod 1984). Un individu utilisant cette stratégie coopère lors de la première interaction, puis, dans les subséquentes, copie ce que l'adversaire a fait à l'interaction précédente.

Cette stratégie reflète bien l'altruisme réciproque, car la coopération est toujours rendue à l'interaction suivante. De plus, TFT est dite une stratégie fondamentalement gentille, car l'individu coopère lors de la première rencontre, vindicative, car il se venge s'il est trahi, et clément, car il pardonne immédiatement lorsque l'adversaire coopère (Axelrod 1984). Cette stratégie utilisée dans le DPI est donc l'outil de base pour étudier l'évolution de la coopération dans une population égoïste (Nowak & Sigmund 1993). Cette SÉS permet à la coopération d'émerger lorsqu'au moins deux individus utilisant TFT peuvent se rencontrer et ainsi envahir

une population (Axelrod & Hamilton 1981; Axelrod 1984). Elle se montre également robuste et stable, permettant de maintenir la coopération dans cette population (Axelrod & Hamilton 1981; Axelrod 1984). Par contre, une condition doit s'appliquer pour que ces prédictions soient vraies, c'est-à-dire que les individus doivent se rencontrer un nombre de fois suffisamment élevé, et doivent avoir une certaine certitude qu'ils rencontreront à nouveau le même adversaire (ce que les auteurs ont nommé le paramètre ω : la probabilité de se rencontrer à nouveau) (Axelrod & Hamilton, 1981).

Cet article a donc été le point de départ pour une série d'études sur ce mécanisme d'évolution de la coopération. Plusieurs auteurs ont tenté d'apporter des changements au modèle de base pour améliorer son réalisme. Ainsi, plusieurs publications mettent au défi les prédictions d'Axelrod et Hamilton, et tentent de trouver de nouvelles stratégies qui seraient meilleures que TFT. Bien que la théorie soit très poussée dans l'étude de l'altruisme réciproque, les études empiriques constituent une grosse lacune quant à l'avancement de notre compréhension. Effectivement, peu d'études ont été entreprises pour tester les prédictions. Et celles existantes rendent les prédictions peu convaincantes. La prochaine section discutera donc l'avancement de la théorie et les problèmes des études empiriques.

1.3 Depuis Axelrod et Hamilton (1981)

1.3.1 La théorie

Les études théoriques se sont suivies pour tenter d'apporter des améliorations au modèle de 1981, pour corriger ses failles et le rendre plus réaliste. Plusieurs facteurs ont été proposés et incorporés au modèle, rendant ainsi l'usage de TFT moins approprié. En effet, à mesure qu'on ajoute des facteurs, on trouve aussi de nouvelles stratégies qui sont plus adéquates et semblent mieux réussir. Nous aborderons ici les facteurs qui

nous semblent les plus pertinents pour l'utilisation des modèles dans un contexte naturel.

Dans le modèle d'Axelrod et Hamilton (1981), les individus sont considérés comme parfaits, ne faisant jamais d'erreurs, et utilisant parfaitement une stratégie pure comme TFT. Certains étudient donc la possibilité que les joueurs soient imparfaits, qu'ils puissent faire des erreurs lors de l'interprétation du choix de l'adversaire ou lors de leur propre choix (Boyd & Lorberbaum 1987; Boyd 1989; Nowak 1990; Nowak & Sigmund 1992; Nowak & Sigmund 1993; Stephens *et al.* 1995; Lorberbaum *et al.* 2002). Les modèles qui incorporent un tel risque d'erreur de la part des joueurs prédisent que TFT n'est alors plus la meilleure stratégie, car si un des individus fait une erreur et trahit au lieu de coopérer, il s'en suivra une série de C et D en alternance (Nowak 1990). Les joueurs reçoivent ainsi un plus petit gain que lorsqu'ils ne font pas d'erreur. La faille majeure de TFT est donc qu'elle ne permet pas de corriger les erreurs. Plusieurs stratégies ont été décrites se voulant plus efficaces, plus stables que TFT lorsque des erreurs peuvent survenir. Ces stratégies sont : i) Donnant Donnant Susplicieux (Suspicious Tit-for-Tat, STFT) qui commence en trahissant au lieu de coopérer (Boyd & Lorberbaum 1987), ii) Un Oeil Pour Deux Yeux (Tit-for-2-Tats, TF2T) qui copie la trahison seulement lorsqu'elle est choisie deux fois de suite par l'adversaire (Boyd & Lorberbaum 1987), et iii) Donnant Donnant Généreux (Generous Tit-for-Tat, GTFT) qui copie la trahison avec un certain taux d'échec, et qui semble conséquemment être la meilleure stratégie décrite (Nowak & Sigmund 1992). Ces stratégies, dites mutantes, sont ainsi plus permissives quant aux erreurs, et en bout de ligne, sont plus stables que la stratégie TFT pure.

Par contre, c'est en 1993 que Nowak & Sigmund décrivent, selon eux, la meilleure SÉS lorsque les erreurs sont permises dans le DPI. Cette stratégie, appelée Pavlov, se base sur le principe de gagne-reste/perd-change. En d'autres mots, elle suggère de garder le même choix lorsque celui-ci rapporte un gros gain, donc T ou R, mais de changer lorsqu'il

rapporte un petit gain, donc P ou S. Ainsi, les individus utilisant cette stratégie coopèrent après R et P, et trahissent après T et S. Pavlov est une meilleure stratégie que TFT car elle permet de corriger les erreurs et d'exploiter les coopérateurs inconditionnels pour ne pas qu'ils se fixent dans une population, ce qui permettrait conséquemment la fixation de traîtres inconditionnels (Nowak & Sigmund 1993). Par contre, elle requiert plus de capacités cognitives, car elle se base non seulement sur le choix précédent de l'adversaire, comme TFT, mais également sur son propre choix précédent (Nowak & Sigmund 1993). Cette stratégie est, depuis ce temps, devenue aussi importante dans les études que TFT, et son mécanisme est considéré comme l'explication la plus probable de l'évolution de la coopération entre individus non-apparentés par altruisme réciproque.

Par la suite, plusieurs auteurs ont proposé de différencier les jeux simultanés des jeux alternés (Boyd 1988; Nowak & Sigmund 1994; Frean 1994). Dans un jeu simultané, les individus font leur choix en même temps, c'est-à-dire au même moment au courant d'une seule interaction, tandis que dans un jeu alterné, les joueurs font leur choix un après l'autre, c'est-à-dire lors de deux interactions consécutives, ou à l'intérieur d'une même interaction mais à deux moments différents (Boyd 1988; Nowak & Sigmund 1994; Frean 1994). En faisant cette distinction, ils déterminent que le DP alterné est un meilleur modèle de l'altruisme réciproque, se rapprochant plus des exemples de partage de nourriture chez les chauves-souris vampires et de l'inspection de prédateurs chez les poissons. Effectivement, dans le système des chauves-souris, les individus font leur choix en alternance, au cours d'interactions consécutives, et non lors d'une même interaction (Wilkinson 1984). Par exemple, une chauve-souris choisit de partager son repas avec un individu une nuit, mais le receveur pourra exercer son choix seulement lorsque le donneur aura à son tour besoin d'aide. Similairement, dans les interactions lors de l'inspection de prédateurs, les poissons vont faire leur choix lors d'une même interaction, mais l'un après l'autre. Ainsi, un individu peut coopérer, donc s'approcher,

après qu'il ait vu que son adversaire s'est lui-même rapproché. Ce système sera décrit plus précisément dans la partie des études empiriques. Selon cette classification, on trouve que la meilleure stratégie n'est pas la même pour le DP simultané et le DP alterné. Il a été démontré que Pavlov est la meilleure stratégie pour le DP simultané, et GTFT pour le DP alterné (Nowak & Sigmund 1994; Frean 1994; Wedekind & Milinski 1996).

Une autre amélioration apportée par certains auteurs est la considération que les individus peuvent utiliser différents degrés de coopération, au lieu d'être dans une situation de tout ou rien comme dans le DPI classique (Roberts & Sherratt 1998; Killingback *et al.* 1999; Killingback & Doebeli 2002; Roberts & Renwick 2003; Van den Bergh & Dewitte 2006). Par exemple, une chauve-souris peut choisir de partager seulement une petite partie de son repas avec son prochain, comme elle peut en partager une grande partie. On surnomme cette situation 'Dilemme du Prisonnier continu'. L'étude des stratégies optimales dans cette situation est analogue à celle du DPI classique, c'est-à-dire qu'on établit d'abord des SÉS lorsqu'on ne considère pas que l'erreur est possible et lorsqu'un joueur considère seulement le choix précédent de son adversaire, et ensuite des auteurs ont incorporé les erreurs et le choix précédent de l'individu même. Ainsi, la stratégie Soulever les Enjeux (Raise-the-Stakes, RTS) est établie comme SÉS lorsqu'on n'inclut pas la notion d'êtres imparfaits (Roberts & Sherratt 1998; Roberts & Renwick 2003; Van den Bergh & Dewitte 2006). Dans cette stratégie, les joueurs vont augmenter la valeur de leur coopération à mesure que l'adversaire l'accote ou la dépasse. Comme TFT, cette stratégie se base seulement sur les choix précédents de l'adversaire. Éventuellement, on tient compte de la nature imparfaite des joueurs, et on intègre donc une SÉS se basant de plus sur son propre choix précédent, comme Pavlov (Killingback & Doebeli 2002). Conséquemment, cette SÉS l'emporte sur RTS, comme Pavlov sur TFT, donc on considère son mécanisme comme l'explication la plus probable pour l'évolution de la

coopération entre individus non-apparentés par altruisme réciproque lorsque les gains sont continus (Killingback & Doebeli 2002).

Finalement, le dernier facteur important pour améliorer le réalisme du modèle du DPI est de permettre aux individus de choisir leur adversaire (Noë 1990; Bull & Rice 1991; Noë & Hammerstein 1994, 1995; Hammerstein 2002; Hruschka & Henrich 2006; Barclay & Willer 2007). Ainsi, les conditions se rapprochent davantage de celles existant lors d'une interaction pouvant être observée en nature. Effectivement, une interaction se déroule normalement en trois phases : la phase associative (le choix de l'adversaire), la phase coopérative (le choix de coopérer ou non fait par chaque individu), et la phase allocative (l'échange d'information et la division des gains, entraînant le marchandage) (Noë 1990). Habituellement, le DP inclut seulement la deuxième étape, forçant les individus à jouer avec un adversaire non choisi, et ne permettant pas l'échange d'information (Noë 1990). Ainsi, en permettant aux joueurs de choisir leur adversaire, les interactions dans le DPI s'apparentent plus à une interaction naturelle. On s'attend donc à ce qu'un joueur choisisse un adversaire avec lequel il partage un lien quelconque, ou un individu qui s'est montré coopératif lors d'interactions passées (Noë 1990; Noë & Hammerstein 1995).

Ainsi, la coopération pourrait évoluer si les individus concernés sont interdépendants, même s'il n'y a pas de réciprocité (Roberts 2005). Ceci est expliqué par des conséquences secondaires existantes lorsque l'altruiste a un intérêt qui le relie à l'autre (Dugatkin 2002; Roberts 2005). Cet intérêt peut être l'apparement (le plus connu), ou encore la probabilité de réciprocité. Le fait d'être altruiste envers l'adversaire renforce la probabilité de ce dernier à réciproquer, car sa survie est augmentée par l'acte du donneur, et peut de plus encourager une réponse coopérative de la part du receveur (Roberts 2005). L'interdépendance peut aussi représenter une obligation qui relie les deux joueurs. Donc si un joueur ne gagne pas assez dans les interactions, son mauvais état a des répercussions sur l'état de son adversaire (Roberts 2005). On peut prendre l'exemple de symbiose

entre les fourmis et la larve de papillon mentionnée précédemment pour illustrer cette interdépendance. Les fourmis ont intérêt à préserver la qualité de la larve de papillon pour qu'elles-mêmes en profitent. La tentation de tricher est donc faible. Cette interdépendance est aussi connue sous le nom de fidélité du partenaire (*partner fidelity*) (Bull & Rice 1991; Sachs *et al.* 2004).

L'affinité entre les deux adversaires pourrait aussi influencer les stratégies utilisées par les joueurs (Hruschka & Henrich 2006; Majolo *et al.* 2006). Cette affinité peut être vue comme de l'amitié. Un ami est ainsi un individu en qui on peut avoir confiance, donc avec lequel on aura plus tendance à coopérer. De cette manière, de tels liens peuvent être établis entre certains individus lorsqu'ils ont eu de bonnes interactions dans le passé. Or, si les joueurs peuvent choisir leur adversaire, ils choisiront ces individus avec lesquels ils partagent des liens, c'est-à-dire des individus qui se sont montrés coopératifs dans le passé. La coopération serait donc plus probable entre des individus partageant une affinité qu'entre individus ne se connaissant point (Majolo *et al.* 2006). Comme un joueur ne peut pas prévoir le comportement d'un adversaire inconnu, il aura plus tendance à être méfiant pour éviter de se faire duper (Majolo *et al.* 2006). L'affinité est donc une autre explication possible quant à l'existence de la coopération.

Nous avons ici présenté une partie de toutes les théories existantes pour expliquer comment la coopération peut évoluer dans une population lorsqu'il est plus avantageux de trahir. Chaque théorie essaie de rapprocher le modèle basal à la réalité. Par contre, très peu d'études empiriques ont été entreprises relativement au nombre de théories proposées. Ainsi, toutes ces prédictions n'ont pas d'appui empirique.. C'est la raison pour laquelle l'étude de la coopération demeure controversée, puisque personne ne peut démontrer que les théories sont applicables en nature. Nous présenterons ici les études empiriques les plus importantes et leurs failles.

1.3.2 Les études empiriques

Même si tous les auteurs sont d'accord pour affirmer que la coopération est commune en nature, très peu d'exemples d'altruisme réciproque font l'unanimité quant à leur crédibilité. Des exemples les plus connus, nous retrouvons le contrôle mutuel lors de la reproduction coopérative chez les hirondelles bicolores, les séquences de nettoyage chez les impalas, l'inspection de prédateurs chez les poissons, et le partage de nourriture chez les chauves-souris vampires. Par contre, seulement le dernier exemple est majoritairement accepté. Les autres sont plus ambigus.

Chez les hirondelles bicolores, certains individus se reproduisent, et d'autres ne se reproduisent pas au courant d'une saison de reproduction. Ces derniers peuvent fréquemment visiter les nids des reproducteurs (Lombardo 1985). Dans de telles interactions, les reproducteurs peuvent soit tolérer le visiteur (donc coopérer), soit le chasser (donc trahir). Pareillement, les visiteurs peuvent soit tolérer les parents, soit les agresser et attaquer leur nid (Lombardo 1985). On peut donc définir les gains comme suit : R, les parents et le visiteur se tolèrent. Les parents profitent ainsi de la présence du visiteur pour la défense du nid et peuvent consacrer plus de temps à la reproduction. Le visiteur profite de l'information qu'il peut acquérir sur les qualités d'un bon site de nidification. P, les parents chassent le visiteur, et le visiteur attaque les parents et le nid. Dans ce cas, les parents dépensent beaucoup de temps à la défense de leur nid, mais ne perdent pas toute leur portée. Le visiteur, lui, diminue le nombre de compétiteurs, mais n'acquiert pas de site de nidification. S, les parents tolèrent le visiteur, le visiteur attaque les parents et leur nid. Les parents perdent leur portée et leur site de nidification. Le visiteur élimine plusieurs compétiteurs, et acquiert un site de nidification pour la prochaine saison. T, les parents chassent le visiteur, le visiteur n'attaque pas. Les parents éliminent le risque de perdre leur portée et gardent leur site de nidification. Le visiteur ne diminue pas la compétition, et n'acquiert pas de site de nidification. Ainsi, ce système semble respecter les inégalités du DP

(Lombardo 1985). De plus, ces sujets rencontrent les critères requis pour pouvoir utiliser TFT : ils préfèrent se reproduire en groupe, garantissant des interactions répétées avec les mêmes individus, et ils peuvent se reconnaître, donc peuvent punir les tricheurs. De plus, en observant leur comportement, les parents hirondelles bicolores semblent employer une stratégie s'apparentant à TFT, puisqu'ils se montrent tolérants à la première rencontre, puis restent ainsi si le visiteur se montre docile, mais le chassent s'il se montre agressif (Lombardo 1985).

Un autre exemple possible d'altruisme réciproque en nature serait le nettoyage mutuel chez les impalas (Hart & Hart 1992; Mooring & Hart 1992). À tour de rôle, deux individus vont s'échanger des séquences pendant lesquelles un individu nettoie l'autre à l'aide de ses dents ou de sa langue pour le débarrasser d'ectoparasites au cou. Ce nettoyage est très bénéfique pour la santé d'un individu, notamment pour son poids et ses habiletés compétitives, et puisqu'il ne peut pas se nettoyer lui-même, il doit se fier sur un autre pour le faire (Hart & Hart 1992; Mooring & Hart 1992). Les individus vont donc s'échanger ces séquences jusqu'à ce qu'ils soient suffisamment débarrassés de leurs ectoparasites, soit de 6 à 12 échanges. Ce système rencontre aussi certains critères de TFT, car une séquence entre deux individus garantit des interactions répétées, et les individus peuvent également se reconnaître et éviter d'interagir avec des tricheurs, c'est-à-dire des individus qui se font nettoyer mais ne nettoient pas en retour. De plus, les gains semblent conformes aux inégalités du DP si on les définit comme suit : R, les deux s'échangent de longues séquences de nettoyage, donc leur charge d'ectoparasites est suffisamment diminuée. P, les deux s'échangent très peu de séquences, donc leur charge est à peine diminuée. T, un individu laisse l'autre lui donner de longues séquences, mais sans les retourner. Ainsi, sa charge est considérablement diminuée, sans qu'il ne dépense de temps et d'énergie à nettoyer l'autre. S, un individu nettoie considérablement l'autre, sans se faire nettoyer en retour. Ainsi, il dépense beaucoup d'énergie dans le nettoyage de son adversaire,

mais sa charge reste la même (Hart & Hart 1992; Mooring & Hart 1992). Dans ce système, les individus semblent utiliser TFT, puisqu'ils vont commencer obligatoirement des séquences de nettoyage avec un adversaire, et vont ensuite accoter les séquences reçues par cet adversaire.

L'inspection de prédateurs (Pitcher *et al.* 1986) est un comportement bien étudié et décrit chez les épinoches (Milinski 1987) et les guppies (Dugatkin 1988, 2004). Les individus inspectent en s'approchant peu à peu du prédateur pour acquérir de l'information sur la nature de celui-ci, sa position exacte et ses intentions. Par contre, les poissons sont plus audacieux lorsqu'ils sont accompagnés que lorsqu'ils sont seuls. La séquence de comportement lors de l'approche du prédateur semble donc suivre une stratégie s'apparentant à TFT, puisque qu'un individu va continuer d'avancer si l'autre avance aussi, cessera si l'autre n'avance pas, et recommencera si l'autre recommence également à avancer. Un individu gagne à s'approcher le plus possible, acquérant ainsi plus d'informations, mais il risque sa vie à mesure qu'il le fait (Dugatkin 1992; Milinski *et al.* 1997). Les gains peuvent donc être définis comme suit : R, les deux continuent d'avancer également jusqu'à ce qu'ils soient assez près pour obtenir suffisamment d'informations, ou jusqu'à ce que le prédateur les attaque. P, les deux restent éloignés du prédateur, acquérant ainsi très peu d'information. T, un individu reste en arrière tandis que l'autre avance. Ainsi, il acquiert l'information de l'autre, puisque l'information collectée est transmise dans la population (Magurran & Higham 1988), mais sans le risque de se faire attaquer par le prédateur. S, un individu s'approche du prédateur, plus près que s'il était seul, mais moins près que si l'autre suivait, tandis que l'autre reste en arrière. Il a ainsi un énorme risque de se faire attaquer par le prédateur, et ce, sans y avoir gagné beaucoup d'information (Milinski 1987). Ainsi, on peut qualifier cette situation d'altruisme réciproque lors du DPI, si on considère chaque séquence de mouvement lors d'une inspection comme une seule interaction.

L'exemple le plus accepté d'altruisme réciproque en nature est le partage de nourriture chez les chauves-souris vampires, comme expliqué précédemment. Dans cette situation, les gains sont distribués comme suit : R, les deux individus partagent leur repas lorsque l'autre a échoué à s'en procurer un. Ainsi, le risque de mourir est faible, car elles seront toujours nourries, même si seulement d'une partie du repas lorsqu'il y a interaction et partage. P, les deux chauves-souris ne partagent pas leur repas avec l'autre. Elles risquent donc de mourir si elles échouent de se nourrir durant deux nuits consécutives. T, une chauve-souris profite de la générosité de son adversaire lorsqu'elle échoue, mais ne rend pas le service lorsque l'autre est en besoin. Ainsi, elle ne risquera jamais de mourir, puisqu'elle sera toujours nourrie, et n'aura jamais à partager son repas. S, un individu partage son repas lorsque l'autre est en besoin, mais ne reçoit pas le même don lorsqu'elle échoue à s'alimenter durant une nuit. Ainsi, le risque de mourir est le plus élevé, car elle ne doit pas échouer deux nuits consécutives, et gardera seulement une partie de son repas lorsque l'autre est en besoin, puisqu'elle le partagera avec cet individu. En tout, les gains semblent être conformes aux inégalités du PD (Wilkinson 1984). De plus, nous avons déterminé précédemment que la situation des chauves-souris vampires remplissait les conditions pour l'existence de l'altruisme réciproque. Finalement, leur comportement en nature suggère qu'elles utilisent une stratégie s'apparentant à TFT, puisqu'elles vont coopérer avec celles qui coopèrent, et éviteront les tricheurs (Wilkinson 1988).

À première vue, nous pouvons confirmer que tous ces exemples sont conformes au DP. On pourrait donc affirmer que le DP et des stratégies s'apparentant à TFT existent en nature, et qu'ils sont de bons modèles pour étudier l'altruisme réciproque. Par contre, les auteurs refusent d'affirmer ceci, car il est très difficile de déterminer les valeurs exactes des gains impliqués (Clements & Stephens 1995). Ainsi, on ne peut pas être sûrs que les espèces en nature sont soumises à des situations conformes au DP. Les études en laboratoire sont, en conséquence, très importantes pour

l'application des modèles dans un contexte réel, car il est possible dans ces conditions de manipuler les valeurs des gains pour qu'elles soient précises et conformes aux inégalités. Ces études assurent de cette manière que les individus testés sont dans un vrai DP. Ceci a été accompli en mettant les spécimens face à un ordinateur programmé pour jouer une stratégie précise, face à d'autres individus entraînés à utiliser une stratégie déterminée, ou face à des adversaires naïfs. De plus, certaines études ont comparé les résultats obtenus dans le DP avec ceux obtenus dans diverses situations auxquelles les individus étaient soumis, comme le mutualisme. Ces études ont été accomplies avec plusieurs espèces différentes, notamment des rats (Flood *et al.* 1983; Gardner *et al.* 1984), des pigeons (Green *et al.* 1995; Hall 2003), des geais bleus (Clements & Stephens 1995; Stevens & Stephens 2004) et des singes (Chalmeau *et al.* 1997; Melis *et al.* 2006). Par contre, les résultats ne sont pas ceux souhaités.

1.4 La problématique

Ces études en laboratoire ne réussissent pas à observer de la coopération parmi leurs spécimens lorsqu'ils sont soumis à une situation de DPI (Flood *et al.* 1983; Gardner *et al.* 1984; Green *et al.* 1995; Clements & Stephens 1995; Hall 2003). Elles arrivent seulement à observer de la trahison, ou très peu de coopération qui ne se maintient pas, ce qui va à l'encontre des prédictions des modèles. Il existe ainsi un manque entre les modèles et les études empiriques, car on n'arrive pas à valider les prédictions faites selon la théorie. Comme on ne trouve pas de coopération lors d'expériences de DPI, on peut supposer que tous les modèles qui en prédisent sont erronés, ou que l'approche expérimentale est inadéquate. Cette dernière supposition semble peu probable aux yeux des auteurs, car peu importe l'espèce utilisée ou le dispositif utilisé, on obtient toujours les mêmes résultats (Clements & Stephens 1995). L'hypothèse du manque de

répétitions est aussi exclue, puisque les individus pouvaient se rencontrer jusqu'à 1000 fois dans ce jeu lors des expériences, alors que le tournoi de Axelrod et Hamilton en incluait que 200 (Clements & Stephens 1995). Comme il est très difficile de croire que tous les modèles sont erronés, on place donc le blâme sur les capacités des individus à jouer à ce jeu.

Les auteurs supposent que le manque de coopération dans le DPI est causé par une faiblesse dans les capacités cognitives des individus (Hammerstein 2002; Stevens & Hauser 2004). Par contre, la plupart des contraintes cognitives identifiées ne semblent pas être un problème pour les animaux, puisqu'il a été démontré qu'ils étaient capables de reconnaître les autres et de se rappeler de leur réputation, pour ainsi éviter les tricheurs et coopérer préférentiellement avec des individus qui se sont montrés altruistes auparavant (Myrberg & Riggio 1985, Cheney & Seyfarth 1990; Hauser *et al.* 2003). Il a aussi été démontré que certaines espèces sont capables de compter assez précisément lorsque les valeurs sont petites, et estimer lorsqu'elles sont élevées (Boysen & Capaldi 1993). Par contre, les deux contraintes psychologiques qui pourraient le mieux expliquer le manque de coopération dans le DPI sont la mémoire (Hammerstein 2002; Stevens & Hauser 2004) et la dévaluation du futur (Green *et al.* 1995; Stephens *et al.* 1995; Stephens 2000; Stephens & Anderson 2001; Stephens *et al.* 2002; Stevens & Hauser 2004).

Certains auteurs ont suggéré que l'utilisation de stratégies pour l'émergence et le maintien de la coopération requiert une mémoire développée, car, pour les utiliser proprement, les individus doivent se souvenir des choix faits lors des interactions précédentes (Hammerstein 2002; Stevens & Hauser 2004). Ainsi, Pavlov est encore plus difficile à utiliser que GTFT, car les joueurs doivent se souvenir de leur propre choix en plus de celui de l'adversaire (Nowak & Sigmund 1993). Il a en effet été démontré que des humains vont préférentiellement utiliser GTFT lorsqu'ils sont soumis à une autre tâche nécessitant leur attention en même temps qu'ils jouent au DPI (Milinski & Wedekind 1998). Par contre, ils peuvent

utiliser Pavlov si toute leur concentration est portée au jeu. Cet exemple démontre aussi que la mémoire doit être résistante aux facteurs pouvant venir interférer avec elle entre les interactions. Mais avoir une bonne mémoire n'est pas tout, il faut aussi que cette mémoire persiste. Ceci est surtout important en nature, car il peut se découler beaucoup de temps entre deux interactions. Par exemple, dans le cas des chauves-souris vampires, il se passe au minimum une journée entière entre deux échanges de repas (Wilkinson 1984). Ainsi, il ne faut pas que le temps écoulé entre deux interactions excède la capacité des individus à retenir l'information dans leur mémoire. Toutes ces raisons font croire que les animaux ont peut-être des failles quant à leur mémoire pour pouvoir utiliser les stratégies requises pour que la coopération émerge et soit maintenue.

Par contre, cette supposition perd de sa crédibilité si l'on considère l'exemple donné par Axelrod et Hamilton (1981). Ils argumentent qu'un organisme n'a pas besoin d'un cerveau complexe pour utiliser des stratégies conditionnelles. Ils appuient ceci avec l'exemple des bactéries, qui ont une capacité de base à jouer à des jeux tels que le DP. Comme elles sont très sensibles à certains aspects de leur environnement, et que leurs comportements peuvent affecter l'aptitude des autres et réciproquement, elles peuvent ainsi répondre différemment aux comportements des autres organismes dans l'environnement (Axelrod & Hamilton 1981). Conséquemment, même si les interactions et les réponses sont rudimentaires, les bactéries ont développé des adaptations leur permettant de réagir de manière appropriée lors de ces interactions. Ainsi, une faible mémoire ne devrait pas empêcher un organisme de coopérer dans une telle situation, mais seulement limiter la complexité du type de stratégie employée comme réponse lors des interactions (Axelrod & Hamilton 1981).

La deuxième hypothèse repose sur la notion de dévaluation du futur, c'est-à-dire ne pas porter attention à la valeur à long terme (Green *et al.* 1995; Stephens *et al.* 1995; Stephens 2000; Stephens & Anderson 2001;

Stephens *et al.* 2002; Stephens *et al.* 2006). Elle suppose que les animaux ne coopèrent pas car ils préfèrent les gains immédiats aux gains à long terme, même s'ils sont plus petits que ces derniers. Ils accordent une valeur d'escompte aux gains, qui correspond à la perte de valeur par unité de temps (Stephens & Anderson 2001). Des études avec des pigeons montrent en effet que, lorsque exposés à deux gains de valeur différentes avec délais différents, soit un petit gain obtenu rapidement et un gros gain obtenu en plus de temps, les individus vont préférer le premier cas (Rachlin & Green 1972; Ainslie 1974). Cette notion a aussi été testée dans un contexte de DPI avec des geais bleus (Stephens *et al.* 2002; Stephens *et al.* 2006). Dans ces études, les gains étaient accumulés pendant 4 interactions dans la condition où la tentation pour l'immédiat était éliminée (Stephens 2000). Comme les oiseaux devaient de toute manière attendre pour recevoir leur gain, ils n'étaient plus tentés d'opter pour le gain immédiat, et donc coopéraient pour recevoir un plus gros gain à la fin des 4 interactions. Cette notion de préférence pour l'immédiat devient donc un obstacle important face à l'étude de la coopération dans le DPI.

Par contre, des études récentes et ces mêmes études moins récentes sur la préférence pour l'immédiat avec les pigeons démontrent que certaines espèces animales sont capables de prévoir à long terme. Les études avec les pigeons mentionnées précédemment ont également montré qu'ils sont capables de se contrôler pour avoir un meilleur gain dans le futur (Rachlin & Green 1972; Ainslie 1974). Ils s'obligent à ne pas pouvoir choisir le gain immédiat pour éventuellement recevoir le plus gros gain différé. Aussi, des études plus récentes indiquent que des animaux vont planifier pour le futur (Clayton *et al.* 2005; Raby *et al.* 2006; Mulcahy & Call 2006). Un exemple est montré avec des geais buissonniers, qui vont cacher de la nourriture dans leur chambre expérimentale au lieu de l'ingérer entièrement lorsqu'ils savent qu'ils n'en auront pas le lendemain (Clayton *et al.* 2005). La planification à long terme a aussi été démontrée avec des bonobos et des orangs-outans (Mulcahy & Call 2006). Ils vont transporter avec eux des

outils leur permettant d'acquérir la nourriture du dispositif. Ils prennent et amènent ces outils lorsqu'ils doivent sortir de la chambre, et les ramènent lorsqu'ils retournent dans cette chambre où ils peuvent se procurer les aliments. Ils vont encore plus loin que les geais, car ils transportent des objets non comestibles qui n'ont pas d'usage immédiat car ils en auront besoin dans le futur. Cette planification pour le futur est cognitivement exigeante, car elle impose un long délai entre le moment d'accomplir la tâche et de recevoir le gain conséquent (Mulcahy & Call 2006). Mais comme les expériences ont démontré que les humains ne sont pas les seuls animaux à avoir cette faculté, ceci montre que ces individus ne vont pas forcément succomber à la tentation de l'immédiat. Ainsi, cette deuxième hypothèse ne nous semble pas plausible.

Notre tâche lors de cette étude est donc de trouver une nouvelle hypothèse pour expliquer pourquoi les études empiriques ont échoué à observer de la coopération lors du DPI, alors que les études théoriques prédisent qu'elle est la meilleure stratégie à employer.

1.5 Notre hypothèse

Nous croyons que le problème dans les études expérimentales se trouve effectivement au niveau de la perception, mais concerne plutôt une condition critique de l'altruisme réciproque et de la coopération dans le DPI, soit la notion de répétition. Pour que la coopération puisse être la meilleure solution dans le DPI et pour que l'altruisme réciproque puisse exister, il faut que les joueurs aient une certitude qu'ils vont se rencontrer à nouveau dans le futur, ce qui a été défini par le paramètre ω dans les modèles, comme décrit précédemment. Ainsi, si les individus s'attendent à rencontrer le même adversaire à plusieurs reprises, ils seront plus enclins à utiliser de la coopération. Lors des études précédentes, les situations établies en laboratoire pour mimer le DPI n'étaient pas adéquates pour permettre aux

animaux testés de comprendre qu'ils se rencontraient plusieurs fois. Les soumettre à 1000 interactions n'était pas suffisant pour leur faire comprendre qu'ils allaient se rencontrer 1000 fois. Donc les individus, qui ne s'attendaient pas à rencontrer de nouveau leur adversaire, agissaient comme s'ils étaient dans un DP joué une seule fois, ou considéraient chaque interaction comme la dernière, et conséquemment utilisaient la meilleure stratégie dans ces conditions, soit All-D. Ainsi, si les individus sont mis dans une situation où ils vont s'attendre à rencontrer le même adversaire à répétition, ils devraient se montrer un peu plus coopératifs.

La proximité peut devenir un élément important à l'existence d'interactions répétées entre deux individus. Effectivement, vivre à proximité d'un individu pour une longue période augmente considérablement la probabilité de se rencontrer à répétition. Elle permet aussi d'établir des liens sociaux avec cet individu, permettant une bonne relation qui peut être profitable aux deux. Encore une fois, nous pouvons illustrer ceci avec l'exemple des chauves-souris vampires. Les groupes formés sont très stables dans leur composition, c'est-à-dire que les membres qui les forment changent rarement (Wilkinson 1988). Ainsi, un individu appartenant à un groupe, qui habituellement est formé de moins d'une vingtaine d'individus, peut interagir une longue partie de sa vie avec les mêmes voisins. Et comme la probabilité d'interagir est élevée puisqu'elles échouent fréquemment à se nourrir au cours d'une nuit, les chauves-souris sont dans une situation leur garantissant la répétition avec les mêmes adversaires, et c'est pourquoi il leur est favorable de coopérer (Wilkinson 1988). Une alliance peut ainsi être formée avec des voisins stables, des individus avec lesquels on partage des liens sociaux.

Une telle situation pouvant être facilement répliquée en laboratoire est le cas d'un couple monogame. Les membres d'un tel couple ne sont pas apparentés, donc sont conformes à ce prérequis du DP. De plus, les membres formant un couple monogame partagent une affiliation (pair bond), qui correspond à un lien social les unissant (Black 1996). Cette

affinité existe dans de tels couples, car l'effort des deux parents est nécessaire à leur succès reproducteur. Ainsi, ils doivent avoir une bonne relation, une bonne coopération pour en arriver à cette fin. Ce lien social peut être causé par des effets physiologiques tels que des hormones relâchées suite à la copulation, ou des effets comportementaux tels que l'allonnetoyage et la proximité (Black 1996; Insel & Young 2001). Sa durée est très variable; elle peut durer seulement une saison de reproduction, où les individus changent de partenaire à chaque saison, ou peut durer une vie entière, où les individus gardent le même partenaire jusqu'à ce que l'un des deux membres meurt (Black 1996). Quelle qu'elle soit, la durée est tout de même suffisamment longue pour permettre l'occurrence d'interactions répétées. La situation d'un couple monogame semble donc appropriée pour s'assurer que les sujets utilisés lors d'expérimentations s'attendent à rencontrer leur adversaire à plusieurs reprises.

L'objectif de cette maîtrise était donc de tester si des couples monogames, donc des individus ayant développé des liens sociaux durables, coopèrent plus fréquemment que des inconnus lorsqu'ils sont soumis à une situation de Dilemme du Prisonnier Itéré. De plus, nous avons voulu déterminer si ces couples étaient capables de faire émerger de la coopération lorsqu'elle était presque inexistante avant le DPI, ou de la maintenir lorsqu'elle était très élevée. Finalement, nous voulions étudier si les sujets pouvaient utiliser des stratégies particulières.

CHAPITRE 2
MÉTHODOLOGIE

2.1 Général

2.1.1 Sujets

Le modèle biologique choisi pour cette étude était le Diamant Mandarin (*Taeniopygia guttata*). Ces oiseaux semblaient idéaux pour tester notre hypothèse, tout d'abord parce qu'ils sont socialement monogames (Zann 1996). Ainsi, ils développent une affiliation avec leur partenaire. Dans leur cas, cette affiliation est formée très tôt dans la relation, avant même la reproduction (Zann 1996). Par conséquent, nous avons pu éviter l'influence d'un succès, mais surtout d'un échec reproducteur, qui aurait sans doute fait en sorte que les couples n'auraient plus été intéressés à coopérer. De plus, cette affiliation est maintenue tout au long de leur vie et elle se termine seulement lorsqu'un des deux membres meurt, ou que le couple divorce suite à des problèmes de reproduction (Zann 1996). Comme cette espèce vit en moyenne cinq ans, les partenaires ont suffisamment de temps pour avoir des occasions répétées pour des interactions (Zann 1996). Conséquemment, un couple de Diamants Mandarins devrait être plus coopérant que deux inconnus se rencontrant dans la même situation. Finalement, cette espèce se reproduit très bien en captivité et les individus domestiqués ressemblent beaucoup aux espèces sauvages dans leur conformité et leur comportement (Zann 1996).

En tout, quatorze spécimens ont été testés : sept mâles et sept femelles. Tous provenaient de l'élevage de Frédéric Vézina à Saint-Jean-sur-Richelieu. Les individus étaient tous d'âges similaires, mais indéterminés. Par contre, ils étaient assez âgés pour que leur dimorphisme soit très clair, ce qui signifie qu'ils avaient au moins 3 mois au début des expériences. Ils étaient donc sexuellement matures. Leurs couleurs étaient également variables : des sept mâles testés, il y en avait six gris et un isabelle (beige), et des sept femelles testées, il y en avait trois blanches, une grise, une grise panachée, une isabelle et une argentée. Sept couples ont été formés aléatoirement, et chacun résidait dans une cage

visuellement isolée des autres. Aucun matériel de nidification n'était fourni, pour éviter que les oiseaux ne soient tentés de se reproduire. Les sujets étaient nourris d'une préparation commerciale de graines pour pinsons. La salle d'hébergement était gardée en moyenne à une température de 23°C, et était soumise à un cycle de 13 :11 h lumière : noirceur, les lumières s'allumant à 07:00 heures.

2.1.2 Dispositif expérimental

Les oiseaux étaient testés par paires mâle-femelle dans une chambre expérimentale de 63 x 39 x 43 cm divisée en deux compartiments symétriques (Fig. 1). Cette chambre consistait en une boîte de carton enduite d'une peinture émail plastique anti-corrosive, et les compartiments étaient séparés par un grillage en métal, lequel était aussi utilisé pour recouvrir le dessus de la chambre. Ainsi, les oiseaux pouvaient se voir et s'entendre. Le fait qu'ils puissent se voir ne change pas leur comportement lors des expériences. Ceci a été démontré auparavant lors d'une expérience qui ne révéla aucune différence entre les résultats obtenus lorsque des geais bleus ne pouvaient pas se voir et lorsqu'ils le pouvaient (Clements & Stephens 1995). À l'intérieur de la chambre reposait un dispositif à deux leviers et quatre mangeoires, chacune recouverte d'un couvercle transparent. Chaque levier avait, à une extrémité, une mangeoire reposant ainsi à 14cm au-dessus du sol, et à l'autre extrémité, un fil de métal relié à un couvercle recouvrant une mangeoire fixée au sol, sous le levier. L'appareil était fixé au sol au milieu de la chambre expérimentale de manière à ce que deux mangeoires soient accessibles par compartiment, soit une mangeoire haute (celle fixée à l'extrémité d'un levier) et une mangeoire basse (celle fixée au sol, du même côté). Les leviers étaient fabriqués de goujons de bois de 3/16" de diamètre, tandis que les mangeoires et les poutres soutenant les leviers étaient fabriquées de carton épais enduit de la peinture émail. Les couvercles étaient fabriqués de papier

acétate transparent, permettant ainsi aux oiseaux de voir le contenu de la mangeoire. Le tout était fixé sur une planchette de carton très solide, laquelle était fixée au plancher.

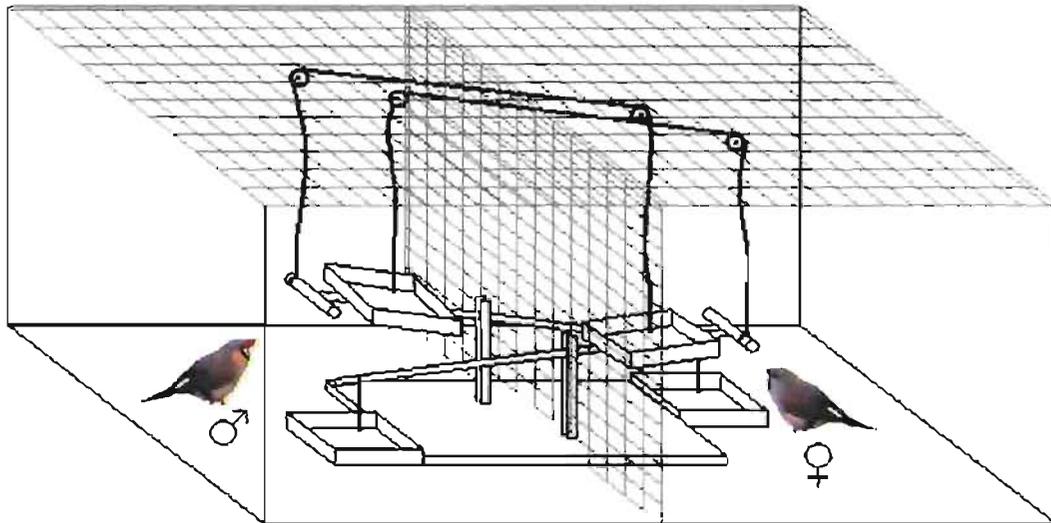


Figure 1. Schéma de la chambre expérimentale séparée en deux compartiments avec le dispositif placé au centre. Les deux oiseaux (un mâle et une femelle) étaient placés chacun dans un des compartiments. Chaque oiseau avait le choix entre une mangeoire haute et une mangeoire basse.

Deux ficelles passant par des poulies fixées au plafond grillagé contrôlaient les mouvements d'ouverture et de fermeture des couvercles. Une première reliait le couvercle d'une mangeoire haute d'un compartiment au perchoir de la mangeoire haute de l'autre, et la deuxième faisait le chemin inverse. Ces ficelles étaient installées pour qu'elles se tendent seulement lorsqu'un des deux oiseaux se posait sur la mangeoire haute. Ainsi, lorsqu'un oiseau se posait sur cette mangeoire, le mouvement du levier actionnait l'ouverture de la mangeoire basse du côté opposé, sans que les mangeoires du premier côté ne s'ouvrent. Par la suite, si l'oiseau de l'autre côté se perchait à son tour à la mangeoire haute de son côté, comme

les ficelles étaient préalablement tendues, le mouvement de ce levier actionnait l'ouverture des mangeoires du côté du premier oiseau ainsi que la mangeoire haute du côté du deuxième oiseau. Ainsi, un oiseau était dépendant de l'autre pour avoir accès à de la nourriture. Celle-ci était distribuée grâce à des tubes de plastique reliés à chaque mangeoire. De cette manière, des gains très précis pouvaient être distribués aux mangeoires appropriées. Finalement, chaque compartiment était muni d'un perchoir de bois supplémentaire placé dans un des coins du compartiment pour éviter que les oiseaux ne soient obligés de rester au sol, ce qui aurait pu augmenter leur niveau de stress, et d'un abreuvoir de plastique pour que les oiseaux aient accès à l'eau en tout temps.

2.1.3 Procédure générale

Lorsqu'un couple n'était pas utilisé pour les expériences, il restait dans sa cage de résidence de 38 x 38 x 48 cm. Lors d'une journée d'expérimentation durant laquelle les oiseaux étaient testés avec leur partenaire social, les couples étaient placés un à la fois dans la chambre expérimentale puis replacés dans leur cage de résidence après un certain nombre de tests. Lors d'une journée d'expérimentation durant laquelle les oiseaux étaient testés avec leur partenaire expérimental, un mâle et une femelle de deux cages différentes étaient placés dans la chambre expérimentale pour la durée des tests, puis replacés dans leur cage respective, où ils retrouvaient leur partenaire social. L'ordre dans lequel les paires étaient testées changeait d'une journée à l'autre, et était déterminé aléatoirement. Durant ces périodes de tests, les oiseaux recevaient de la nourriture selon les gains correspondants aux choix qu'ils faisaient dans la chambre à chaque interaction, aussi nommée tour ou essai. À la fin de la journée, une fois que tous les tests étaient terminés, les oiseaux avaient un accès illimité à de la nourriture dans leur cage de résidence jusqu'à 20:00 pour compléter leur alimentation. À cette heure, les lumières s'éteignaient

pour la nuit. Chaque paire avait une séance de tests le matin après 16h de jeûne, et une période de tests l'après-midi après 4h de jeûne. Ils étaient testés plusieurs jours consécutifs, jusqu'à ce qu'ils aient atteint le seuil critique déterminé pour chaque condition. Ils avaient ensuite une journée de repos avant de recommencer un nouveau traitement.

2.1.4 Procédure essai-par-essai

Le début d'un essai était indiqué par le son d'une clochette. Au son de cette clochette, chaque oiseau faisait un choix de coopérer, en se posant sur la mangeoire du haut, ou de trahir, en se posant sur la mangeoire du bas. La mangeoire du haut représentait la coopération car elle activait l'ouverture des mangeoires du côté opposé, permettant ainsi à l'adversaire de manger. La mangeoire du bas représentait la trahison car elle n'activait rien, donc ne permettait pas à l'adversaire de manger. De cette manière, quatre combinaisons étaient possibles : CC, CD, DC et DD, où C indique la coopération, et D la trahison (defection en Anglais). Comme la première lettre représente le choix du mâle, et la deuxième, celui de la femelle, la combinaison CC était notée lorsque les deux oiseaux se posaient sur leur mangeoire haute, DD lorsque les deux se posaient sur leur mangeoire basse, CD lorsque le mâle se posait en haut et la femelle en bas, et finalement DC lorsque le mâle se posait en bas et la femelle en haut. Les mangeoires étaient peintes d'une couleur différente du reste de la chambre, et cette couleur changeait à chaque fois que la condition changeait. Ainsi, les oiseaux avaient un indice visuel lorsqu'un nouveau traitement débutait, pour les aider à comprendre plus rapidement que les gains avaient changé.

2.1.5 Entraînement

Avant la période de tests, les oiseaux devaient être entraînés pour comprendre le fonctionnement du dispositif expérimental. Cet entraînement

s'étalait sur environ 5 semaines, selon la vitesse à laquelle ils apprenaient. Ils étaient entraînés en couple avec leur partenaire social, pendant une séance le matin et une l'après-midi, chacune d'une durée de 30min à 1h. Cet entraînement se déroulait en plusieurs étapes, pour une habitude graduelle au dispositif, allant d'une forme très simple à la forme la plus complexe utilisée pour la période de tests (voir annexe II pour toutes les formes du dispositif). En tout, sept étapes étaient nécessaires :

Étape 1. Pour le premier contact avec la chambre expérimentale, celle-ci était dépourvue de tout obstacle pouvant blesser les oiseaux qui, à cette étape, étaient terrifiés et volaient frénétiquement. Ainsi, les tubes de plastiques, les ficelles et les couvercles des mangeoires du haut étaient absents. Les oiseaux pouvaient donc se familiariser avec les lieux. De plus, un peu de nourriture était déposée dans les mangeoires hautes seulement, permettant aux oiseaux d'expérimenter l'accès à celles-ci, et de s'habituer au mouvement des leviers. Lorsqu'ils maîtrisaient bien le saut pour se rendre à la mangeoire haute et qu'ils n'avaient plus peur du mouvement de levier résultant de leur poids lorsqu'ils s'y perchaient, les couples passaient à la deuxième étape.

Étape 2. Cette étape permettait aux oiseaux de faire le lien entre le mouvement des leviers et l'ouverture de la mangeoire basse. Pour ce faire, un peu de nourriture était déposée dans seulement une des deux mangeoires hautes, par exemple celle du côté A, et dans la mangeoire basse correspondant au même levier, donc du côté B. Ainsi, l'oiseau du côté B finissait par comprendre que s'il voulait manger, il devait attendre que l'oiseau du côté A soit perché sur sa mangeoire haute. À ce moment, le couvercle s'ouvrait et il avait accès à la nourriture. Lorsque l'oiseau réagissait très rapidement à l'ouverture de la mangeoire basse, le couple passait à l'étape suivante.

Étape 3. Cette étape était identique à la précédente, mais avec les rôles inversés. Ainsi, l'oiseau du côté A finissait par faire le lien à son tour. Une fois que cet oiseau réagissait très rapidement à l'ouverture de la mangeoire basse, un peu de nourriture était placée dans toutes les mangeoires pour que les oiseaux puissent manger peu importe celle choisie. Ainsi, ils ne développaient pas de préférence pour une mangeoire en particulier. Lorsqu'ils étaient à l'aise à manger dans n'importe quelle position, les couples passaient à la suite.

Étape 4. C'était à partir de cette étape que les éléments enlevés commençaient à être replacés, pour augmenter la complexité de la chambre expérimentale. À cette étape, les couvercles des mangeoires du haut et les ficelles étaient rajoutés. Ainsi, les oiseaux devaient faire attention pour ne pas s'emmêler dans ces dernières. Par contre, les couvercles du haut étaient gardés ouverts constamment, pour que les oiseaux se familiarisent avec eux avant qu'ils soient en mouvement. Lorsque les oiseaux étaient à l'aise avec ce nouvel environnement, ils pouvaient passer à la prochaine étape.

Étape 5. Dans cette étape, le mouvement des couvercles du haut était incorporé. Par contre, le couvercle d'une mangeoire du haut s'ouvrait dès que l'oiseau de ce côté s'y perchait. De cette manière, l'oiseau pouvait s'habituer au mouvement du couvercle une fois qu'il était perché à la mangeoire. Lorsqu'ils étaient habitués à ce mouvement, les couples pouvaient poursuivre l'entraînement.

Étape 6. C'est à cette étape que la chambre expérimentale atteignait son niveau de complexité le plus élevé et les couvercles des mangeoires supérieures ne s'ouvraient que lorsque les deux oiseaux y étaient perchés simultanément. De plus, les tubes de plastique étaient ajoutés pour distribuer la nourriture. Ainsi, lorsque les oiseaux terminaient cette étape, ils

avaient une bonne compréhension du mécanisme du dispositif, et étaient à l'aise à se déplacer dans la chambre expérimentale. Il ne leur restait plus qu'à apprendre la signification du son de clochette.

Pour toutes les étapes précédemment décrites, de la nourriture était distribuée dans toutes les mangeoires, sauf si le contraire est mentionné (étapes 2 et 3). De plus, elle était fournie en petites quantités à la fois, pour inciter les oiseaux à retourner plusieurs fois aux mangeoires, leur permettant ainsi d'acquérir de l'expérience dans leurs déplacements.

Étape 7. Pour que les oiseaux établissent le lien entre le son de clochette et le début d'un essai, une méthode de type conditionnement a été utilisée. Au début, une petite quantité de nourriture était distribuée dans toutes les mangeoires dès que la clochette était sonnée. Lorsque les oiseaux commençaient à réagir à ce son, le délai entre ce dernier et la distribution de la nourriture était graduellement allongé, jusqu'à ce que les oiseaux réagissent presque instantanément au tintement. À ce moment, la nourriture était distribuée seulement dans la mangeoire choisie par l'oiseau, et seulement une fois qu'il y était perché. La quantité de graines distribuée était la même, peu importe le choix de l'oiseau, et peu importe le choix de son ou sa partenaire. Ainsi, les oiseaux ne développaient pas de préférence pour une mangeoire en particulier. Une fois que les couples avaient compris la fonction du son de clochette, ils étaient prêts pour la période de tests.

2.2 Expériences préliminaires

Nous avons effectué des expériences préliminaires du 5 au 31 juillet 2006 pour déterminer si les oiseaux avaient suffisamment de capacités cognitives pour réagir différemment aux différents traitements, et pour tester plus précisément s'ils étaient capables d'ajuster leur comportement pour

qu'il soit le plus rentable dans une situation donnée. Nous n'avons pas utilisé ces données pour faire des tests statistiques.

2.2.1 Sujets

Pour cette partie, nous avons utilisé 3 femelles et 3 mâles âgés d'environ 3 mois. Nous avons deux mâles gris (#57 et #59), un mâle isabelle (#60), et trois femelles blanches (#52, #53 et #55). Ils n'ont pas été mis en couple avant de commencer l'entraînement, donc les mâles et femelles étaient gardés dans deux cages unisexes séparées et visuellement isolées.

2.2.2 Procédure générale

Lorsqu'ils commencèrent la première semaine d'entraînement, les oiseaux changeaient d'adversaire à chaque jour, pour déterminer s'ils avaient plus d'affinités avec certains individus qu'avec d'autres. Après cette première semaine, nous avons pu déterminer les meilleures paires, et les oiseaux complétèrent le reste de leur entraînement avec leur futur partenaire social. C'est seulement à la fin de l'entraînement qu'ils ont été mis en couple, chacun ayant sa propre cage visuellement isolée des autres. Les couples ainsi formés étaient les suivants : couple 1 (femelle #52 et mâle #59), couple 2 (femelle #53 et mâle #57), et couple 3 (femelle #55 et mâle #60). L'entraînement se déroula du 29 mai 2006 au 4 juillet 2006.

2.2.3 Manipulations expérimentales

Comme les expériences préliminaires ont été effectuées pour déterminer si les oiseaux étaient capables de discerner entre différents gains et entre différents traitements, nous avons utilisé trois matrices de gains : la matrice du Mutualisme (M), une matrice que nous avons

urnommée de Trahison (TR), et la matrice du Dilemme du Prisonnier (DP). Dans la matrice dite de Trahison, les gains étaient distribués de manière à ce que la meilleure solution soit la trahison mutuelle. Elle était employée pour contrôler pour un biais possible dans la préférence des mangeoires. Ainsi, les gains des trois matrices étaient distribués comme suit,

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

Les deux premières matrices, soit M et TR, qui sont simples à comprendre, devaient générer des résultats évidents. Ainsi, nous pouvions conclure que les oiseaux avaient compris la distribution des gains de ces deux matrices s'ils utilisaient ultimement la coopération mutuelle dans le traitement M et la trahison mutuelle dans le traitement TR. Puis, en observant la réaction des sujets dans la matrice DP, nous pouvions déterminer le meilleur ordre des matrices pour les manipulations éventuelles.

Lors des expériences préliminaires, les couples ont été testés dans les traitements selon l'ordre suivant : M – DP – TR – DP – M. De plus, en testant les oiseaux soit avec leur partenaire social (s), soit avec un partenaire expérimental (e), nous pouvions observer s'ils agissaient pareillement dans les traitements, peu importe l'adversaire. Ainsi, ils ont été testés dans les trois premières conditions avec leur partenaire social, puis dans les deux dernières avec un partenaire expérimental qui était un individu de sexe opposé avec lequel ils n'avaient jamais été en contact auparavant, soit le partenaire d'un autre oiseau. Un sujet avait toujours le même individu comme partenaire expérimental, puisque nous soumettions les oiseaux à une situation de DPI, donc ils devaient rencontrer le même adversaire à répétition. La séquence finale était donc la suivante : Ms – DP_s – TR_s – DP_e – Me. Les sujets étaient testés dans une condition jusqu'à ce qu'on puisse observer un changement adéquat dans leur comportement,

par exemple atteindre un haut niveau de coopération mutuelle dans M et un haut niveau de trahison mutuelle dans TR.

2.3 Expériences principales

Si les oiseaux avaient démontré dans les expériences préliminaires qu'ils avaient des capacités cognitives suffisantes pour utiliser les meilleures stratégies selon les situations données, c'est-à-dire la coopération mutuelle dans M et la trahison mutuelle dans TR, nous pouvions passer aux expériences principales. Cette deuxième partie a été exécutée du 26 septembre 2006 au 31 octobre 2006.

2.3.1 Sujets

Pour cette partie, nous avons utilisé 4 femelles et 4 mâles d'environ 7 mois, soit des sujets différents des expériences préliminaires. Nous avons 4 mâles gris (#12-15, #14-18, #31-36 et #39-40), une femelle grise (#34), une femelle grise panachée (#42), une femelle isabelle (#18) et une femelle argentée (#10).

2.3.2 Procédure générale

Contrairement à la partie des expériences préliminaires, nous avons formé des couples quelques jours avant de commencer l'entraînement, pour qu'ils aient le plus de temps possible pour établir une affiliation avant de commencer la prise de données. Comme précédemment, chaque couple était gardé dans une cage visuellement isolée des autres. De plus, chaque oiseau avait été entièrement entraîné avec son partenaire social comme adversaire pour éviter qu'un changement vienne interférer avec la vitesse de leur apprentissage. Les couples formés étaient les suivants : couple 1

(femelle #34 et mâle #12-15), couple 2 (femelle #42 et mâle #39-40), couple 3 (femelle #18 et mâle #14-18) et couple 4 (femelle #10 et mâle #31-36). Les couples ont été formés de manière aléatoire, et tous étaient réussis (i.e. tous les oiseaux ont montré des comportements d'affiliation). L'entraînement se déroula du 29 août 2006 au 22 septembre 2006.

2.3.3 Manipulations expérimentales

Pour les manipulations, nous avons utilisé seulement 2 matrices, soit M et DP, selon la séquence DP – M – DP. Les sujets étaient testés selon cette séquence d'abord avec leur partenaire expérimental, soit le partenaire social d'un autre oiseau, puis avec leur partenaire social. Encore une fois, un sujet conservait le même partenaire expérimental pour tous les tests de cette condition. Cette séquence nous permettait de déterminer si la coopération pouvait émerger lors de la première condition de Dilemme du Prisonnier alors qu'elle n'était pas le comportement dominant, ou être maintenue après le Mutualisme. Elle nous permettait aussi d'éliminer l'utilisation de la matrice de Trahison, n'ayant plus de fonction. Cette fois-ci, une condition se terminait lorsqu'une fréquence de coopération mutuelle ou de trahison mutuelle de 90% ou plus était atteinte et maintenue pour au moins deux séances consécutives.

CHAPITRE 3

RÉSULTATS

3.1 Expériences préliminaires

Lorsque les oiseaux avaient comme adversaire leur partenaire social, ils ont atteint un très haut niveau de coopération mutuelle dans le traitement du mutualisme (Fig. 2a). Cette coopération a légèrement diminué mais est tout de même restée élevée lors du traitement du Dilemme du Prisonnier, puis a drastiquement chuté pour atteindre 0% lors du traitement de Trahison. Dans cette dernière condition, la trahison mutuelle a presque atteint 100%, alors qu'elle avait à peine franchi le 10% dans les deux conditions précédentes. Ces résultats nous ont donc permis de constater que les oiseaux étaient capables d'ajuster leur comportement selon la distribution des gains.

Nous avons poursuivi avec le partenaire expérimental pour déterminer s'ils agiraient différemment lorsqu'ils avaient un partenaire différent. Effectivement, la fréquence de coopération mutuelle est demeurée à 0% lorsque les oiseaux ont expérimenté le traitement du Dilemme du Prisonnier avec ce nouveau partenaire (Fig. 2b), contrairement à lorsqu'ils avaient leur partenaire social comme adversaire. Par contre, cette fréquence a à peine augmenté lorsqu'ils ont été soumis au Mutualisme avec l'inconnu. Ce comportement dans ces deux matrices peut être dû à une mémoire trop faible, car ils n'avaient pas coopéré depuis un bon moment, donc avaient probablement de la difficulté à se souvenir des avantages à coopérer. En effet, les oiseaux n'avaient apparemment pas une très bonne mémoire, puisqu'ils avaient beaucoup de difficulté à se souvenir comment accéder à la mangeoire haute lorsque les expériences étaient interrompues pour plus d'une journée.

Il aurait fallu continuer plus longtemps la matrice de Mutualisme avec inconnu pour qu'ils reviennent à la coopération mutuelle, puisqu'ils se montraient un peu plus coopératifs que dans le DP. Par contre, en raison de contraintes de temps, ceci n'a pu être testé. Quoi qu'il en soit, les observations avec partenaire social nous ont permis de confirmer que les

oiseaux pouvaient comprendre, et que nous pouvions passer aux expériences principales.

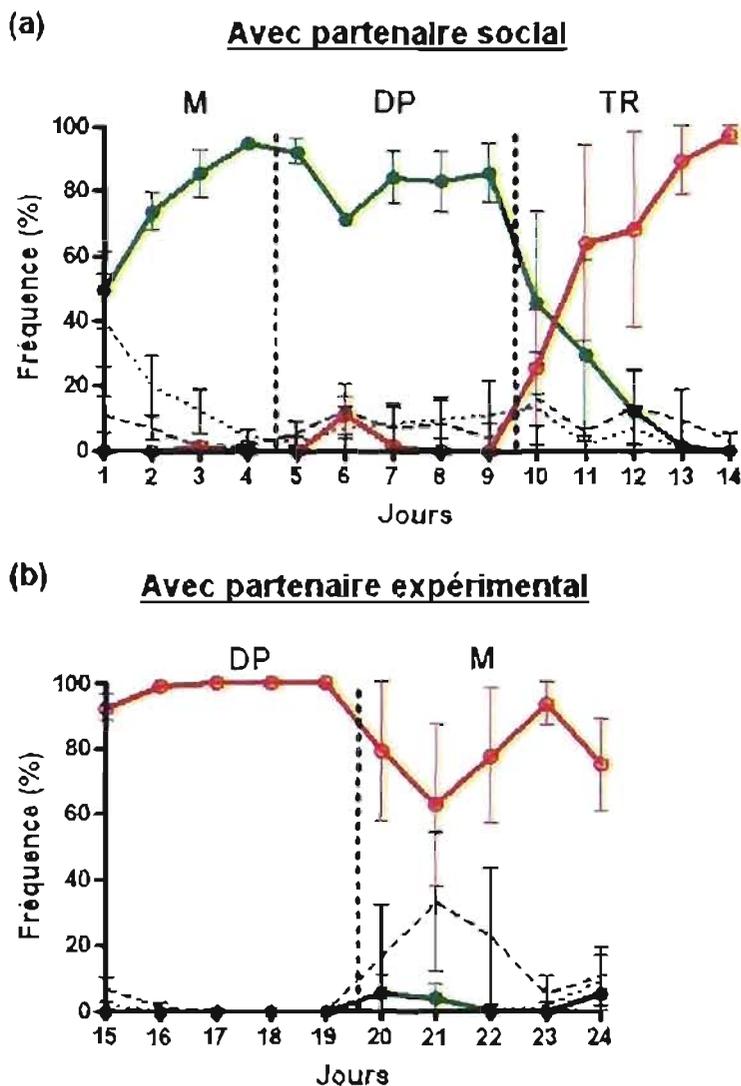


Figure 2. Fréquence de chaque combinaison de choix au fil des jours avec partenaire social (a) et avec partenaire expérimental (b). La ligne verte (●) correspond à la combinaison CC, la ligne rouge (○) à la combinaison DD, la ligne hachurée à la combinaison CD, et la ligne pointillée à la combinaison DC. Les lignes pointillées verticales représentent le changement de matrice de gains, précisée au haut du graphique par M, DP et TR.

3.2 Expériences principales

Pour analyser nos résultats, nous avons utilisé les tests de Kruskal-Wallis et Mann Whitney comme tests non-paramétriques pour comparer le comportement de nos individus. Nous avons aussi utilisé des tests statistiques pour mesures répétées, soit le test de Student t pour données appariées et l'analyse de variance pour mesures répétées comme tests paramétriques pour analyser le comportement de nos sujets. Ces tests ont pu être employés puisque nous utilisons toujours les mêmes oiseaux dans toutes nos conditions. Les logiciels SPSS v.13 pour Windows et GraphPad Prism 4 nous ont permis d'accomplir ces tests, avec un seuil d'erreur de 0,05 (les données brutes peuvent être retrouvées à l'annexe III).

3.2.1 Tests de différences

Avant de comparer les différents traitements, nous avons vérifié s'il y avait des différences entre femelles et entre mâles, puis des différences entre femelles et mâles. Pour faire ceci, nous avons utilisé des tests non-paramétriques car la distribution des données n'était pas normale, même après avoir été transformées. Tout d'abord, nous avons trouvé qu'il n'y avait pas de différence dans la fréquence de coopération de chaque femelle à chaque jour (femelle 1 : 42.420% \pm 7.983%, femelle 2 : 36.450% \pm 7.922%, femelle 3 : 36.240% \pm 7.397%, femelle 4 : 45.160% \pm 8.022%, test Kruskal-Wallis, P=0.594) ni dans la fréquence de coopération de chaque mâle à chaque jour (mâle 1 : 41.290% \pm 7.612%, mâle 2 : 46.310% \pm 7.941%, mâle 3 : 43.870% \pm 7.557%, mâle 4 : 50.760% \pm 7.869%, test Kruskal-Wallis, P=0.537). Nous avons également trouvé qu'il n'y avait pas de différence entre la fréquence de coopération moyenne des femelles (48.650% \pm 7.088%) et celle des mâles (45.420% \pm 7.420%, test Mann Whitney, P=0.402). Comme il n'y avait pas de différence entre femelles et mâles,

nous avons pu poursuivre les observations en faisant une moyenne par couple.

3.2.2 Observations

Lorsque les oiseaux se sont rencontrés une première fois dans le Dilemme du Prisonnier, peu de coopération mutuelle pouvait être observée, que ce soit avec partenaire expérimental ou avec partenaire social (Fig. 3a-b). Cette coopération a augmenté dans le Mutualisme pour presque atteindre le 100%, encore une fois, peu importe l'adversaire (Fig. 3a-b). Par contre, une différence énorme pouvait être observée la deuxième fois qu'ils ont été testés dans le traitement du Dilemme du Prisonnier : la coopération a chuté pour retourner à 0% lorsque les oiseaux avaient un partenaire expérimental comme adversaire (Fig. 3a), mais est restée très élevée lorsque les oiseaux avaient leur partenaire social comme adversaire (Fig. 3b).

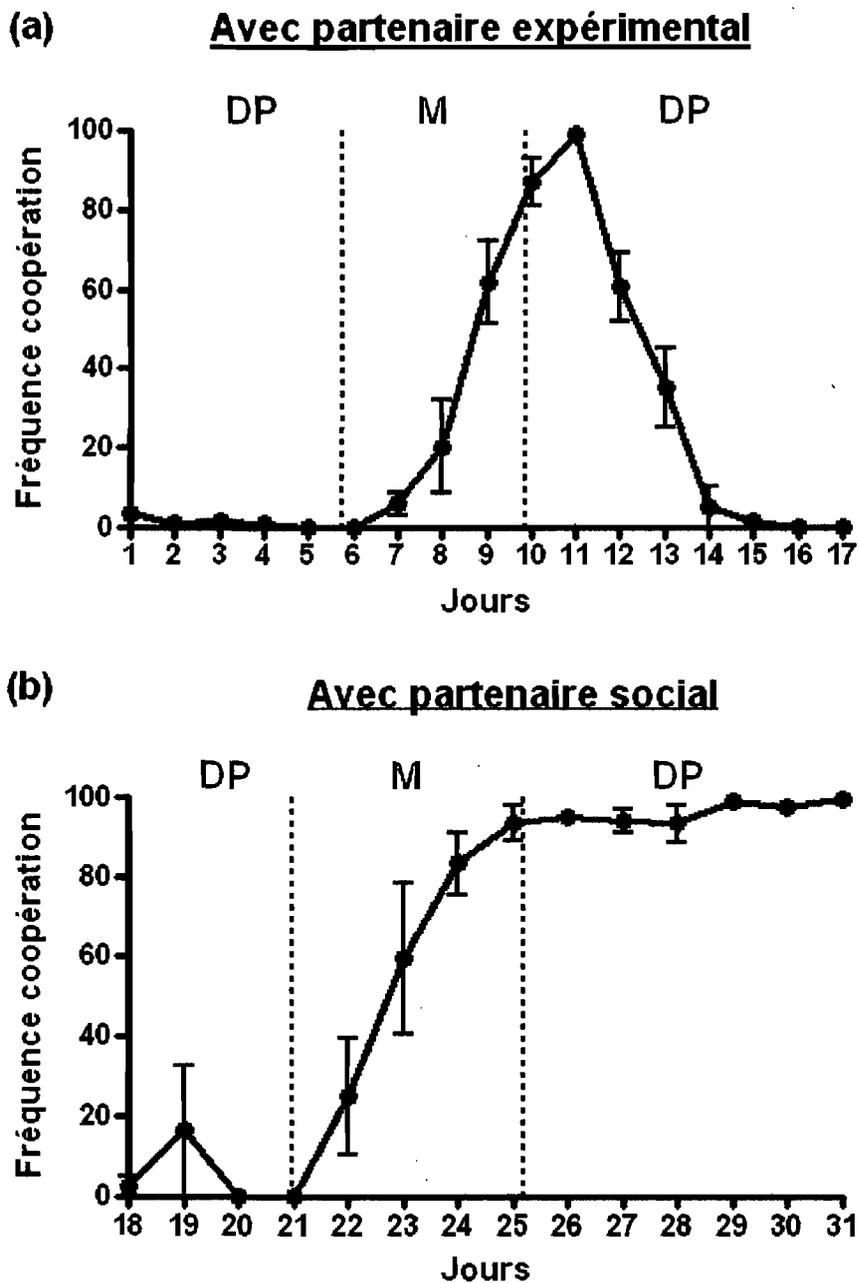


Figure 3. Fréquence de coopération mutuelle au fil des jours avec partenaire expérimental (a) et avec partenaire social (b). Les lignes pointillées verticales représentent le changement de matrice de gains, précisée au haut du graphique (DP et M).

3.2.3 Stratégies

Comme les couples ont utilisé de la coopération mutuelle la deuxième fois qu'ils ont été soumis au Dilemme du Prisonnier, nous avons voulu déterminer s'ils utilisaient une stratégie particulière, notamment GTFT ou Pavlov. Selon la théorie, les individus doivent utiliser une de ces deux stratégies pour pouvoir initier ou maintenir la coopération mutuelle (Nowak & Sigmund 1992, 1993). Ainsi, nous avons défini quatre vecteurs, soit t , r , p et s , représentant la probabilité qu'un individu coopère après avoir reçu le gain T, R, P ou S, respectivement, lors du dernier tour. Nous avons ainsi pu comparer ces valeurs observées aux valeurs théoriques (Tableau 1). Les valeurs sont les moyennes de tous les couples, tous les jours confondus pour une matrice en cours. Par exemple avec t , nous calculions le nombre de fois que les femelles avaient coopéré après avoir reçu le gain T au cours d'une matrice, et nous divisons cette valeur par le nombre total de fois où les femelles avaient eu le gain T au cours de cette matrice. Lors du calcul de ces valeurs, les cas où un gain en particulier était reçu une seule fois dans une matrice en cours étaient supprimés, car ils avaient trop de poids par rapport à leur importance (car 0/1 correspondait à 0% de coopération après un gain particulier, et 1/1 correspondait à 100%).

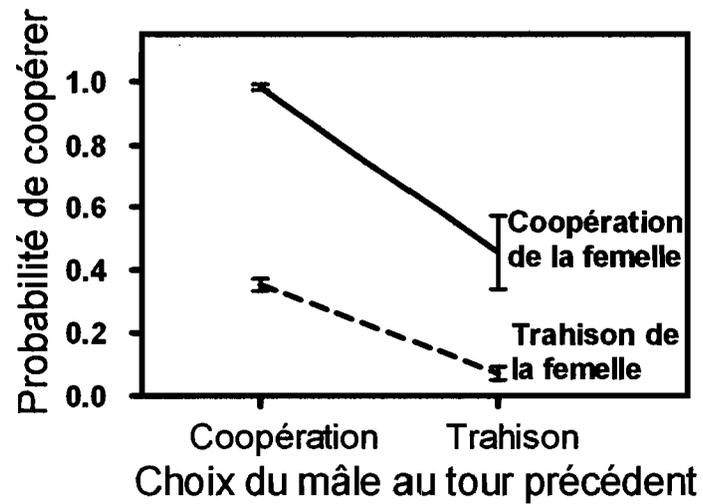
	moyenne femelles				moyenne mâles			
	<i>t</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>s</i>	<i>t</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>s</i>
Données: DPp	0,353 ± 0.020	0,982 ± 0.009	0,0716 ± 0.021	0,455 ± 0.116	0,362 ± 0.100	0,964 ± 0.015	0,044 ± 0.012	0,233 ± 0.182
Théorie: GTFT	1	1	<i>g</i>	<i>g</i>	1	1	<i>g</i>	<i>g</i>
Théorie: Pavlov	0	1	1	0	0	1	1	0

Tableau 1. Valeurs observées et valeurs théoriques de la probabilité de coopérer après chaque gain. Valeurs moyennes des matrices du Dilemme du Prisonnier, tous jours confondus, avec partenaire social, tous couples confondus. Les quatre vecteurs *t*, *r*, *p* et *s* représentent la probabilité de coopérer après avoir reçu le gain T, R, P ou S, respectivement.

Les valeurs théoriques dans ce tableau sont déterminées selon les prédictions des stratégies : GTFT copie le choix précédent de l'adversaire, mais avec un certain taux d'erreur lorsque l'adversaire trahit, donc coopère tout le temps après T et R, et trahit avec une certaine probabilité g , située entre 0 et 1, après P et S (Stephens *et al.* 1995). Pavlov garde le même choix après un succès et change après un échec, donc coopère toujours après R et P, et trahit toujours après T et S (Stephens *et al.* 1995). Ces valeurs supposent que les individus utilisent parfaitement ces stratégies.

Comme nos valeurs observées ne correspondaient pas précisément aux valeurs théoriques, nous avons testé si elles respectaient tout de même les prédictions de chacune des stratégies. Si les sujets utilisaient une stratégie s'apparentant à GTFT, alors ils devaient avoir une plus forte probabilité de continuer à coopérer après R qu'après S, et une plus forte probabilité de changer de la trahison à la coopération après T qu'après P. Par contre, si les sujets utilisaient une stratégie s'apparentant à Pavlov, alors ils devaient, encore une fois, avoir une plus forte probabilité de continuer à coopérer après R qu'après S, mais une plus forte probabilité de changer de la trahison à la coopération après P qu'après T. Pour vérifier ceci, nous avons utilisé des tests paramétriques, car la distribution des données était normale. Nous avons trouvé que les oiseaux ont en effet suivi les prédictions des deux stratégies quant au maintien de la coopération (femelles: $r=0.98$, $s=0.45$; test de t pour données appariées, $t_3=4.517$, $ddl=3$, $P=0.020$, Fig. 4a; mâles: $r=0.96$, $s=0.23$; test de t pour données appariées, $t_3=4.133$, $ddl=3$, $P=0.026$, Fig. 4b), mais qu'ils ont suivi les prédictions de seulement GTFT lors du passage de la trahison à la coopération (femelles: $t=0.35$, $p=0.07$; test de t pour données appariées, $t_3=7.883$, $ddl=3$, $P=0.004$, Fig. 4a; mâles: $t=0.36$, $p=0.04$; test de t pour données appariées, $t_3=3.468$, $ddl=3$, $P=0.040$, Fig. 4b).

(a)



(b)

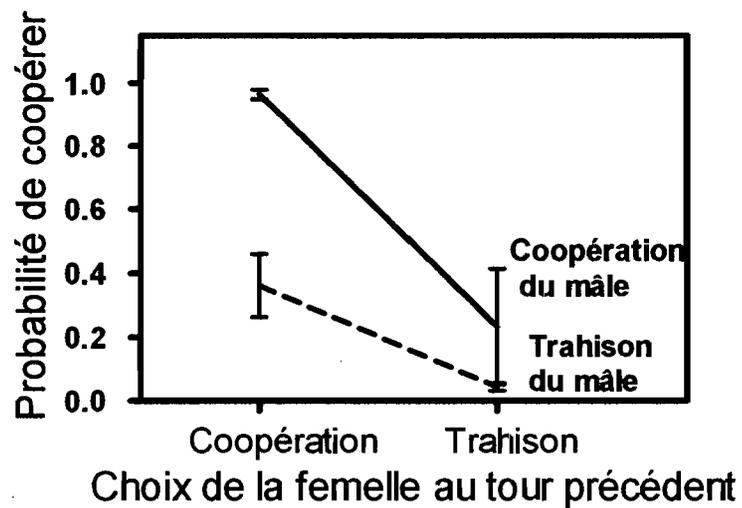


Figure 4. Probabilité de coopérer pour (a) une femelle et (b) un mâle après chaque combinaison de choix. La ligne pleine représente le maintien de la coopération, et la ligne hachurée, le passage de la trahison à la coopération.

CHAPITRE 4

DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette étude permet de démontrer que les animaux non-humains sont capables de faire le choix optimal, soit la coopération mutuelle, dans le Dilemme du Prisonnier Itéré sous aucune condition spéciale. Ceci a pu être accompli en utilisant des individus ayant une certaine certitude qu'ils allaient se rencontrer à répétition du fait qu'ils avaient développé un lien social. Les études précédentes ont échoué à observer de la coopération, car les situations de DPI qu'ils employaient n'étaient pas adéquates pour que les individus aient cette notion de répétition. Ils agissaient donc comme s'ils étaient dans un Dilemme du Prisonnier joué une seule fois, et utilisaient conséquemment la SÉS All-D. Cette supposition expliquerait pourquoi la coopération n'a jamais pu être observée chez les animaux non-humains, mais qu'elle peut par contre être retrouvée chez les humains. En effet, ils sont les seuls sujets auxquels on peut faire comprendre par la parole qu'ils rencontreront leur adversaire à répétition, mais sans leur préciser combien de fois. Ils sont aussi les seuls qui ont démontré l'utilisation de la coopération dans les études empiriques en laboratoire sur le DPI (Dawes 1980; Wedekind & Milinski 1996; Milinski & Wedekind 1998). Ces études avec les humains démontrent, comme notre étude, l'importance de la notion de répétition.

Par contre, notre méthodologie comporte une lacune mettant un bémol sur la certitude que la coopération a pu y être observée spécifiquement en raison du lien social. Effectivement, lors des expériences principales, tous les couples ont été soumis aux traitements dans le même ordre, soit d'abord avec un partenaire expérimental puis avec le partenaire social. On pourrait ainsi douter de la validité des résultats comme les oiseaux ont été entraînés avec leur partenaire social. Conséquemment, les oiseaux ont pu employer la trahison mutuelle avec le partenaire expérimental en raison d'un stress causé par un nouvel adversaire, et ont pu employer la coopération mutuelle avec partenaire social car ils y étaient habitués avant la prise de données. Par contre, nous ne croyons pas que l'ordre ait pu influencer le comportement des oiseaux, car, même s'ils

étaient entraînés avec leur partenaire social, chaque individu avait un comportement différent avant de commencer la prise de données. En effet, lors de l'entraînement, le gain reçu lors d'une interaction était toujours le même, soit trois graines, peu importe le choix de l'individu ou le choix de son adversaire. Ainsi, ils n'apprenaient pas à coopérer spécifiquement, mais apprenaient plutôt le fonctionnement du dispositif. Conséquemment, nous ne croyons pas que les individus, lors des expériences principales, ont coopéré avec leur partenaire social par habitude, car aucun couple n'utilisait la coopération mutuelle à la fin de l'entraînement. Finalement, nous ne croyons pas que le stress d'un nouvel adversaire ait pu influencer le comportement des oiseaux lors du deuxième traitement de DP avec un partenaire expérimental, car ils interagissaient à ce moment depuis quelques semaines, donc n'étaient plus des étrangers. De plus, ils ont très bien coopéré lors du traitement du mutualisme qui précédait, ce qui prouve qu'ils étaient tout à fait aptes à maintenir de la coopération mutuelle. Par contre, pour confirmer ceci, les manipulations devraient être recommencées en corrigeant cette faille.

Malgré cette erreur du protocole expérimental, notre hypothèse semble plus plausible que celle de la dévaluation du futur. En effet, la préférence pour l'immédiat ne peut pas être généralisée à tous les cas de DPI qui ne fonctionnent pas, puisque des études démontrent que certains animaux sont capables de faire des choix bénéfiques à long terme, et ce, même si le gain immédiat est plus attrayant (Rachlin & Green 1972; Ainslie 1974; Clayton *et al.* 2005; Raby *et al.* 2006; Mulcahy & Call 2006). De plus, les études sur les geais bleus dans lesquelles les gains étaient accumulés pour éliminer la préférence pour l'immédiat (Stephens *et al.* 2002) peuvent en fait être interprétées selon notre hypothèse. En effet, l'accumulation des gains constituait également une manière de garantir la répétition, car les sujets savaient qu'ils ne recevaient leurs gains qu'après un nombre de tours déterminé. Ils ont donc coopéré pour maximiser leurs gains totaux. Par contre, les auteurs de ces études n'ont jamais mesuré des niveaux de

coopération mutuelle aussi élevés que les nôtres. Ceci peut être expliqué par le nombre de tours constant et relativement faible qui devaient être accomplis avant que les sujets reçoivent leurs gains. Comme les gains étaient toujours accumulés pendant quatre tours, les geais pouvaient en effet prévoir le moment de la fin des répétitions, et donc tenter de trahir au dernier tour pour recevoir le gain T, qui est le plus gros gain. Ceci appuierait en partie les modèles de DP, prédisant que la meilleure stratégie lorsque le nombre d'interactions est connu est en effet de trahir au dernier tour (Axelrod & Hamilton 1981; Axelrod 1984).

L'hypothèse d'une mémoire trop faible se révèle également douteuse face à nos résultats. Ceci peut être expliqué avec l'étude des stratégies. Dans la situation de DPI utilisée dans cette étude, les oiseaux se retrouvaient à jouer en alternance, mais au même tour, comme les poissons lors de l'inspection d'un prédateur. Ainsi, la meilleure stratégie à utiliser devait être GTFT (Nowak & Sigmund 1994; Frean 1994; Wedekind & Milinski 1996). Nous avons pu déterminer que nos sujets n'utilisaient pas parfaitement cette stratégie qui récompense la coopération par la coopération, et qui généralement punit la trahison par la trahison, mais avec une certaine générosité. En effet, les sujets avaient tendance à copier le choix précédent de leur adversaire, et étaient parfois coopératifs après une trahison de la part du partenaire. Par contre, ils étaient plus enclins à coopérer après avoir préalablement coopéré qu'après avoir trahi. La probabilité de coopération était donc plus faible que prédite après les gains T et P. Leur comportement présente donc un haut niveau d'erreurs.

Cette faiblesse qui les empêche d'utiliser parfaitement une stratégie pourrait aussi expliquer pourquoi la coopération n'a pas émergé la première fois qu'ils se sont rencontrés dans le DP. La théorie prédit que la coopération peut envahir une population utilisant All-D si au moins deux individus coopératifs se rencontrent (Axelrod & Hamilton 1981). Avant le traitement du premier DP avec partenaire social, les oiseaux avaient déjà cessé de coopérer depuis plusieurs jours. Seulement un mâle a tenté

d'initier de la coopération lors de ce traitement, mais sa partenaire n'a pas suivi. Ils ont donc terminé cette condition avec de la trahison mutuelle, comme tous les autres couples. Ceci démontre que, même si les sujets avaient établi un haut niveau de coopération mutuelle préalablement avec un partenaire expérimental lors du mutualisme, leur mémoire n'est pas suffisante pour se rappeler de ces stratégies coopératives et les appliquer lors du premier DP avec partenaire social. Ainsi, même si les sujets savent comment coopérer, ils sont incapables de réimplanter la coopération s'ils n'ont pas coopéré depuis plusieurs jours.

Malgré cette faiblesse, les sujets ont quand même pu maintenir la coopération à des niveaux très élevés lorsqu'elle a été préalablement établie. Ceci démontre qu'une stratégie pure, impliquant une très bonne mémoire, n'est pas nécessaire à l'utilisation de la coopération mutuelle dans le DPI. Les individus n'ont donc pas besoin de capacités cognitives spéciales pour maintenir de l'altruisme réciproque. En conséquence, celle-ci pourrait vraisemblablement être plus commune en nature que ce que la théorie suggère. Il suffit d'avoir établi de la coopération suite à des situations telles que le mutualisme ou le mutualisme dérivé pour pouvoir ensuite employer la coopération mutuelle lors du DPI. Il avait déjà été supposé que des individus partageant une affiliation n'auraient pas besoin de grandes capacités de mémoire pour maintenir de la coopération dans le DPI (Hruschka & Henrich 2006). Les besoins d'une bonne mémoire sont, dans ce cas, diminués, car un individu n'a pas besoin de se rappeler la réputation de tous les membres de la population. Il n'a qu'à se souvenir des quelques individus avec lesquels il partage une affinité. De plus, ces individus vont avoir plus tendance à être gentils et cléments entre eux, donc n'ont pas besoin d'une stratégie complexe pour maintenir la coopération. Notre étude appuie ainsi la théorie qui suppose que la coopération devrait être retrouvée lorsque les individus peuvent choisir leur partenaire, et conséquemment choisir des individus plus coopératifs, plus dignes de confiance (Noë 1990; Bull & Rice 1991; Hammerstein 1992; Noë &

Hammerstein 1994, 1995; Hruschka & Henrich 2006; Barclay & Willer 2007).

Au vu des résultats obtenus, nous suggérons également que l'altruisme réciproque est probablement sous-estimé au détriment de la sélection de parentèle, comme déjà proposé auparavant (Wilkinson 1988). Effectivement, comme nous avons démontré que l'altruisme réciproque ne requiert pas nécessairement des capacités cognitives spéciales, comme préalablement pensé (Hammerstein 2002; Stevens & Hauser 2004; Nowak & Sigmund 2005; mais voir Pfeiffer et al. 2005). Elle doit conséquemment être relativement commune en nature, puisqu'elle est bénéfique à long terme. Par contre, les partenaires potentiels avec lesquels des individus ont le plus de chance d'avoir des interactions répétées sont généralement des proches parents, en raison d'une proximité de longue durée (Axelrod & Hamilton 1981). Les comportements de coopération observés entre de tels individus apparentés sont systématiquement interprétés comme un appui en faveur de la sélection de parentèle. Néanmoins nous suggérons que la sélection de parentèle ne constituerait pas le seul mécanisme capable d'expliquer de tels comportements entre individus apparentés. Il est cependant très difficile de démontrer que celle-ci a sans doute été surestimée, et de mettre en évidence l'importance de l'altruisme réciproque.

L'utilisation de couples monogames est une manière de s'assurer que les individus testés s'attendent à se rencontrer de nombreuses fois. Par contre, ce n'est pas la seule. La coopération dans le DPI n'est donc pas exclusive aux couples monogames, mais pourrait être observée dans n'importe quelle situation où les individus sont conscients que la probabilité qu'ils se rencontreront à nouveau dans le futur est élevée. L'exemple des chauves-souris vampires illustre bien cette situation. On pourrait aussi tester si la coopération peut être retrouvée chez des individus non-apparentés qui ont été élevés ensemble depuis la naissance. De plus, nos résultats pourraient évidemment être améliorés en testant plus d'individus, et en utilisant d'autres espèces ayant des capacités cognitives plus

développées, comme des corvidés. Ainsi, les études sur les stratégies pourraient être plus raffinées. On pourrait conséquemment déterminer quelles espèces seraient susceptibles d'utiliser des stratégies plus complexes, comme GTFT ou Pavlov. Des études ont déjà démontré que les humains utilisent de telles stratégies, ce qui les amène à coopérer dans le Dilemme du Prisonnier Itéré (Wedekind & Milinski 1996). Il faudrait donc étudier s'il existe des animaux non-humains ayant des capacités cognitives suffisamment développées pour employer ces stratégies.

Cette étude est intéressante, car elle relie enfin théorie et empirisme. Nos résultats appuient la prédiction selon laquelle les joueurs devraient utiliser la coopération mutuelle dans le Dilemme du Prisonnier Itéré, car elle est plus bénéfique à long terme que toute autre combinaison. Nous mettons par conséquent beaucoup d'emphase sur l'importance de tenir compte du paramètre ω dans les études empiriques, c'est-à-dire de s'assurer que les individus soient conscients qu'ils se rencontreront à répétition dans cette situation. En ce faisant, l'écart entre les prédictions théoriques et leur support empirique pourra être corrigé, puisque les conditions en laboratoires seront adéquates pour obtenir des résultats vraisemblables. En testant ainsi les prédictions, les chercheurs pourront élaborer le meilleur modèle et déterminer la meilleure stratégie expliquant l'émergence et la persistance de la coopération dans une population lorsque coopérer est plus coûteux que ne pas coopérer.

Ces résultats nous ont donc permis de retrouver espoir en la réciprocité pour expliquer l'évolution de la coopération dans une population d'égoïstes. De cette manière, les études empiriques pourront être développées, et ainsi pourront tenter de supporter les innombrables prédictions quant au Dilemme du Prisonnier. Aussi, suite à notre hypothèse, on pourrait tester les implications physiologiques de l'affiliation, des liens sociaux. Par exemple, Kosfeld et ses collègues (2005) ont trouvé qu'en donnant aux humains de l'ocytocine, hormone responsable chez les mammifères du développement d'une affiliation, des soins maternels et des

comportements sexuels (Pedersen 1997; Insel & Young 2001), ils augmentaient le niveau de confiance qu'un 'investisseur' pouvait avoir en son 'syndic'. Il faudrait donc tester si l'ocytocine pourrait directement affecter les niveaux de coopération dans le DPI. Ceci permettrait d'expliquer pourquoi des individus partageant un lien social, comme un couple, des amis, ou encore des voisins stables, sont plus prédisposés à coopérer que des étrangers. On pourrait, en conséquence, ajouter la présence de cette hormone chez les joueurs à la liste des prérequis nécessaires pour l'évolution de la coopération dans une population fondamentalement égoïste. Ainsi, nous croyons que notre étude est un bon point de départ pour les futures études, et contribuera à résoudre l'énigme qu'est la coopération.

BIBLIOGRAPHIE

- Ainslie, G. W. 1974. Impulse control in pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **21**: 485-489.
- Alexander, R. D. 1987. *The Biology of Moral Systems*. Aldine de Gruyter, New York.
- Aristote, 328 av. J.-C. *Politics*. Réimprimé par Walter J. Black, New York, 1947.
- Axelrod, R. 1984. *The Evolution of Cooperation*. Basic Books, New York.
- Axelrod, R. & Hamilton, W. D. 1981. The evolution of cooperation. *Science* **211**: 1390-1396.
- Barclay, P. & Willer, R. 2007. Partner choice creates competitive altruism in humans. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **274**: 749-753.
- Black, J. M. 1996. *Introduction: pair bonds and partnerships*. Dans *Partnerships in Birds: the Study of Monogamy*, J. M. Black, éditeur. Oxford University Press, Oxford, New York, Melbourne. Pp. 3-20.
- Boyd, R. 1988. Is the repeated Prisoner's Dilemma a good model of reciprocal altruism? *Ethology and Sociobiology* **9**: 211-222.
- Boyd, R. 1989. Mistakes allow evolutionary stability in the repeated Prisoner's Dilemma game. *Journal of Theoretical Biology* **136**: 47-56.

- Boyd, R. & Lorberbaum, J. P. 1987. No pure strategy is evolutionarily stable in the repeated Prisoner's Dilemma game. *Nature* **327**: 58-59.
- Boyd, R. & Richerson, P. J. 1989. The evolution of indirect reciprocity. *Social Networks* **11**: 213-236.
- Boysen, S. T. & Capaldi, E. J. 1993. *The Development of Numerical Competence: Animal and Human Models*. L. Erlbaum Associates, New Jersey.
- Brown, J. L. 1983. Cooperation – a biologist's dilemma. Dans *Advances in the Study of Behaviour*, J. S. Rosenblatt, éditeur. Academic Press, New York. Pp. 1-37.
- Bull, J. J. & Rice, W. R. 1991. Distinguishing mechanisms for the evolution of co-operation. *Journal of Theoretical Biology* **149**: 63-74.
- Chalmeau, R., Visalberghi, E. & Gallo, A., 1997. Capuchin monkeys, *Cebus apella*, fail to understand a cooperative task. *Animal Behaviour* **54**: 1215-1225.
- Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. 1990. *How Monkeys see the World*. University of Chicago Press, Chicago.
- Clayton, N. S., Dally, J., Gilbert, J. & Dickinson, A. 2005. Food caching by western scrub-jays (*Aphelocoma californica*) is sensitive to the conditions at recovery. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* **31**: 115-124.

- Clements, K. C. & Stephens, D. W. 1995. Testing models of non-kin cooperation: mutualism and the Prisoner's Dilemma. *Animal Behaviour* **50**: 527-535.
- Connor, R. C. 1986. Pseudoreciprocity: investing in mutualism. *Animal Behaviour* **34**: 1652-1654.
- Connor, R. C. 1995. Altruism among non-relatives: alternatives to the 'Prisoner's Dilemma'. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 84-86.
- Côté, I. M. 2000. Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **38**: 311-355.
- Darwin, C. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. J. Murray, Londres.
- Dawes, R. M. 1980. Social dilemmas. *Annual Review of Psychology* **31**: 169-193.
- Denault, L. K. & MacFarlane, D. A. 1995. Reciprocal altruism between male vampire bats, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour* **49**: 855-856.
- 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**: 124-128.
- Dugatkin, L. A. 1997. *Cooperation among Animals: an Evolutionary Perspective*. Oxford University Press, New York, Oxford.

- Dugatkin, L. A. 2002. Animal cooperation among unrelated individuals. *Naturwissenschaften* **89**: 533-541.
- Dugatkin, L. A. 2004. *Principles of Animal Behavior*. W. W. Norton & Company, New York.
- Dugatkin, L. A. & Mesterton-Gibbons, M. 1995. Cooperation among unrelated individuals: reciprocal altruism, byproduct mutualism, and group selection in fishes. *Biosystems* **37**: 19-30.
- Dugatkin, L. A., Mesterton-Gibbons, M. & Houston, A. I. 1992. Beyond the Prisoner's Dilemma: Towards models to discriminate among mechanisms of cooperation in nature. *Trends in Ecology and Evolution* **7**: 202-205.
- Flood, M., Lendenmann, K. & Rapoport, A. 1983. 2 x 2 games played by rats: Different delays of reinforcement as payoffs. *Behavioural Science* **28**: 65-78.
- Frean, M. R. 1994. The Prisoner's Dilemma without synchrony. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* **257**: 75-79.
- Gardner, R. M., Corbin, T. L., Beltramo, J. S. & Nickell, G. S. 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**: 1-17.

- Grutter, A. S. 1997. Spatiotemporal variation and feeding selectivity in the diet of the cleaner fish *Labroides dimidiatus*. *Copeia* **1997**: 346-355.
- Grutter, A. S. 1999. Cleaner fish really do clean. *Nature* **398**: 672-673.
- Hall, S. S. 2003. Transitions between cooperative and non-cooperative responding in the 'Pigeon's Dilemma'. *Behavioural Processes* **60**: 199-208.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology* **7**: 1-52.
- Hammerstein, P. 2002. *Why is reciprocity so rare in social animals*. Dans *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, P. Hammerstein, éditeur. MIT Press, Cambridge. Pp. 83-94.
- Hart, B. L. & Hart, L. 1992. Reciprocal allogrooming in impala. *Animal Behaviour* **44**: 1073-1083.
- 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 Series B-Biological Sciences* **270**: 2363-2370.
- Hobbes, T. 1651. *Leviathan*. Réimprimé par Sirey, Paris, 1962.
- Hruschka, D. J. & Henrich, J. 2006. Friendship, cliquishness, and the emergence of cooperation. *Journal of Theoretical Biology* **239**: 1-15.

- Insel, T. R. & Young, L. J. 2001. The neurobiology of attachment. *Annual Review of Neuroscience* **2**: 129-136.
- Isack, H. A. & Reyer, H.-U. 1988. Honeyguides and honey gatherers: interspecific communication in a symbiotic relationship. *Science* **243**: 1343-1346.
- Janzen, D. H. 1985. *The natural history of mutualisms*. Dans *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution*, D. H. Boucher, éditeur. Oxford University Press, New York.
- Killingback, T. & Doebeli, M. 2002. The continuous Prisoner's Dilemma and the evolution of cooperation through reciprocal altruism with variable investment. *American Naturalist* **160**: 421-438.
- Killingback, T., Doebeli, M. & Knowlton, N. 1999. Variable investment, the Continuous Prisoner's Dilemma, and the origin of cooperation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **266**: 1723-1728.
- Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P. J., Fischbacher, U. & Fehr, E. 2005. Oxytocin increases trust in humans. *Nature* **435**: 673-676.
- Lehmann, L. & Keller, L. 2006. The evolution of cooperation and altruism – a general framework and classification of models. *Journal of Evolutionary Biology* **19**: 1365-1376.
- Lombardo, M. P. 1985. Mutual restraint in tree swallows: A test of the TIT FOR TAT model of reciprocity. *Science* **227**: 1363-1365.

- Lorberbaum, J. P., Bohning, D. E., Shastri, A. & Sine, L. E. 2002. Are there really no evolutionarily stable strategies in the iterated Prisoner's Dilemma? *Journal of Theoretical Biology* **214**: 155-169.
- Majolo, B., Ames, K., Brumpton, R., Garratt, R., Hall, K. & Wilson, N. 2006. Human friendship favours cooperation in the Iterated Prisoner's Dilemma. *Behaviour* **143**: 1383-1395.
- Magurran, A. E. & Higham, A. 1988. Information transfer across fish shoals under predator threat. *Ethology* **78**:153-158.
- Maynard Smith, J. 1983. *Game theory and the evolution of cooperation*. Dans *Evolution from Molecules to Men*, D. S. Bendell, éditeur. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 445-456.
- Maynard Smith, J. 1984. Game theory and the evolution of behaviour. *Behavior and Brain Sciences* **7**: 95-125.
- Melis, A., Hare, B. & Tomasello, M. 2006. Engineering cooperation in chimpanzees: tolerance constraints on cooperation. *Animal Behaviour* **72**: 275-286.
- Mesterton-Gibbons, M. & Dugatkin, L. A. 1992 Cooperation among unrelated individuals: evolutionary factors. *Quarterly Review of Biology* **67**: 267-281.
- Milinski, M. 1987. TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation. *Nature* **325**: 433-435.

- Milinski, M., Luthi, J., Egger, R. & Parker, G. 1997. Cooperation under predation risk: Experiments on costs and benefits. *Proceedings of the Royal Society of London*, **264**: 831-837.
- Milinski, M. & Wedekind, C. 1998. Working memory constrains human cooperation in the Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95**: 13755-13758.
- Mooring, M. S. & Hart, B. L. 1992. Reciprocal allogrooming in dam-reared and hand-reared impala fawns. *Ethology* **90**: 37-51.
- Mulcahy, N. J. & Call, J. 2006. Apes save tools for future use. *Science* **312**: 1038-1040.
- Myrberg, A. A. & Riggio, R. J. 1985. Acoustically mediated individual recognition by coral reef fish *Pomacentris partitus*. *Animal Behaviour* **33**: 411-416.
- Noë, R. 1990. A veto game played by baboons: a challenge to the use of the Prisoner's Dilemma as a paradigm for reciprocity and cooperation. *Animal Behaviour* **39**: 78-90.
- Noë, R. 2006. Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour* **71**: 1-18.
- Noë, R. & Hammerstein, P. 1994. Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism, and mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **35**: 1-11.

- Noë, R. & Hammerstein, P. 1995. Biological markets. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 336-339.
- Nowak, M. 1990. Stochastic strategies in the Prisoner's Dilemma. *Theoretical Population Biology* **38**: 93-112.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. 1992. Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature* **355**: 250-253.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. 1993. A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature* **364**: 56-58.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. 1994. The alternating Prisoner's Dilemma. *Journal of Theoretical Biology* **168**: 219-226.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. 1998a. Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature* **393**: 573-577.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. 1998b. The dynamics of indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology* **194**: 561-574.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. 2005. Evolution of indirect reciprocity. *Nature* **437**: 1291-1298.
- Pedersen, C. A. 1997. Oxytocin control of maternal behavior. Regulation by sex steroids and offspring stimuli. *Annals of the New York Academy of Sciences* **807**: 126-145.
- Pfeiffer, T., Rutte, C., Killingback, T., Taborsky, M. & Bonhoeffer, S. 2005. Evolution of cooperation by generalized reciprocity.

Proceedings of the Royal Society of London Series B, **272**, 1115-1120.

Pierce, N., Kitchling, R., Buckley, R., Taylor, M. & Benbow, K. 1987. The costs and benefits of cooperation between the Australian lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**: 237-248.

Pitcher, T., Green, D. A. & Magurran, A. E. 1986. Dicing with death: predator inspection behavior in minnow shoals. *Journal of Fish Biology* **28**: 439-448.

Pollock, G. & Rissing, S. 1984. Mating season and colony foundation of the seed harvester ant, *Veromessor pergandei*. *Psyche* **92**: 125-134.

Poundstone, W. 1992. *Prisoner's Dilemma*. Doubleday, New York.

Raby, C. R., Alexis, D. M., Dickinson, A. & Clayton, N. S. 2007. Planning for the future by western scrub-jays. *Nature* **445**: 919-921.

Rachlin, H. & Green, L. 1972. Commitment, choice and self-control. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **17**: 15-22.

Rissing, S. W. & Pollock, G. 1987. Queen aggression, pleometric advantage and brood raiding in the ant *Veromessor pergandei*. *Animal Behaviour* **35**: 975-982.

Roberts, G. 2005. Cooperation through interdependence. *Animal Behaviour* **70**: 901-908.

- Roberts, G. & Renwick, J. S. 2003. The development of cooperative relationships: an experiment. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**: 2279-2283.
- Roberts, G. & Sherratt, T. 1998. Development of cooperative relationships through increased investment. *Nature* **394**: 175-179.
- Sachs, J. L., Mueller, U. G., Wilcox, T. P. & Bull, J. J. 2004. The evolution of cooperation. *Quarterly Review of Biology* **79**: 135-160.
- Scheel, D. & Packer, C. 1991. Group hunting behaviour of lions: a search for cooperation. *Animal Behaviour* **41**: 697-709.
- Stephens, D. W. 2000. Cumulative benefit games: Achieving cooperation when players discount the future. *Journal of Theoretical Biology* **205**: 1-16.
- Stephens, D. W. & Anderson, D. 2001. The adaptive value of preference for immediacy: when shortsighted rules have farsighted consequences. *Behavioral Ecology* **12**: 330-339.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M. & Stevens, J. R. 2002. Discounting and reciprocity in an iterated Prisoner's Dilemma. *Science* **298**: 2216-2218.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M. & Stevens, J. R. 2006. Effects of temporal clumping and payoff accumulation on impulsiveness and cooperation. *Behavioural Processes* **71**: 29-40.

- Stephens, D. W., Nishimura, K. & Toyer K. B. 1995. Error and discounting in the iterated Prisoner's Dilemma. *Journal of Theoretical Biology* **176**: 457-469.
- Stevens, J. R. & Hauser, M. D. 2004. Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences* **8**: 60-65.
- Stevens, J. R. & Stephens, D. W. 2004. The economic basis of cooperation: tradeoffs between selfishness and generosity. *Behavioral Ecology* **15**: 255-261.
- Sugden, R. 1986. *The Economics of Rights, Cooperation and Welfare*. Blackwell, Oxford.
- Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46**: 35-57.
- Trivers, R. L. 1972. *Parental investment and sexual selection*. Dans *Sexual Selection and Descent of Man*, B. Campbell, éditeur. Aldine, Chicago. Pp. 136-179.
- Van Beneden, P. J. 1873. Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs. *Bulletin de l'Académie Royale de Belgique, série 2* **28** : 621-648.
- Van den Bergh, B. & Dewitte, S. 2006. The robustness of the 'Raise-the-Stakes' strategy: coping with exploitation in noisy Prisoner's Dilemma games. *Evolution and Human Behavior* **27**: 19-28.
- Wedekind, C. & Milinski, M. 1996. Human cooperation in the simultaneous and the alternating Prisoner's Dilemma: Pavlov versus Generous Tit-

for-Tat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**: 2686-2689.

West-Eberhard, M. J. 1975. The evolution of social behavior by kin selection. *Quarterly Review of Biology* **50**: 1-33.

Wilkinson, G. S. 1984. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature* **308**: 181-184.

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**: 111-134.

Wilkinson, G. S. 1986. Social grooming in the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour* **34**: 1880-1889.

Wilkinson, G. S. 1988. Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethology and Sociobiology* **9**: 85-100.

Wilkinson, G. S. 1990. Food sharing in vampire bats. *Scientific American* **262**: 76-82.

Wilson, D. S. & Sober, E. 1994. Re-introducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences* **17**: 585-654.

Zann, R. A. 1996. *The Zebra Finch: a Synthesis of Field and Laboratory Studies*. Oxford University Press, Oxford.

ANNEXES

ANNEXE I

Article en préparation

**Long-term social bonds promote cooperation in the iterated
Prisoner's Dilemma**

Angèle St-Pierre and Frédérique Dubois

Département des Sciences Biologiques, Université de Montréal, C.P.
6128, Succ. Centre-Ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

Corresponding author:

Frédérique Dubois

Département des Sciences Biologiques

Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-Ville

Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

Tel.: [information retirée /
information withdrawn]

Fax.: [information retirée /
information withdrawn]

Email: [information retirée / information withdrawn]

Abstract

Reciprocal altruism, which represents the most probable explanation for cooperation among non-kin, has been modelled as a Prisoner's Dilemma. According to this game, cooperation could evolve when individuals, who expect to play again, use conditional strategies like Tit-For-Tat or Pavlov. Over the last four decades, this paradigm has been exploited with great success by theoreticians, but most experimental studies with non human animals have failed to find cooperation in controlled payoff games. Here we show that zebra finches can maintain high levels of cooperation in an Iterated Prisoner's Dilemma game when they interact with a partner with whom they have previously established long-term social bonds. Thus, our experiment provides for the first time strong evidence that animals do not systematically give in to the short-term temptation of cheating in an Iterated Prisoner's Dilemma game when long-term benefits exist. Moreover, we show that zebra finches are capable of sustaining high levels of cooperation even though they have apparently limited memory capacities that prevent them from perfectly using complex conditional strategies. Our results therefore contradict the commonly accepted hypothesis that reciprocal altruism is rare because of its required specialized cognitive abilities.

Keywords: Iterated Prisoner's Dilemma, Cooperation, Social bond, Zebra Finch, Tit-for-Tat.

Over the last four decades, extensive theoretical work has been conducted on the Prisoner's Dilemma (PD), a two-player model of the evolution of non-kin cooperation that includes two choices: cooperate or defect (Trivers 1971). In this game, it is always best to defect, no matter what the opponent does. Consequently, the expected outcome is mutual defection if the opponents interact only once. However, because players get a greater payoff from mutual cooperation than from mutual defection, Axelrod and Hamilton (1981) suggested that cooperation could emerge and be maintained when the game is repeated such that the opponents, who expect to play together for an unknown number of interactions, adopt a conditional strategy like Tit For Tat (TFT). TFT players cooperate in the first round and then copy their opponent's previous move on all subsequent plays. Since the original formulation of this game, many theoretical models of reciprocity have been developed to improve its realism (Dugatkin 1997). Some of them for instance have included the possibility that players make mistakes and report that other conditional strategies like a generous TFT (Nowak & Sigmund 1992) or Pavlov (Nowak & Sigmund 1993) could then lead to stable mutual cooperation. Both strategies outperform TFT because they can correct occasional mistakes: generous TFT players cooperate with a certain probability after the opponent's defection whereas players using Pavlov, referred to as a "win-stay, lose-shift" strategy, keep the same play when rewarded but change when punished.

Although there is evidence that humans use such reactive strategies to achieve mutual cooperation in games with a PD-like payoff structure (Wedekind & Milinski 1996; Milinski & Wedekind 1998), most experimental studies with non-human animals have failed to find cooperation in controlled payoff games (Gardner et al. 1984; Reboreda & Kacelnik 1993; Clements & Stephens 1995; Green et al. 1995; Hall 2003; Stevens & Stephens 2004). One possible explanation to these failures would be that animals discount the future for immediate payoffs (Stephens et al. 1995; Stephens 2000; Stephens & Anderson 2001). There is some support for this hypothesis:

recent studies (Stephens et al. 2002, 2006) revealed that blue jays (*Cyanocitta cristata*) were capable of sustained cooperation if they had to complete a sequence of play before obtaining the accumulated benefits from the sequence. Another explanation for the fragility of cooperation in the Iterated Prisoner's Dilemma (IPD) would be that animals fail to cooperate because they expect that their chances of encountering the same opponent later are so low that they behave as if they were to play only a single round of the game.

There is support for this idea also because the most convincing field evidence for reciprocal altruism comes from data on food-sharing among unrelated vampire bats (Wilkinson 1984) that live in stable composition groups (Wilkinson 1988) and consequently have many opportunities to reciprocate during their lifespan. Thus, only animals that would have established long-lasting relationships should show stable levels of cooperation (Sachs et al. 2004) because then the conditions for reciprocal altruism are more easily met. To assess this prediction, we investigated whether zebra finches (*Taeniopygia guttata*) could maintain mutual cooperation when interacting with either their social partner or an experimental opponent of the opposite sex. We used these two treatments to manipulate the degree of uncertainty of future play since monogamous species form long-term pair-bonds and the members of a pair-bond expect to interact repeatedly with each other during at least one breeding season (Black 1996). Hence, unlike experimental opponents, they should use long-term accounting strategies.

Methods

Subjects

In this study, we used 14 commercially purchased adult zebra finches; 7 males and 7 females that had never been in contact before. Three pairs were used for the preliminary experiment and the other four pairs for the main experiment. All birds were marked with a coloured and numbered plastic leg band, and were kept on a 13:11 light:dark photoperiod at a constant temperature of approximately 23°C. Once pairs were randomly formed (i.e. two days before the training or the experimental sessions), each was housed in an individual cage (38x38x48cm). After pair formation, the birds were displaced from their individual cage only they were tested in the experimental apparatus. Outside the sessions, they had *ad libitum* access to water and food, which consisted in a commercial preparation of finch seeds.

Apparatus and experimental procedure

The experimental apparatus (Fig. 1) replicated a two-player, two-choice game in which each bird could either cooperate or defect. It was composed of two identical 31 x 39 x 43 cm adjacent chambers. Each chamber housed a single bird, always a male on one side and a female on the other side. These chambers were covered and separated by a wire mesh partition; hence the birds could always hear and see each other. Although the bird responding last, consequently, could see the move of its opponent before choosing its own, allowing the subjects to communicate makes the situation much more natural and realistic. In addition, the strategy that performs best may be quite different if the players make their decision at the same moment or asynchronously (Frean 1994), but the rate at which they cooperate should be the same in an alternating or a simultaneous game. Accordingly, Clements and Stephens (1995) compared the propensity of blue jays to cooperate when the partition between the two adjacent chambers was either clear or opaque and found no significant difference between the two treatments.

The chambers comprised two food cups; one cup, the lower cup, was placed on the ground, whereas the other, the upper cup, was fixed 14cm above ground in a horizontal position at the end of a 30cm-long lever. Both subject's food cups in a chamber were covered by a transparent acetate lid that opened only when its opponent perched in front of its upper cup, which then operated the lever allowing thereby the subject to feed from its cups. Otherwise, the cups remained closed, preventing the bird from eating. Hence, each bird could decide either to cooperate (i.e. perch in front of the upper cup), or to defect (i.e. perch in front of the lower cup). The beginning of a trial was signalled by the sound of a bell, and once each of the two birds had chosen either to defect or to cooperate, the observer (ASP) provided them with the corresponding number of food items via plastic tubes that were directly connected to each cup.

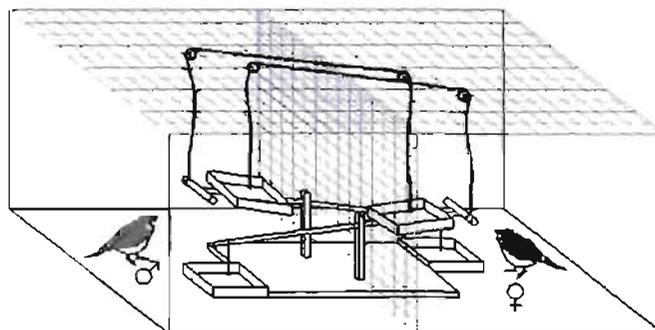


Figure 1. Side view of the experimental apparatus, with a male on one side and a female on the other side. During each trial, pair members received the number of food items that corresponded to the combination of their respective decision. Both could perch in front of either the upper cup, representing the decision to cooperate, or the lower cup, representing the decision to defect.

Training

Before conducting the experiments, we trained the birds to operate the apparatus. The training of each bird took approximately 35 days to complete and was done with its social partner. For the preliminary experiment, the birds were kept in same-sex groups of three birds outside

the training sessions while pairs were kept in individual cages for the main experiment. Each pair was placed in the apparatus 1h in the morning following a 16h food deprivation and 1h in the afternoon after 4h of food deprivation. At the beginning of the training, we used the apparatus in its simplest form, that is without the acetate lids and plastic tubes, so that the birds would become familiar with the environment and learn how to go eat in all food cups. Then, we added successively each element of the apparatus, until both members of each pair were capable of systematically making a choice following the sound of the bell.

Preliminary experiment

The goal of the preliminary experiment was to determine whether the birds were capable of adjusting their behaviour, when we changed the payoff distribution, in order to maximize not only their immediate but also their long-term expected gain. So, we considered three payoff treatments, the Mutualism (M) treatment with the payoff matrix

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

the Prisoner's Dilemma (P) treatment with the payoff matrix

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

and the Defection (D) treatment with the payoff matrix

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

In all payoff matrices, R denotes the number of seeds that each bird received when they both chose to cooperate, while P corresponds to their

payoff when they were both defecting. When only one bird cooperated and the other defected, the rewards were S and T for the co-operator and the defector, respectively. Each bird was tested with its social partner during about 15 consecutive days. For the first 3 to 6 days, they were exposed to the M treatment, in which mutual cooperation is the expected outcome, regardless of whether the same opponents play repeatedly or only once with each other. Then they were exposed to the P treatment, in which mutual cooperation provides the highest expected gain, when the same opponents play together for an unknown number of interactions. Finally they experienced the D treatment, in which mutual defection is the expected outcome. We ended exposure to M, P and D when the birds had experienced a given treatment during at least 3 days and provided they had reached a frequency of 85% or more of mutual cooperation or mutual defection, and maintained it for two consecutive sessions. In one day, each bird experienced 15 consecutive trials in the morning session, and 10 in the afternoon session, for a total of 25 trials per day, with an interval of three minutes between two consecutive trials.

Main experiment

The goal of this experiment was to determine whether the birds could establish and maintain cooperation when they were tested either with their social partner or with an experimental partner. So the protocol was similar to the previous one, except that each bird experienced a three-phase “P-M-P” payoff sequence twice: first with an experimental opponent (the social partner of another bird) and then with its social partner. As above M and P represents the Mutualism and the Prisoner’s Dilemma treatments, respectively.

Each bird was tested with the same experimental partner during the entire “P-M-P” payoff sequence and was submitted in total to about 30 days of testing (3 to 6 days per matrix). The birds experienced 25 trials in the

morning session and 15 in the afternoon session, for a total of 40 trials per day. During each trial we noted the birds' decision, and then we compiled the data to determine which strategy they used. To do so, we calculated the mean probability that the birds cooperated following the T, R, P and S payoffs and then performed paired two-tailed *t*-tests using SPSS version 13.0 for PC. Parametric tests were used because our data conform to the standard assumption of homogeneity of variance and normality.

Results

Preliminary experiment

The mean percent of trials where the two members of a pair cooperated reached 94.7% ($\pm 1.3\%$) after 4 days of exposure to M. Then when we changed payoffs from M to P, the three pairs slightly decreased their levels of cooperation, but still showed persistent levels of mutual cooperation of 85.3% ($\pm 9.3\%$) after 5 days of trials. Finally, when we changed payoffs from P to D, the rate at which the birds cooperated rapidly decreased and after 5 days of exposure to D the pairs mutually defected at 97.33% ($\pm 2.7\%$). Thus the behaviour of the birds was consistent with our expectations in the M and D treatments and these results therefore confirm that they could understand the mechanism of the apparatus and modify their behaviour according to the expected immediate payoffs. In addition, they maintained relatively high levels of mutual cooperation in the P treatment, indicating that they based their decisions on long-term benefits.

Main experiment

Results from the experiment are shown in Fig. 2. When the birds first experienced P, they did not initiate any cooperation, regardless of whether they were tested with an experimental opponent or with their social partner, and after only two days of testing, the pairs were mutually defecting at nearly 100%. When we changed payoffs from P to M, the previously

established mutual defection quickly declined to be replaced by stable mutual cooperation in all four pairs, under both treatments. When we made the third payoff change from M back to P, there was a striking difference between the social and experimental pairs. When the birds were tested with their experimental opponent, they stopped cooperating and fell back to 0% of cooperation (Fig. 2A), while they sustained cooperation when they had their social partner as their opponent (Fig. 2B).

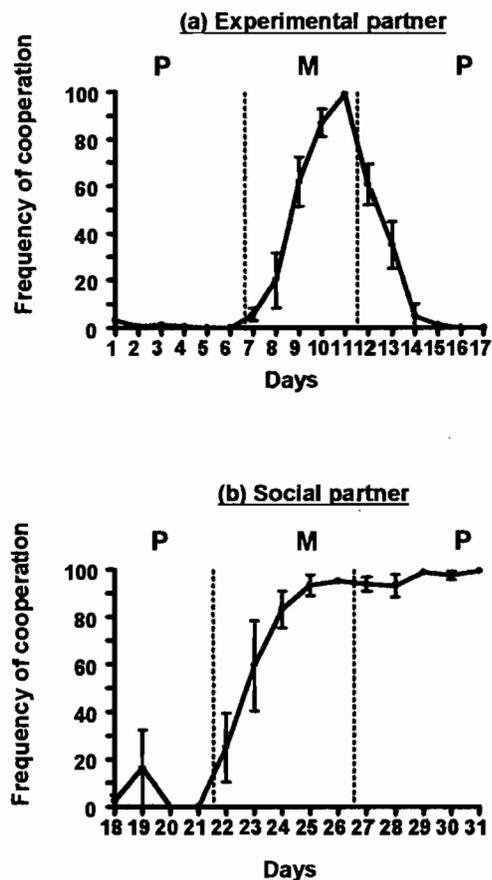


Figure 2. Average change of mutual cooperation over time. Frequencies of trials completed per day when the birds were tested with either (A) their experimental partner or (B) their social partner. The dotted lines represent the transition to the next payoff matrix. P denotes the Prisoner's Dilemma treatment and M the Mutualism treatment. Error bars indicate 95% confidence levels.

As the birds cooperated in the P treatment only with their social partner, we investigated whether they were then using conditional strategies like TFT or Pavlov. To do so, we calculated the parameters t , r , p and s that represent the mean probability of cooperating after obtaining payoff T, R, P and S, respectively. According to the definitions of both strategies, players using TFT are expected to cooperate with a high probability after R or T, and to defect with a high probability after S or P. Therefore, they should be more likely to continue cooperating after R than after S and more likely to switch from defection to cooperation after T than after P. On the other hand, players using Pavlov are expected to cooperate with a high probability after R or P, and to defect with a high probability after S or T. Hence, players using Pavlov, like TFT players, should be more likely to continue cooperating after R than S, but unlike TFT players, they should be more likely to switch to cooperation after P than T.

Our results agree more with TFT as the birds had a higher probability of continuing to cooperate after R than after S (females: $r=0.98$, $s=0.45$; paired t -test, $t_3=4.517$, $P=0.020$, Fig. 3A; males: $r=0.96$, $s=0.23$; paired t -test, $t_3=4.133$, $P=0.026$, Fig. 3B) while the probability that they switch from defection to cooperation was significantly higher after T than after P (females: $t=0.35$, $p=0.07$; paired t -test, $t_3=7.883$, $P=0.004$; males: $t=0.36$, $p=0.04$; paired t -test, $t_3=3.468$, $P=0.040$). Nevertheless, there were two important differences between the observed and predicted probabilities that reflected numerous errors: the birds cooperated more frequently than expected after receiving payoff S while inversely, they defected much more often than predicted after receiving payoff T. On the other hand, our results strongly disagree with Pavlov also because the probability that the birds cooperated was smaller after mutual defection than after the subjects cooperated and the opponent defected, for both females ($p=0.07$; $s=0.45$; paired t -test, $t_3=2.982$, $P=0.058$) and males ($p=0.04$; $s=0.23$; paired t -test, $t_3=1.090$, $P=0.355$).

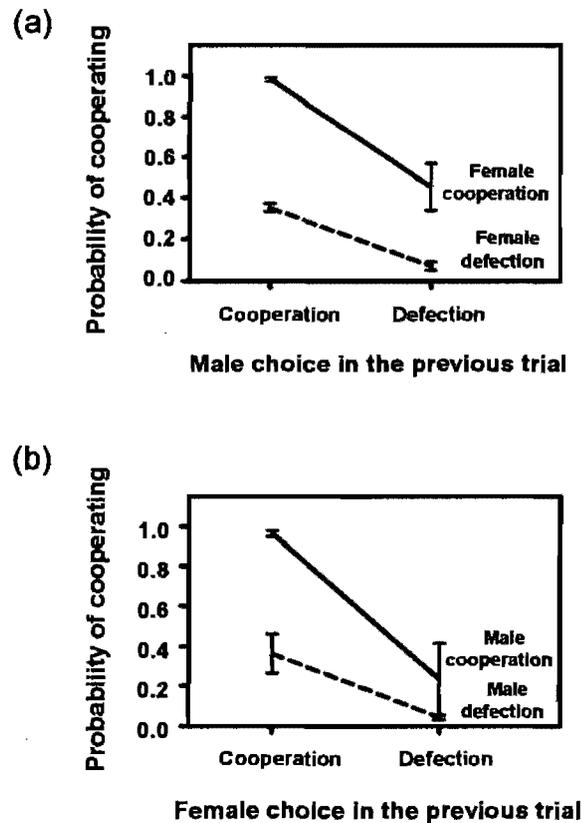


Figure 3. Mean probability of cooperating. Mean probability that (A) a female or (B) a male decides to cooperate during a given trial, in relation to its own decision and that of its partner in the previous trial. The full lines represent the bird's own cooperation in the previous trial, and the dashed lines represent the bird's own defection in the previous trial. Error bars indicate 95% confidence levels.

Discussion

We found that mutual cooperation persisted in our tests of the Prisoner's Dilemma only when the birds had their social partner as their opponent, while they stabilized at mutual defection in all PD treatments when tested with their experimental opponent. Hence our study provides for the first time strong evidence that non-human animals can maintain high levels of cooperation in the iterated PD under no special circumstances other than likely future interactions. Because all the birds experienced the same sequence of tests in the main experience, we cannot totally exclude

the alternative hypothesis that the observed effect is related to the particular sequence of treatments rather than to the certainty of future play. The hypothesis of a sequence effect, however, is very unlikely because the birds we used for the preliminary experiment also maintained high levels of cooperation in the P treatment, even though they had been tested with their social partner immediately after the training session. The difference between the two treatments cannot be due either to the different experience during the training period. Indeed, even if the birds were trained with their social partner, during the training sessions they had always a fixed reward, irrespective of their decision to cooperate or defect. Consequently, they were not trained to cooperate and therefore had not a higher chance of doing so when tested with their social partner rather than with their experimental opponent.

As, although previous laboratory experiments have been unable to find cooperation unless the payoffs were accumulated before being released to the subjects (Stephens et al. 2002, 2006), we show that animals need not always discount the future for immediate rewards. This is not an unexpected result because recent experimental studies have shown that some species, including primates (Mulcahy & Call 2006) and corvids (Clayton et al. 2005; Raby et al. 2007), have the ability of anticipating and behaving on the basis of future consequences. There is therefore no reason why animals that demonstrate this ability in other contexts should systematically give in to the short-term temptation of cheating in an IPD game when long-term benefits exist. Although the results from Stephens and colleagues (Stephens et al. 2002, 2006) with blue jays apparently contradict this view, they actually give some support to our hypothesis. Indeed, in their accumulation treatment, the jays got the food only after a complete sequence of 4 consecutive rounds. Hence they knew at the beginning of a sequence that they would encounter the same opponent for 3 subsequent rounds, and so cooperated frequently. Nevertheless, they never reached perfect mutual cooperation, probably because, unlike the present

study, the subjects knew when the sequence would end and so could defect on the last round (Axelrod & Hamilton 1981).

When players alternate the role of donor or recipient in two subsequent rounds, as in the example of vampire bats (Wilkinson 1984) or both make a decision in the same round but asynchronously, as in the present study, generous TFT (GTFT) does better than any other strategy (Nowak & Sigmund 1993; Frean 1994). Accordingly, we found that the birds usually copied their partner's last choice but were sometimes cooperative after their partner's defection. Cooperation, however, never emerged in the present study because zebra finches, apparently, lack the cognitive abilities required to remember precisely their opponent's last move. Indeed, although the delay between two consecutive rounds was very short, they made numerous errors, that prevented mutual cooperation to evolve: notably, they were almost never cooperative after having defected, and so whatever their opponent did in the previous round. Despite these cognitive constraints, they were nevertheless capable of sustaining high levels of cooperation. Hence, contrary to what is generally assumed (Hammerstein 2002; Stevens & Hauser 2004; Nowak & Sigmund 2005; but see Pfeiffer et al. 2005), our results suggest that reciprocal altruism might be a widespread mechanism that would not be restricted to species with specialized cognitive abilities but to those that established long-term social bonds. However, the importance of reciprocal altruism has probably been underestimated to the detriment of kin selection (Hamilton 1964), because the potential partners with whom animals are the most likely to interact repeatedly with are relatives, and most cooperative acts observed in nature consequently involve kin.

Acknowledgments

During this study, A. St-Pierre was supported from research grants awarded to F. Dubois by the Natural Sciences and Engineering Research Council (Canada). The research presented here was carried out under

animal care permit 06-042 provided by Université de Montréal and conforms to guidelines of the Canadian Council for Animal Care. We thank L.-A. Giraldeau for his constructive comments on the manuscript as well as K. Larose and D. Drullion for their assistance and advice during the experiments.

References

- Axelrod, R. & Hamilton, W. D.** 1981. The evolution of cooperation. *Science*, **211**, 1390-1396.
- Black, J. M.** 1996 *Partnerships in Birds: The Study of Monogamy*. New York: Oxford University Press.
- Clayton, N. S., Dally, J., Gilbert, J. & Dickinson, A.** 2005. Food caching by western scrub-jays (*Aphelocoma californica*) is sensitive to the conditions at recovery. *Journal of Experimental Psychology Animal B*, **31**, 115-124.
- Clements, K. C. & Stephens, D. W.** 1995. Testing models of nonkin cooperation: Mutualism and the Prisoner's Dilemma. *Animal Behaviour*, **50**, 527-535.
- Dugatkin, L. A.** 1997. *Cooperation among animals: An evolutionary perspective*. New York: Oxford University Press. **Frean, M. R.** 1994. The Prisoner's Dilemma without synchrony. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **257**: 75-79.
- Gardner, R. M., Corbin, T. L., Beltramo, J. S. & Nickell, G. S.** 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 Experimental Analysis of Behavior*, **64**, 1-17.
- Hall, S. S.** 2003. Transitions between cooperative and non-cooperative responding in the 'Pigeon's Dilemma'. *Behavioural Processes*, **60**, 199-208.

- Hamilton, W. D.** 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1–52.
- Hammerstein, P.** 2002. Why is reciprocity so rare in social animals. In: *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation* (Ed. by P. Hammerstein), pp. 83-94. Cambridge: MIT Press.
- Milinski, M. & Wedekind, C.** 1998. Working memory constrains human cooperation in the Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 13755-13758.
- Mulcahy, N. J. & Call, J.** 2006. Apes save tools for future use. *Science*, **312**, 1038-1040.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K.** 1992. Tit-for-Tat in heterogeneous populations. *Nature*, **355**, 250-253.
- Nowak, M. & Sigmund, K.** 1993. A strategy of win stay, lose shift that outperforms Tit-for-Tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature*, **364**, 56-58.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K.** 2005. Evolution of indirect reciprocity. *Nature*, **437**, 1291-1298.
- Pfeiffer, T., Rutte, C., Killingback, T., Taborsky, M. & Bonhoeffer, S.** 2005. Evolution of cooperation by generalized reciprocity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **272**, 1115-1120.
- Raby, C. R., Alexis, D. M., Dickinson, A. & Clayton, N. S.** 2007. Planning for the future by western scrub-jays. *Nature*, **445**, 919-921.
- Reboreda, J. C. & Kacelnik, A.** 1993. The role of autoshaping in cooperative 2-player games between starlings. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, **60**, 67-83.
- Sachs, J. L., Mueller, U. G., Wilcox, T. P. & Bull, J. J.** 2004. The evolution of cooperation. *The Quarterly Review of Biology*, **79**, 135-160.

- Stephens, D. W.** 2000. Cumulative benefit games: Achieving cooperation when players discount the future. *Journal of Theoretical Biology*, **205**, 1-16.
- Stephens, D. W. & Anderson, D.** 2001. The adaptive value of preference for immediacy: when shortsighted rules have farsighted consequences. *Behavioral Ecology*, **12**, 330-339.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M. & Stevens, J. R.** 2002. Discounting and reciprocity in an Iterated Prisoner's Dilemma. *Science*, **298**, 2216-2218.
- Stephens, D.W., McLinn, C.M. & Stevens, J.R.** 2006. Effects of temporal clumping and payoff accumulation on impulsiveness and cooperation. *Behavioural Processes*, **71**, 29-40.
- Stephens, D. W., Nishimura, K. & Toyer, K.B.** 1995. Error and discounting in the Iterated Prisoner's Dilemma. *Journal of Theoretical Biology*, **176**, 457-469.
- Stevens, J. R. & Hauser, M. D.** 2004. Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, **8**, 60-65.
- Stevens, J.R. & Stephens, D.W.** 2004. The economic basis of cooperation: tradeoffs between selfishness and generosity. *Behavioral Ecology*, **15**, 255-261.
- Trivers, R. L.** 1971. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology* **46**, 35-57.
- Wedekind, C. & Milinski, M.** 1996. Human cooperation in the simultaneous and the alternating Prisoner's Dilemma: Pavlov versus Generous Tit-for-Tat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**, 2686-2689.
- Wilkinson, G. S.** 1984 Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, **308**, 181-184.
- Wilkinson, G. S.** 1988. Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethology and Sociobiology*, **9**, 85-100..

ANNEXE II

Formes de la chambre pour l'entraînement

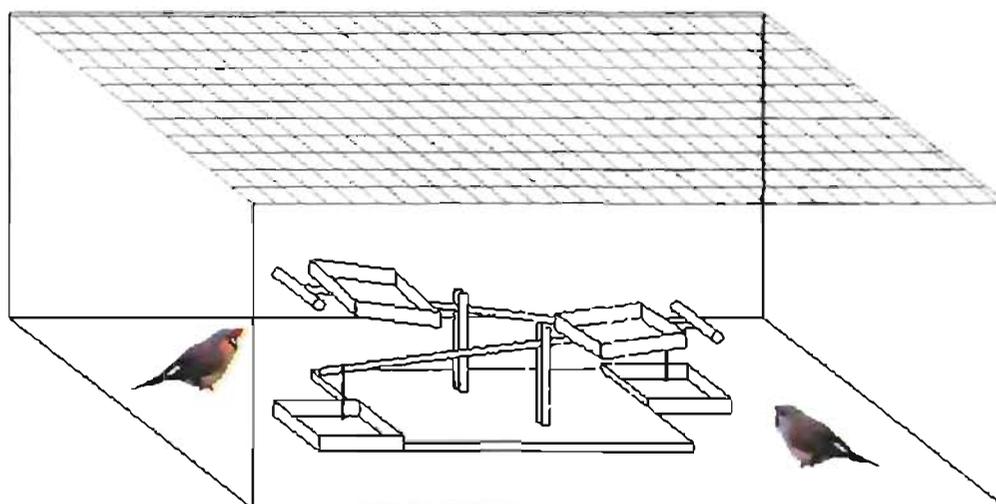


Figure 1. Schéma de la chambre expérimentale séparée en deux compartiments avec le dispositif placé au centre dans sa forme la plus simple, avec tous les éléments encombrant enlevés. Forme utilisée pour les étapes 1 à 3 de l'entraînement.

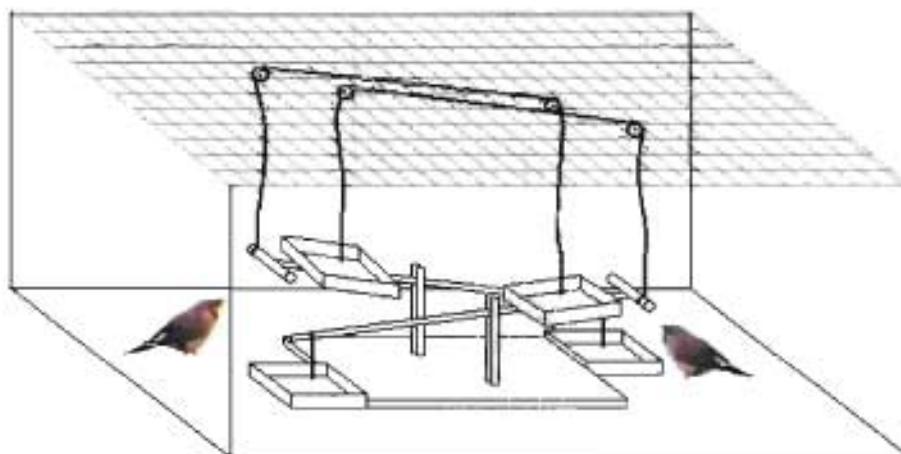


Figure 2. Schéma de la chambre expérimentale séparée en deux compartiments avec le dispositif placé au centre dans sa forme moyennement complexe, avec couvercles des mangeoires hautes et cordes d'ajoutés. Forme utilisée pour les étapes 4 et 5 de l'entraînement.

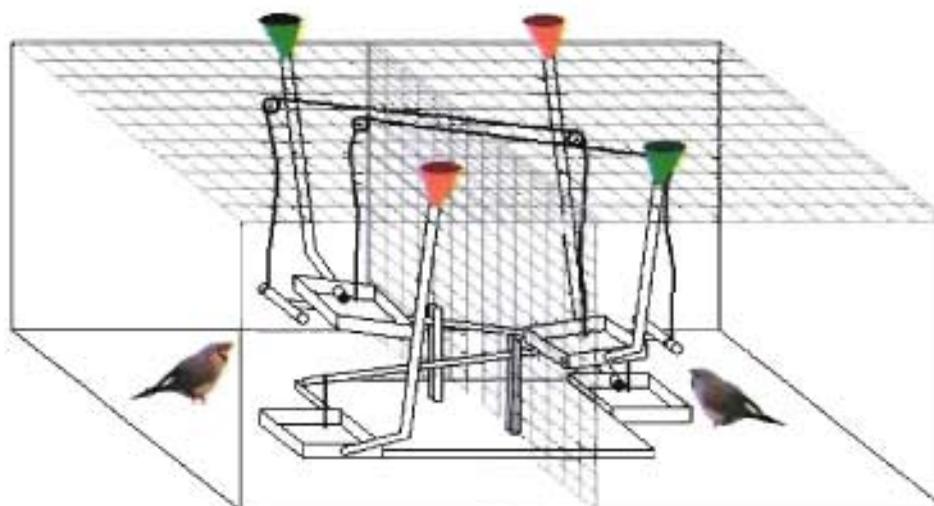


Figure 3. Schéma de la chambre expérimentale séparée en deux compartiments avec le dispositif placé au centre dans sa forme la plus complexe, avec tubes ajoutés pour distribuer la nourriture (vert pour coopération, orange pour non coopération). Forme utilisée pour les étapes 6 et 7 de l'entraînement, ainsi que pour la prise de donnée lors de manipulations expérimentales.

(d)

			Essai																									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Couple 1	am	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
		féfelle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 2	am	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 2	Dx	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 3	am	mâle 4	D	C	C	C	C	D	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 3	D	C1	D	D	D	C	C	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 4	D	D	C	C	D	D	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 3	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 4	am	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	C	D	C	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D

(e)

			Essai																									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Couple 1	am	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 1	D	D	D	D	D	D	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 2	am	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 3	am	mâle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 4	am	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	C	D	C	D	D	D	D	D	D	C
	pm	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D

(f)

			Essai																									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Couple 1	am	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 2	am	mâle 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
		féfelle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	pm	mâle 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Couple 3	am	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
		féfelle 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	pm	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Couple 4	am	mâle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
		féfelle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	pm	mâle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

Tableau 1. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 6 jours consécutifs (a-f), de la première condition, soit jouer une première fois au Dilemme du Prisonnier avec partenaire expérimental. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.

(d)

			Essai																									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Couple 1	am	mâle 2	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D	D
		femelle 1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C	C
	pm	mâle 2	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C											
		femelle 1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1											
Couple 2	am	mâle 3	C	C	C1	C	C	C	C	C	C	C1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D	C	C
		femelle 2	C1	C1	C	C1	C1	C1	C1	C1	C	C1	C	C1	C1													
	pm	mâle 3	C	C	C	C	C	C	D	C	C	C	C	C	C	C	C											
		femelle 2	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C	C1																		
Couple 3	am	mâle 4	C	C	C1	C	C1	C	D	C	C	C1	C	C	C	C1	C	C	C	C1	C	C	C	C	C	C	C	C
		femelle 3	D	C1	C	C1	C	C1	C	D	C1	C	D	D	D	D	C	D	C1	C	D	C1	D	C1	C1	D	C1	
	pm	mâle 4	C1	C	C	C1	C1	C	C	C1	C	C	C	C	C	C	C											
		femelle 3	C	C1	C1	C	C	C1	C1	C	C1	C1	D	D	C1	C	C1											
Couple 4	am	mâle 1	C	C	D	C	C	C	D	C	D	C	C	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D	C	C	C1
		femelle 4	C1	C1	C	C1	C1	C1	C	C1	C	C1	C1	C	C1	C	C1	C1	C									
	pm	mâle 1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C											
		femelle 4	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1											

(e)

			Essai																									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Couple 1	am	mâle 2	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		femelle 1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1
	pm	mâle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
		femelle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Couple 2	am	mâle 3	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		femelle 2	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C	C1															
	pm	mâle 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
		femelle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Couple 3	am	mâle 4	C1	C	C1	C	C	C	C	C	C1	D	C	C1	C1	C	C1	C	C	C1	C	C1	C	C	C	C	C	C1
		femelle 3	C	C1	C	C1	C1	C1	C1	C	C	C1	C	C	C	C1	C	C1	C1	C	C1	C	C1	C1	C1	C1	C1	C
	pm	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
		femelle 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Couple 4	am	mâle 1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		femelle 4	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1
	pm	mâle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
		femelle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	

Tableau 2. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 5 jours consécutifs (a-e), de la deuxième condition, soit jouer au Mutualisme avec partenaire expérimental. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.

(d)

			Essai	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Couple 1	am	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
		fémele 1	C	C	C	C	D	C	C	C	D	C	C	C	C	D	C	D	D	D	D	C	C	D	D	D	D	C	D
	pm	mâle 2	D	D	C1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 2	am	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	C	D	D	
		fémele 2	C	C	C	C	C	D	D	D	D	C	C	C	D	C	C	C	C	C	C	D	C	D	C	D	C1	C	D
	pm	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 2	D	D	C	D	D	C	D	D	D	D	D	D	D	C	C	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 3	am	mâle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
		fémele 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 4	am	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D

(e)

			Essai	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Couple 1	am	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	
		fémele 1	D	D	D	C	C	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 2	am	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 2	D	D	C	C	D	C	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 2	D	C	C	C	D	D	C	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 3	am	mâle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		fémele 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Couple 4	am	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		fémele 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

(f)

			Essai	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Couple 1	am	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 1	D	D	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		fémele 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Couple 2	am	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		fémele 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Couple 3	am	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		fémele 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	pm	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		fémele 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Couple 4	am	mâle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		fémele 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	pm	mâle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		fémele 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

Tableau 3. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 6 jours consécutifs (a-f), de la troisième condition, soit jouer une seconde fois au Dilemme du Prisonnier avec partenaire expérimental. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.

(c)

Essai			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Couple 1	am	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	C	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D										
		féfelle 1	D	D	D	D	D	C	D	C	D	C	D	D	D	D	D										
Couple 2	am	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	C	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D										
		féfelle 2	D	D	C	D	D	D	D	D	C	D	D	D	C	D	D										
Couple 3	am	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D										
		féfelle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D										
Couple 4	am	mâle 4	D	D	D	C	C	C	D	D	D	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	C	D	D	D
		féfelle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D										
		féfelle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D										

(d)

Essai			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Couple 1	am	mâle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 1	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/										
		féfelle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/									
Couple 2	am	mâle 2	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 2	D	D	D	D	C	D	D	D	D	D	D	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/										
		féfelle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/									
Couple 3	am	mâle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 3	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/										
		féfelle 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/									
Couple 4	am	mâle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
		féfelle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
	pm	mâle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D										
		féfelle 4	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D										

Tableau 4. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 4 jours consécutifs (a-d), de la quatrième condition, soit jouer une première fois au Dilemme du Prisonnier avec son partenaire social. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.

(d)

			Essai	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Couple 1	am	mâle 1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1
	pm	mâle 1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C									
		féfelle 1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1									
Couple 2	am	mâle 2	C	C	C	C	C	C	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 2	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C	C1																		
	pm	mâle 2	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C									
		féfelle 2	D	C1																								
Couple 3	am	mâle 3	C	C	C	C	C	C	D	C	C	C	C	D	C	C	D	C	C	C	D	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 3	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C	C1	C1	C1	C1	C	C1	C1	C	C1	C1	C	C1							
	pm	mâle 3	C	D	C	C	C	C	C	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C									
		féfelle 3	C1	C	C1	C1	C1	C1	C1	C	C1	C1	C1	C1	C	C1	C1	C	C1									
Couple 4	am	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	pm	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

(e)

			Essai	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Couple 1	am	mâle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	pm	mâle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Couple 2	am	mâle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	pm	mâle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Couple 3	am	mâle 3	C	C	C	C	C	C1	C	D	C1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 3	C1	C1	C1	C1	C1	C	C1	D	C	C1																
	pm	mâle 3	C	C	C	C	C	C	C	C	C1	D	C	C	C	C	C	C	C	C								
		féfelle 3	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C1	C	D	C1	C1	C1	C1	C												
Couple 4	am	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	pm	mâle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
		féfelle 4	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

Tableau 5. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 5 jours consécutifs (a-e), de la cinquième condition, soit jouer au Mutualisme avec son partenaire social. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.

(d)

		Essai	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Couple 1	am	mâle 1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 1	C1																								
	pm	mâle 1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 1	C1																								
Couple 2	am	mâle 2	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 2	C1																								
	pm	mâle 2	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 2	C1																								
Couple 3	am	mâle 3	C	C	C	C	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 3	C1	C1	C1	C1	C																				
	pm	mâle 3	C	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 3	C1	C	C1																						
Couple 4	am	mâle 4	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 4	C1																								
	pm	mâle 4	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 4	C1																								

(e)

		Essai	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Couple 1	am	mâle 1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 1	C1																								
	pm	mâle 1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 1	C1																								
Couple 2	am	mâle 2	C	C	C	C	C	C1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 2	C1	C1	C1	C1	C1	C	C1																		
	pm	mâle 2	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 2	C1																								
Couple 3	am	mâle 3	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 3	C1																								
	pm	mâle 3	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 3	D	C1																							
Couple 4	am	mâle 4	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 4	C1																								
	pm	mâle 4	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
		féfelle 4	C1																								

Tableau 6. Combinaison des choix de chaque oiseau à chaque essai, pour 5 jours consécutifs (a-e), de la sixième et dernière condition, soit jouer une seconde fois au Dilemme du Prisonnier avec son partenaire social. Vert=CC, jaune=DC, rose=CD et orange=DD. C1=premier à avoir fait son choix, Dx=n'a pas mangé son gain.