

Membre de l'université Paris Lumières

Mathilde LALOT

DES PRECURSEURS DE LA MORALE : INFLUENCE DE L'IDENTITE ET DU COMPORTEMENT SUR LES CHOIX PROSOCIAUX, UNE ETUDE COMPARATIVE CHEZ DIFFERENTES ESPECES DE MAMMIFERES ET D'OISEAUX

Thèse présentée et soutenue publiquement le 13/12/2017
en vue de l'obtention du doctorat de **Ethologie et cognition comparées** de
l'Université Paris Nanterre
sous la direction de Mme Dalila BOVET (Université Paris Nanterre)

Jury :

Rapporteur :	M. Christophe FERON	MCU, HDR, Université Paris XIII, Sorbonne Paris Cité
Rapporteur :	M. Bernard THIERRY	DR1, HDR, Institut Pluridisciplinaire Hubert CURIEN - CNRS
Membre du jury :	M. Gérard LEBOUCHER	PR, HDR, Université Paris Nanterre
Membre du jury :	Mme Dalila BOVET	PR, HDR, Université Paris Nanterre



UNIVERSITE PARIS NANTERRE

ECOLE DOCTORALE 139 : CONNAISSANCE, LANGAGE, MODELISATION

Thèse

Pour obtenir le grade de :

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS NANTERRE

Discipline : Neurosciences

Spécialité : Éthologie

Présentée et soutenue publiquement par :

Mathilde LALOT

Le 13 décembre 2017

**DES PRECURSEURS DE LA MORALE : INFLUENCE DE
L'IDENTITE ET DU COMPORTEMENT SUR LES CHOIX
PROSOCIAUX, UNE ETUDE COMPARATIVE CHEZ
DIFFERENTES ESPECES DE MAMMIFERES ET D'OISEAUX**

Devant le jury composé de :

Dalila BOVET	Directrice de Thèse	<i>Université Paris Nanterre</i>
Gérard LEBOUCHER	Examineur	<i>Université Paris Nanterre</i>
Christophe FERON	Rapporteur	<i>Université Paris XIII</i>
Bernard THIERRY	Rapporteur	<i>Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien</i>



UNIVERSITE PARIS NANTERRE

ECOLE DOCTORALE 139 : CONNAISSANCE, LANGAGE, MODELISATION

Thèse

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS NANTERRE

Discipline : Neurosciences

Spécialité : Éthologie

Présentée et soutenue publiquement par

Mathilde LALOT

Le 13 décembre 2017

**DES PRECURSEURS DE LA MORALE : INFLUENCE DE
L'IDENTITE ET DU COMPORTEMENT SUR LES CHOIX
PROSOCIAUX, UNE ETUDE COMPARATIVE CHEZ
DIFFERENTES ESPECES DE MAMMIFERES ET D'OISEAUX**

Devant le jury composé de

Dalila BOVET	Directrice de Thèse	<i>Université Paris Nanterre</i>
Gérard LEBOUCHER	Examineur	<i>Université Paris Nanterre</i>
Christophe FERON	Rapporteur	<i>Université Paris XIII</i>
Bernard THIERRY	Rapporteur	<i>Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien</i>

DES PRECURSEURS DE LA MORALE
INFLUENCE DE L'IDENTITE ET DU COMPORTEMENT SUR LES
CHOIX PROSOCIAUX
UNE ETUDE COMPARATIVE CHEZ DIFFERENTES ESPECES
DE MAMMIFERES ET D'OISEAUX

Par Mathilde LALOT

Sous la direction de

Dalila BOVET

RESUME

De nombreuses études récentes indiquent que des précurseurs de la morale humaine pourraient exister chez les animaux non humains. Parmi ces précurseurs, la prosocialité (comportements produisant un bénéfice pour un receveur sans nécessairement induire de coût pour l'acteur) est considérée comme une composante fondamentale de tout système moral. De nombreuses expériences réalisées chez des primates ont montré que la prosocialité des sujets pouvait être influencée par différents facteurs d'identité des individus (*e.g.*, le degré de tolérance au sein de la dyade testée, les rangs hiérarchiques des deux individus et le sexe du sujet et du receveur) et de comportement du receveur (*e.g.*, communication et réciprocité). De plus, il a souvent été présupposé que ces comportements seraient apparus dans le but d'améliorer l'efficacité des soins parentaux, ce qui pourrait expliquer que, chez les espèces présentant des patterns de soins majoritairement maternels, les femelles manifestent parfois de meilleures performances dans ces tâches. Nous avons donc choisi d'étudier la prosocialité en tenant compte, en plus des autres facteurs le fait d'être en période de reproduction ou non et le fait d'avoir (et/ou d'avoir déjà eu) ou non des petits. Nous avons effectué des expériences de tests de choix prosociaux (PCT) chez plusieurs espèces de mammifères et d'oiseaux : des cochons d'Inde (rongeurs présentant des soins maternels), des capybaras (rongeurs présentant des soins biparentaux), des dauphins souffleurs (présentant des soins maternels), des canaris (présentant des soins biparentaux) et des perruches ondulées (présentant des soins biparentaux). Nos expériences de PCT donnaient la possibilité au sujet de choisir un objet parmi trois : choisir l'objet prosocial induisait de récompenser simultanément le sujet et l'individu receveur présent dans la zone adjacente, choisir l'objet égoïste n'induisait de récompenser que le sujet et choisir l'objet nul induisait de ne récompenser personne. Nos résultats ont montré un effet positif de la tolérance de la dyade sur la prosocialité des sujets. Les sujets se montraient également plus prosociaux envers leurs subordonnés qu'envers leurs dominants, ce qui suggèrent que la prosocialité pourrait être utilisée comme un moyen de maintenir son rang hiérarchique. Si, lors des expériences de PCT chez nos sujets oiseaux, les femelles tendaient à être plus prosociales, les mâles se montraient, en revanche, plus prompts à partager de la nourriture, suggérant que, chez des espèces à soins biparentaux, les différences de prosocialité entre les sexes pourraient être moins marquées. La période de reproduction et (plus encore) le fait d'avoir ou d'avoir eu des petits semblait entraîner une augmentation de la prosocialité, surtout envers le partenaire de reproduction et ses petits, ce qui pourrait être interprété comme un ensemble de comportements permettant de mieux

transmettre ses gènes. Nous avons trouvé des patterns de réciprocité directe chez nos sujets, devenant plus prosociaux lorsque le receveur s'était lui-même montré prosocial lors de la session précédente. Les communications émises par le receveur ont également influencé positivement ou négativement (selon leur nature) les choix du sujet. L'ensemble de nos résultats montrent qu'il est possible et souhaitable d'étudier la prosocialité en dehors des primates, nos sujets s'étant montrés capables de prendre en compte à la fois des facteurs d'identité du receveur et son comportement.

MOTS-CLES

Prosocialité – Réciprocité – Sexe – Soins Parentaux – Dominance – Communication

ESPECES ETUDIEES

Cochons d'Inde – *Cavia porcellus*

Capybaras – *Hydrochoerus hydrochaeris*

Dauphins souffleurs – *Tursiops truncatus*

Canaris domestiques – *Serinus canaria*

Perruches ondulées – *Melopsittacus undulatus*

Precursors of Morality: Influence of Identity and Behaviour on Prosocial Choices, a Comparative Study in Different Species of Mammals and Birds

ABSTRACT

Many recent studies indicate that precursors of human morality may exist in non human animals. Among these precursors, prosociality (behaviours that produce a benefit for a recipient without necessarily involving a cost for the actor) is considered a fundamental component of any moral system. Numerous experiments in primates have shown that the prosociality of subjects can be influenced by different factors of individuals' identity (*e.g.*, the level of tolerance within the tested dyad, the hierarchical ranks of both individuals, and the sex of the subject and the recipient) and of recipients behaviours (*e.g.*, communication and reciprocity). In addition, it has often been assumed that these behaviours evolved to improve the efficiency of parental care, which could explain why, in species with predominantly maternal care patterns, females sometimes show better performances in these tasks. Therefore, we chose to study prosociality by taking into account, in addition to the other mentioned factors, whether the subjects were in the reproductive period or not and whether they had (and/or had previously had) young or not. We conducted Prosocial Choice Tests (PCT) in several species of mammals and birds: Guinea pigs (rodents with maternal care pattern), capybaras (rodents with biparental care pattern), bottlenose dolphins (with maternal care pattern), canaries (with biparental care pattern) and budgerigars (with biparental care pattern). In our PCT experiments the subject could choose one object among three: choosing the prosocial object induced to simultaneously reward the subject and the recipient individual present in the adjacent area, choosing the selfish object induced to only reward the subject, and choosing the null object induced to reward no one. Our results showed a positive effect of the tolerance of the dyad on subjects' prosociality. The subjects were also more prosocial toward their subordinates than toward their dominants, suggesting that prosociality could be used as a way to maintain its own rank to conspecifics. While, in PCT experiments in the tested birds, females tended to be more prosocial, in the tested birds, males were more likely to share food, suggesting that in species presenting a biparental care pattern, differences in

prosociality between sexes might be less obvious. The reproductive period and (even more) having (or having had) young seemed to increase the subjects' prosociality, especially towards their reproductive mate and their offspring, which could be interpreted as behaviours that ultimately spread their own genes. We found patterns of direct reciprocity, our subjects becoming more prosocial when the recipient was prosocial in the previous session. Communications from the recipient also influenced positively or negatively (depending on their nature) the subjects' choices. All of our results show that it is possible and desirable to study prosociality outside primates, our subjects having been able to take into account both the recipient's identity and its behaviour.

KEYWORDS

Prosociality – Reciprocity – Sex – Parental Care – Dominance – Communication

STUDIED SPECIES

Guinea pigs – *Cavia porcellus*

Capybaras – *Hydrochoerus hydrochaeris*

Bottlenose dolphins – *Tursiops truncatus*

Canaries – *Serinus canaria*

Budgerigars – *Melopsittacus undulatus*

Avant propos

Ce doctorat a été financé par une bourse du MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE.

Les observations comportementales des perruches ondulées (*Melopsittacus undulatus*) et des canaris (*Serinus canaria*) ont été réalisées au Laboratoire Éthologie Cognition Développement (LECD) de l'Université Paris Nanterre, celles des capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) et des cochons d'Inde (*Cavia porcellus*) ont été effectuées à la Ménagerie du Jardin des Plantes, affilié au Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) et les études comportementales des dauphins souffleurs (*Tursiops truncatus*) ont été menées au delphinarium du Parc Astérix.



Notes aux lecteurs

Les chapitres composant ce manuscrit ont été rédigés sous la forme d'articles, qui ont été écrits pour être publiés indépendamment les uns des autres. Par conséquent, le lecteur attentif pourra noter certaines redondances d'un chapitre à l'autre. Tous les chapitres sont donc des projets d'articles. Deux articles ont été soumis, ils sont présents en ***Annexe 2*** :

- L'article "Family first! Influence of parental investment in Guinea pigs (*Cavia porcellus*) prosocial choices." a été soumis dans le journal *Animal Behaviour*.
- L'article "Prosocial and selfish strategies in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in a non-reproductive context." a été soumis dans le journal *Behavioural Processes*.
- L'article "Influence of sex, cognition and audience effect on bottlenose dolphins' (*Tursiops truncatus*) prosocial and reciprocal strategies." sera prochainement soumis dans le journal *Animal Cognition*.
- L'article "Parental expertise and personality impact prosociality and reciprocity in domestic canaries (*Serinus canaria*).", sera prochainement soumis dans le journal *Plos One*.
- L'article "Prosocial strategies in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) in a non-reproductive context." sera prochainement soumis dans le journal *Behavioural Processes*.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury, Christophe FERON, Bernard THIERRY, Gérard LEBOUCHER et Dalila BOVET, pour avoir accepté d'évaluer ce travail, en espérant que la lecture du manuscrit fut agréable et stimulante.

Un grand merci à Dalila BOVET, pour m'avoir encadrée, non seulement durant ma thèse mais également au cours de précédents stages. Merci de m'avoir donné ma chance alors que je n'étais qu'en Licence et merci pour ton soutien et tes conseils avisés. Merci également pour la liberté d'action que tu m'as apportée ; cette composante fut relativement nécessaire à mon épanouissement.

Merci à Gérard LEBOUCHER, d'une part, et à Sébastien DEREGNAUCOURT, d'autre part, successivement directeurs du LECD, pour m'avoir accueillie au sein de son laboratoire.

Merci à mes collaborateurs de la Ménagerie du Jardin des Plantes, Michel SAINT JALME et Aude BOURGEOIS pour m'avoir permis d'effectuer mes expérimentations durant deux années consécutives. Je tiens également à remercier les soigneurs de la Ménagerie pour leur adaptabilité, leur disponibilité et leurs bons soins aux animaux participants aux études.

Merci à mes collaborateurs du Parc Astérix, Fabienne DELFOUR et Birgitta MERCERA pour avoir accepté que je réalise mes expérimentations au sein du Delphinarium et pour m'avoir fait découvrir le monde fascinant des cétacés. Je remercie également les soigneurs, Deborah MALLET, Caroline LEVY, Stéphane LECKI, Julie LOVATO, Lauranne TORRES, Daphné VERGON, Fleur BESSNYOI et Juana SERRANO, pour leur investissement dans cette expérience, pour leur bonne humeur et pour la super ambiance du Delphinarium. Je tiens en particulier à remercier Bastien SERVIERES pour l'indéfectible soutien dont il a fait preuve. Merci également à Olivier ADAM de l'Université Paris Sud pour m'avoir prêté un hydrophone.

Merci à tous les membres du Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Laurent NAGLE, Éric VALLET, Michel KREUTZER, Nathalie BEGUIN, Frédérique HALLE, Sébastien DERÉGNAUCOURT, Mathieu AMY, Tudor DRAGANOIU, Maya GRATIER, Rana ESSEILY, Anne BOBIN-BÈGUE, Pascal MALLET, Bahia GUELLAÏ et Josette JIGOMAS pour avoir donné au LECD cette ambiance si particulière qui fait qu'on y

va (et qu'on y retourne) toujours avec le sourire. La vie au laboratoire fut formidable grâce à vous.

Merci aux animaliers, Philippe GROUE, Emmanuelle MARTIN, Aurore PICHON et Joshua GOUIN d'avoir pris soin des canaris et des perruches ondulées.

Merci aux anciens doctorants qui m'ont accueillie lors de mon premier stage au laboratoire, en 2008, et en particulier à Franck PÉRON pour m'avoir fait découvrir le monde merveilleux de la cognition chez les perroquets.

Un grand merci à la « Team », Guillaume HUET DES AUNAY, Davy UNG, Ophélie BOUILLET, Ahmed BELGUERMI, Nelly PRAGER, Alice DUPUIS, Florian DEMANGEON pour les discussions, les fous rires, les soirées, les parties de saboteurs, les crêpes, les évaluations de gâteaux des stagiaires (cette mission requérait bien vos compétences) et les sacrés souvenirs que je garde de ces dernières années ! Je remercie également Agatha LIEVIN-BAZIN, Pauline SALVIN et Lucille LEMAGUER pour leur bonne humeur et merci à Sarah JEANNIN pour sa gentillesse, son humour et pour m'avoir convaincue que je pouvais apprécier l'escalade. Je remercie également Aline COUDRAY pour son soutien et sa relecture de certains articles.

Merci à tous mes stagiaires pour leur bonne humeur et pour leur investissement dans ces expériences et pour leur joie de vivre. Votre investissement a rendu possible la réalisation de cinq expérimentations de huit mois menées à 50km les unes des autres. Sans vous ça n'aurait pas été possible (ou encore plus long). Je serai toujours là si vous avez besoin de conseils, de coaching ou de recommandation.

Enfin, un grand merci à l'amour de ma vie, Laurent HANOTEL, à ma famille et à mes amis pour m'avoir énormément soutenue durant la rédaction de ce manuscrit, pour leur patience et pour leur amour, tout simplement. Je ne vous remercierai jamais assez pour tout !

Chacun de vous a changé ma vie, d'une façon ou d'une autre et je vais conclure rapidement (non, je ne suis pas submergée par l'émotion à l'idée de finir ce doctorat, je ne vois pas de quoi vous parlez, je ne suis pas si émotive... hum !) en vous disant que la route se poursuit et en vous invitant à vous joindre à moi pour de prochaines aventures.

Table des matières

Résumé	6
Abstract	8
Avant propos	11
Notes aux lecteurs	12
Remerciements	13
INTRODUCTION GENERALE	24
I. UNE MORALE ANIMALE ?	25
I.A. Des Précurseurs de la Morale	26
I.A.1. Prosocialité.....	29
I.A.2. Règles sociales & Equité	38
I.A.3. Gestion des conflits.....	44
I.B. Des Différences Entre les Sexes	46
I.B.1. Différences dans la Prosocialité.....	47
I.B.2. Différences dans le Respect des Règles Sociales	48
I.B.3. Différences dans l'Aversion à l'Inéquité	49
I.B.4. Différences dans la Réciprocité	51
I.B.5. Différences dans la Gestion des Conflits	51
I.B.6. Le sexe du Receveur	53
II. METHODES D'ETUDES DE LA PROSOCIALITE.....	55
II.A. Test de Choix Prosocial (PCT)	55
II.A.1. Différents Contrôles Possibles.....	56
II.A.2. Un Dispositif Simple	57
II.A.3. Des Expériences Longues	58
II.A.4. La Position de l'Individu Receveur	59
II.A.5. Visibilité de la Récompense Alimentaire	61
II.A.6. Nature de la Récompense Alimentaire	62
II.A.7. La Quantité d'Effort à Fournir.....	63
II.A.8. La Taille de l'Echantillon	63
II.A.9. Le Déroulement des Sessions	64
II.B. Test d'Aide (GAT)	65

II.B.1. Aide Ciblée (TA)	65
II.B.2. Aide à l’Evasion (EA)	66
II.C. Choix d’une Méthodologie pour nos Expériences.....	67
III. FACTEURS INFLUENÇANT LA PROSOCIALITE	69
III.A. Identité du Receveur & Relation partagée avec le Sujet	69
III.A.1. Parenté, Affinité, Familiarité	69
III.A.1.a. Degré de Parenté	69
III.A.1.b. Degré d’Affinité.....	71
III.A.1.c. Degré de Familiarité.....	72
III.A.2. Hiérarchie de Dominance	73
III.A.3. Sexe & Potentialité de Reproduction.....	75
III.A.3.a. Différence Entre les Sexes	76
III.A.3.b. Reproduction & Soins Parentaux.....	76
III.B. Comportement du Receveur	82
III.B.1. Communications	82
III.B.2. Réciprocité	85
III.C. Caractéristiques Individuelles du Sujet	91
III.D. Effet d’Audience.....	94
IV. MODELES BIOLOGIQUES, CHOIX DES ESPECES	96
IV.A. Cochons d’Inde (<i>Cavia porcellus</i>)	98
IV.B. Capybaras (<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>)	99
IV.C. Dauphins souffleurs (<i>Tursiops truncatus</i>)	100
IV.D. Canaris domestiques (<i>Serinus canaria</i>)	103
IV.E. Perruches ondulées (<i>Melopsittacus undulatus</i>)	104
CHAPITRE I – ARTICLE SUR L’ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES COCHONS D’INDE (<i>CAVIA PORCELLUS</i>)	108
Family first! Influence of parental investment in Guinea pigs (<i>Cavia porcellus</i>) prosocial choices.....	109
Abstract.....	110
Introduction	111
Familiarity & Tolerance	113
Dominance	114
Sex & Parental Care.....	116
Reciprocity.....	117

Communication.....	118
Materials and Methods	122
Subjects & housing.....	122
Apparatus.....	124
Familiarisation phase	125
Training and Test phases	125
Ethical note	127
Statistical analysis.....	127
Results	128
Tolerance	128
Dominance.....	129
Sex & Parental Care.....	129
Reciprocity.....	133
Communication.....	135
Discussion.....	137
Tolerance	137
Dominance.....	138
Sex & Parental Care.....	139
Reciprocity.....	142
Communication.....	145
Conclusion.....	147
Acknowledgments	148
References	148
CHAPITRE II – ARTICLE SUR L’ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES CAPYBARAS (<i>HYDROCHOERUS HYDROCHAERIS</i>)	164
Prosocial and selfish strategies in capybaras (<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>) in a non- reproductive context.....	165
Abstract.....	166
Introduction	167
Materials and Methods	173
Subjects & housing.....	173
Apparatus.....	174
Familiarisation phase	175
Training and Test phases	175

Ethical note	176
Statistical analysis.....	176
Results	177
Discussion.....	181
Acknowledgments	186
References	186
CHAPITRE III – ARTICLE SUR L’ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES DAUPHINS SOUFFLEURS (<i>TURSIOPS TRUNCATUS</i>)	200
Influence of sex, cognition and audience effect on bottlenose dolphins’ (<i>Tursiops truncatus</i>) prosocial and reciprocal strategies	201
Abstract.....	202
Introduction	203
Materials and Methods	212
Subjects & housing.....	213
Apparatus.....	213
Familiarisation phase	215
Training and Test phases	215
Ethical note	216
Statistical analysis.....	217
Results	217
Discussion.....	220
General Conclusion	225
Acknowledgments	226
References	227
CHAPITRE IV – ARTICLE SUR L’ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES CANARIS DOMESTIQUES (<i>SERINUS CANARIA</i>)	246
Parental expertise and personality impact prosociality and reciprocity in domestic canaries (<i>Serinus canaria</i>)	247
Abstract.....	248
Introduction	249
Sex and Parental Care.....	253
Communication.....	255
Individual Features	256
Materials and Methods	259

Subjects & housing	259
Testing Canaries' Prosocial Tendencies	259
Apparatus	259
Familiarisation phase	261
Training and Test phases	261
Testing Canaries' Food Sharing Abilities.....	262
Testing Canaries' Personality	263
Locomotion & Sociality	264
Boldness & Obstinacy.....	264
Aggressiveness.....	264
Ethical note	265
Statistical analysis.....	265
Results	266
Sex and Parental Care	267
Communication.....	270
Individual Features	272
Discussion.....	276
Sex and Parental Care	276
Communication.....	278
Individual Features	279
Acknowledgments	280
References	281
CHAPITRE V – ARTICLE SUR L'ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES PERRUCHES ONDULEES (<i>MELOPSITTACUS UNDULATUS</i>)	297
Prosocial strategies in budgerigars (<i>Melopsittacus undulatus</i>) in a non-reproductive context.	298
Abstract.....	299
Introduction	300
Sex and Parental Care	305
Hierarchy	307
Communication.....	308
Learning Speed	309
Materials and Methods	312
Subjects & housing	312

Testing Budgerigars' Prosocial Tendencies	313
Apparatus	313
Familiarisation phase	315
Training and Test phases	315
Testing Budgerigars' Food Sharing Abilities	316
Ethical note	317
Statistical analysis.....	317
Results	318
Sex and Parental Care	319
Hierarchy	321
Communication.....	322
Learning Speed	324
Discussion.....	325
Sex and Parental Care	326
Hierarchy	328
Communication.....	329
Learning Speed	330
Acknowledgments	331
References	331
DISCUSSION GENERALE	350
I. RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS	351
I.A. Résultats chez les Cochons d'Inde (<i>Cavia porcellus</i>)	351
I.B. Résultats chez les Capybaras (<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>)	352
I.C. Résultats chez les Dauphins souffleurs (<i>Tursiops truncatus</i>)	353
I.D. Résultats chez les Canaris domestiques (<i>Serinus canaria</i>)	354
I.E. Résultats chez les Perruches ondulées (<i>Melopsittacus undulatus</i>)	355
II. FACTEURS INFLUENÇANT NOS TESTS DE PROSOCIALITE	357
II.A. Identité du Receveur & Relation partagée avec le Sujet	358
II.A.1. Tolérance.....	358
II.A.2. Hiérarchie de Dominance.....	359
II.A.3. Sexe & Potentialité de Reproduction	360
II.A.3.a. Différence Entre les Sexes.....	360
II.A.3.b. Période de Reproduction & Soins Parentaux	364
II.B. Comportement du Receveur	366

II.B.1. Communications	366
II.B.2. Réciprocité	369
II.C. Caractéristiques Individuelles du Sujet	371
II.B.1. Vitesse d'Apprentissage	371
II.B.2. Personnalité.....	372
II.D. Effet d'Audience.....	374
CONCLUSIONS & PERSPECTIVES.....	378
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	387
ANNEXES	443
Liste des Annexes.....	444
Annexe 1 : Rapport d'Activités – Liste des Travaux Réalisés Durant ce Doctorat ...	445
Annexe 2 : Articles Publiés	454

INTRODUCTION GENERALE

I. UNE MORALE ANIMALE ?

Déjà en 1871, Darwin s'intéressait au « sens moral » de l'humain et en recherchait les origines chez les autres animaux. La question d'une « morale animale » n'est donc pas nouvelle mais est loin d'être résolue. Sa complexité réside en partie sur le manque de clarté des définitions consacrées à ce terme. Nous considérons, dans nos propres travaux et dans cette thèse, comme acceptable de parler de morale animale si l'on observe chez les animaux des comportements qui seraient considérés comme moraux chez l'humain (de Waal, 1997a), tout en gardant également en tête le problème de l'intentionnalité, épineux même chez l'humain (les actes altruistes apportant souvent indirectement des avantages à ceux qui les réalisent).

Par exemple, lorsque qu'une personne donne quelque chose à un mendiant dans la rue par volonté de se faire bien voir d'une personne témoin de la scène, est-ce encore de la générosité ? D'autre part, si un comportement de partage de nourriture ou d'aide est réalisé par l'ensemble des individus d'une espèce de manière stéréotypée, sans aucune variabilité inter-individuelle et sans qu'aucune stratégie alternative à ce comportement n'existe, s'agit-il encore d'un comportement moral ? De manière plus générale, il pourrait être impropre de considérer un comportement comme moral si l'environnement ou l'écologie du groupe au sein duquel il se produit n'offre aucune autre alternative. Alors que la philosophie pourrait nous amener à nous demander si le choix existe sans la liberté, ou même si la liberté existe sans la connaissance des options possibles, nous pouvons également remettre en question la catégorisation comme « moral » d'un comportement dès lors que son intentionnalité ou que la connaissance des options possibles ne sont pas assurées. Ce pré-requis induit la nécessité d'effectuer des expériences en conditions artificielles.

Si traditionnellement la morale est considérée comme purement humaine et culturelle, des recherches récentes montrent chez des animaux non-humains des comportements qui ne semblent pas si loin de ceux que nous qualifions de moraux chez l'humain (de Waal, 1997a). Ces comportements pourraient constituer des précurseurs de la morale humaine. Beaucoup de ces comportements (*e.g.*, altruisme, empathie, règle sociale) ont d'abord été répertoriés de façon anecdotique, ce qui les rend difficiles à interpréter (Bernstein, 1988). Bates & Byrne (2007) ont considéré que des anecdotes pouvaient être légitimement considérées comme des données à part entière dès lors qu'elles remplissaient trois conditions : que l'observateur qui les a réalisées soit expérimenté dans l'observation de l'espèce, que les versions initiales des

descriptions de ces observations soient utilisables et que plusieurs descriptions indépendantes aient été effectuées sur le même phénomène. Ces anecdotes ont servi de prémices à l'étude plus poussée des comportements observés. Elles ont leur valeur et leur intérêt, mais ne peuvent en aucun cas être considérées comme suffisantes pour une connaissance approfondie d'un phénomène. Elles sont utilisées dans le but de savoir si un comportement existe en milieu naturel. Les connaissances qu'elles apportent nous permettent ici de nommer et classer différents comportements. Concernant les limites et les mécanismes de ces comportements, nous sommes plus enclins à utiliser les données d'expériences en conditions contrôlées, voire utilisant des dispositifs artificiels.

Du fait de l'abondance des domaines (psychologie, sociologie, anthropologie, économie, éthologie, écologie comportementale, écologie évolutive...) dans lesquels sont utilisés les concepts de prosocialité, d'altruisme, de coopération, il y a souvent des confusions quant au sens de ces termes. Des termes communément utilisés comme altruisme réciproque, coopération, mutualisme, sont parfois utilisés comme des synonymes. Nous utiliserons les définitions élaborées par Noë (2006) et par Silk et al. (2005). Nous considérerons comme étant de la prosocialité tout comportement produisant un bénéfice pour un congénère de l'espèce (receveur) et qui n'implique pas forcément de coût pour l'acteur. L'altruisme désignera tout comportement prosocial qui, en plus de produire un bénéfice pour le receveur, induira un coût pour l'acteur. Notre définition de la prosocialité englobe donc celle de l'altruisme, qui elle-même inclut les comportements d'aide ciblée et de partage de nourriture. Nous parlerons d'altruisme réciproque quand les comportements altruistes sont réalisés en série et que les séries d'interactions produisent, à terme, un bénéfice net pour tous les participants. Nous considérerons que le terme de coopération désigne un ensemble d'interactions entre congénères qui produit un bénéfice immédiat à tous les participants impliqués.

A. Des Précurseurs de la Morale

Des comportements qui seraient considérés comme moraux chez l'humain ont été observés chez d'autres animaux. Ces comportements ont alors été considérés comme des précurseurs que, selon certains auteurs, tout système moral devrait avoir. Ces comportements étant variés, les chercheurs qui se sont intéressés à ces comportements ont tenté de les regrouper par grandes catégories.

Flack & de Waal (2000), notamment, ont répertorié des comportements « moraux » observés chez des primates (essentiellement des chimpanzés) et les ont classés selon quatre catégories : les comportements liés à la sympathie, ceux liés à la norme, la réciprocité et le fait de bien s'entendre. Les comportements liés à la sympathie comprendraient l'attachement, les comportements de secours et la contagion émotionnelle d'une part, le fait d'apprendre à adapter son comportement face à des individus bénéficiant d'un traitement spécial (*e.g.*, individus handicapés ou blessés) d'autre part et, enfin, des capacités d'empathie cognitive (*i.e.*, se mettre mentalement à la place d'un autre). Les comportements liés à la norme incluent le respect de règles sociales imposées, l'intériorisation de ces règles et l'anticipation d'une punition en cas de non respect de celles-ci, ainsi qu'un sens de la régularité sociale et des attentes sur la façon dont chacun devrait être traité. La réciprocité implique d'avoir les notions de donner, de négocier et de se venger, ainsi que d'infliger une agression moraliste contre ceux qui violent les règles de réciprocité. Le « fait de bien s'entendre » comporte le fait d'éviter les conflits et de rétablir la paix après ceux-ci, le fait de se préoccuper de la communauté et de maintenir de bonnes relations sociales et le fait de faire des compromis entre les intérêts contradictoires par la négociation.

Moore (2000), qui s'est alors davantage intéressé aux éléphants qu'aux chimpanzés, a également tenté de répertorier les comportements précurseurs de la morale humaine. Il les a classés en trois catégories : les comportements prosociaux (au sens large), les impératifs normatifs (*e.g.*, règles sociales) et la tendance à ajuster les limites du réseau social auquel ces deux premières catégories s'appliquent de manière flexible et intéressée. Cette dernière catégorie désigne la propension cognitive à ajuster le contexte social selon l'opportunité tactique (*i.e.*, politiquement parlant), par exemple, en privilégiant le respect de règles sociales avec certains individus et en privilégiant des relations de prosocialité avec d'autres congénères.

Le domaine de la philosophie s'est également intéressé à ces précurseurs. Nurock, par exemple, distingue (entre autres) le noyau du *care*, encore appelé « sens du bon » (*i.e.*, actions ayant pour but le bénéfice d'autrui) du sens de la justice (Nurock, 2008 ; Lalot et al., 2015).

Lors de nos recherches, nous avons revu cette classification, dans le but d'harmoniser les comportements vus chez les humains, chez les autres primates, mais aussi chez les animaux autres que les primates (voir Tableau 1 ci-dessous). Nous considérerons donc qu'un système moral implique : des comportements prosociaux, un respect des règles sociales accompagné d'un certain sens de l'équité, ainsi qu'une bonne gestion des conflits au sein du groupe.

CATEGORIES	COMPORTEMENTS INCLUS	MODALITES
Prosocialité	✓ Comportements prosociaux (voir Figure 1)	➤ Modulée par les capacités d'empathie ou par la réciprocité
Règles sociales & Equité	✓ Respects de règles sociales ✓ Aversion à l'inéquité ✓ Punition ou évitement des « tricheurs »	➤ Nécessité de l'existence de phénomènes de coopération
Gestion des conflits	✓ Coalitions & soutiens mutuels ✓ Réconciliations ✓ Consolations	➤ Modulée par les capacités d'empathie ou par la réciprocité

Tableau 1 : Notre classification des comportements précurseurs de tout système moral.

Dans le but d'affiner et de préciser les définitions des termes utilisés dans la littérature, nous considérerons que les termes « empathie » et « réciprocité » désignent davantage des mécanismes et des processus modulant un comportement que le comportement lui-même. Par exemple, des comportements prosociaux peuvent se mettre en place au sein d'un groupe, dues à des capacités d'empathie ou dues à une grande réciprocité.

1. Prosocialité

Le terme de prosocialité désigne une tendance à préférer agir de manière à produire un bénéfice pour autrui (Eisenberg & Miller, 1987 ; Miller et al., 1991), que cela induise ou non un coût pour l'acteur (Silk et al., 2005 ; Jensen et al., 2014). Cette définition inclut une grande variété de comportements, tels que les actions altruistes, l'aide ciblée et le partage de ressources (Batson, 1998) ; certains auteurs considèrent même que cette définition inclut également les comportements de coopérations et de consolations (Olmsted & Kuhlmeier, 2015), puisqu'ils tendent à augmenter le bien-être de celui qui bénéficie de cette action (Eisenberg et al., 1989). Il est à noter que cette définition ne distingue pas les motivations sous-jacentes de l'individu effectuant une action prosociale (Owens & Owens, 1984).

Un comportement est considéré comme altruiste s'il entraîne un bénéfice direct pour le receveur et un coût immédiat pour le donneur. Nous considérerons que l'altruisme comme prosocialité ne sont pas supposés procurer un bénéfice direct et immédiat à l'acteur, excluant de ce fait les comportements de coopération de ce champ de recherche. Alors qu'il est évident que certaines définitions pourront se chevaucher, nous définirons dans nos travaux la règle suivante, quant à l'inclusion des concepts que nous utiliseront ici : la prosocialité inclut l'altruisme, l'altruisme inclut les comportements d'aide ciblée, l'aide ciblée inclut (par exemple) les partages (actifs) de ressources et les comportements de sauvetage de congénères, le sauvetage incluant les comportements de libération du congénère (voir Figure 1).

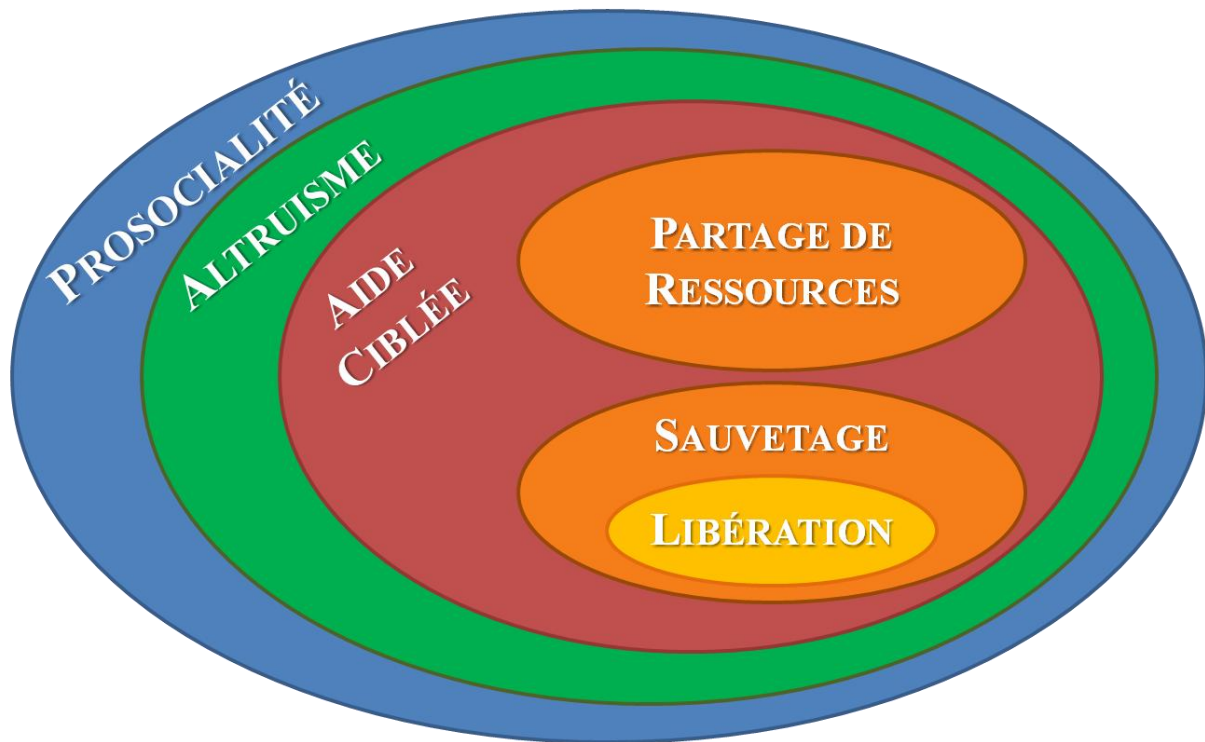


Figure 1 : Exemple d'inclusions possibles des concepts employés.

Chez l'humain, de nombreuses études ont montré que les comportements prosociaux se mettaient en place très précocement, des enfants d'un an se montrant déjà très prosociaux lorsqu'ils reconnaissent de la tristesse chez les autres (Bischof-Köhler, 1991 ; Zahn-Waxler et al., 1992 ; Warneken & Tomasello, 2006, 2009). Alors que certains auteurs ont longtemps pensé que la prosocialité était une spécificité humaine (Fehr & Fischbacher, 2003), il a été montré que des comportements prosociaux, de partage de nourriture et d'aide ciblée apparaissaient aussi chez des primates non-humains (Preston & de Waal, 2002 ; Warneken & Tomasello, 2006 ; de Waal, 2008 ; Melis et al., 2011 ; Yamamoto et al., 2012 ; Clay & de Waal, 2013). Il a cependant été découvert que ces comportements prosociaux existaient chez des espèces plus éloignées de l'être humain, telles que les chauves-souris vampires (Wilkinson, 1984), les rats (Ben-Ami Bartal et al., 2011, Sato et al., 2015), les chiens (Chaumette et al., 2014), les hyènes (Owens & Owens, 1984), les éléphants (Lee, 1987), les dauphins (Kuczaj et al., 2015a), mais aussi les corbeaux (Heinrich & Marzluff, 1995), les choucas (Schwab et al., 2012), les pies-bleues à calotte noire (Horn et al., 2016) et même les fourmis (Nowbahari et al., 2009).

Les comportements d'aide ciblée sont les comportements prosociaux qui améliorent l'état d'un autre individu (Sato et al., 2015), permettant au receveur de maintenir son homéostasie. Les protocoles permettant d'étudier les comportements prosociaux en général et les comportements d'aide ciblée d'autre part sont décrits plus loin dans cette introduction (voir la partie *METHODES D'ETUDES DE LA PROSOCIALITE*).

De nombreuses études ont répertorié ces comportements d'aides ciblées chez des grands singes (de Waal, 2008). Les singes capucins manifestent également des comportements de secours lors d'attaques entre groupes (Vogel & Fuentes-Jiménez, 2006). Des éléphants ont été observés en train de rassurer un congénère en détresse (Poole, 1996 ; Payne, 1998), mais aussi en train de soutenir ou même de soulever un congénère trop faible pour se maintenir debout (Joubert, 1991 ; Douglas-Hamilton et al., 2006). Les cétacés sont également bien connus pour leur propension à aider leurs congénères en détresse : mordant les lignes de harpon ou les retirant lorsque des congénères sont piégés dans un filet de poisson, soutenant les congénères malades en surface afin de les empêcher de se noyer, restant auprès d'une femelle en travail, s'interposant entre un bateau de chasseur et un congénère blessé, allant même parfois jusqu'à faire chavirer le bateau (Siebenaler & Caldwell, 1956 ; Caldwell & Caldwell, 1966 ; Connor & Norris, 1982).

Des expériences en conditions contrôlées se sont intéressées aux comportements d'aide ciblée (pour le détail des méthodes utilisées, voir la partie *METHODES D'ETUDES DE LA PROSOCIALITE*). Une volonté de fournir une aide appropriée à un congénère (*e.g.*, transfert d'outil utile au receveur) a été montrée chez des chimpanzés (Warneken & Tomasello, 2006 ; Warneken et al., 2007 ; Yamamoto et al., 2009 ; Greenberg et al., 2010 ; Melis et al., 2011 ; Yamamoto et al., 2012), montrant notamment un taux d'aide exacerbé dès lors que le receveur manifestait ses besoins (*e.g.*, pointant l'objet désiré de la main). Les bonobos ont montré également une grande générosité sur ce type de tâche, se montrant plus prompts à aider un congénère que les chimpanzés (Hare & Kwetuenda, 2010). Une autre expérience a montré que des singes capucins se montraient relativement efficaces pour aider un partenaire humain (Barnes, 2008). Dans toutes ces études, l'acteur ne recevait pas de récompense en aidant le receveur ; ce qui suggère bien que l'aide ciblée pourrait faire partie des comportements altruistes (ou prosociaux dès lors que le coût de l'aide était moindre).

D'autres protocoles ont montré une propension à libérer des congénères en détresse chez des rats. Ben-Ami Bartal et al. (2011) ont montré que les rats testés libéraient rapidement

leur congénère prisonnier d'un tube acrylique en ouvrant une trappe, mais qu'ils n'ouvraient pas la trappe lorsque le tube était vide ou qu'il contenait un objet inanimé. De même, l'expérience de Sato et al. (2015) ont montré que les rats testés libéraient eux aussi leur congénère lorsqu'il subissait une situation désagréable (compartiment inondé) mais pas lorsque celui-ci ne la subissait pas (compartiment resté sec). Cette expérience a également révélé que les rats testés étaient plus prompts à aider leur congénère mouillé dès lors qu'ils avaient déjà subi la même situation désagréable lors d'une session précédente. Enfin, dans l'expérience de Ben-Ami Bartal et al., comme dans celle de Sato et al., les rats préféraient libérer leur congénère en détresse plutôt que d'aller chercher une récompense alimentaire appétante (morceaux de chocolat).

Une expérience a même rapporté des comportements de secours ciblés chez une espèce de fourmis, *Cataglyphis cursor* (Nowbahari et al., 2009). Les fourmis testées libéraient leur congénère entravé dès lors qu'il faisait partie du même nid qu'elles. Ces fourmis ont libéré les congénères en détresse (*i.e.*, entravés par un fil de nylon, collés à un carton ensablé) du même nid, mais pas une absence de congénère dans l'entrave, ni un congénère non entravé, ni un congénère anesthésié, ni une fourmi de la même espèce mais d'une autre colonie, ni une fourmi d'une espèce différente mais sympatrique de son lieu de vie, ni une proie entravée. Le fait de favoriser les membres de sa famille ou du moins, les congénères avec lesquelles le sujet a été élevé a également été montré par Ben-Ami Bartal et al. (2014) chez des rats. En effectuant des adoptions croisées, il a été montré que les rats testés libéraient les individus de la lignée qui les avait élevés (indépendamment de leur lignée génétique).

Alors que les comportements de partage de nourriture au sens large sont assez répandus dans le règne animal, le partage actif (*i.e.*, excluant le chapardage toléré et la simple consommation simultanée d'une ressource) sont plus rares et ce, d'autant plus s'ils sont effectués en dehors du couple ou des relations parents-jeunes. Ces partages actifs ont été observés chez divers primates (Jaeggi & van Schaik, 2011), tels que des chimpanzés (de Waal, 1989), des bonobos (Hare & Kwetuenda, 2010 ; Tan & Hare, 2013) et des singes capucins (de Waal et al., 2008), mais aussi chez des chauves-souris vampires (Wilkinson, 1984), des dauphins (Federowicz et al., 2003), et chez des corvidés (Heinrich & Marzluff, 1995 ; de Kort et al., 2003, 2006 ; von Bayern et al., 2007 ; Scheid et al., 2008 ; Ostojić et al.,

2013, 2014 ; Duque & Stevens, 2016), ces derniers étant bien plus prompts à partager que les primates (de Kort et al., 2006 ; Duque & Stevens, 2016).

Chez les oiseaux, les comportements d'aide observés en milieu naturel concernent majoritairement l'aide au nid par des individus autres que les parents. Les espèces d'oiseaux effectuant les soins aux jeunes en coopération, comme la mésange à longue queue, manifestent une aide ciblée dans laquelle ceux qui ont échoué à se reproduire aident ceux (généralement les membres de leur famille) qui y sont parvenu (Russell & Hatchwell, 2001 ; Dickinson & Hatchwell, 2004 ; Sharp et al., 2005 ; Hatchwell, 2009 ; Nam et al., 2010). Cette aide peut donc être considérée comme un produit de la sélection de parentèle (Hamilton, 1964a, 1964b ; Hatchwell et al., 2013), qui stipule qu'aider des individus apparentés à augmenter leur succès reproducteur revient indirectement à répandre une partie de ses propres gènes. Par ailleurs, le fait que les aidants soient ceux qui n'ont pas réussi à se reproduire réduit d'ores et déjà leur coût à aider un autre couple. Cependant, Brown (1987) a rapporté que, dans la majorité des oiseaux coopérant pour les soins aux jeunes, l'aide est facultative.

Si beaucoup de cas d'altruisme impliquent une transmission directe ou indirecte des gènes de l'individu altruiste, ou encore, une certaine forme de réciprocité, il arrive que des comportements laissent imaginer un altruisme totalement désintéressé, bien qu'il s'agisse plus souvent de cas anecdotiques (certes nombreux) que d'usages répandus à travers une espèce. Beaucoup de ces situations font intervenir des espèces cognitivement avancées telles que certains primates et mammifères marins. Par exemple, chez l'humain, il a été montré dans de nombreuses études une propension à aider d'autres individus, même inconnus (Fehr & Fischbacher, 2003 ; Henrich, 2004 ; Richerson & Boyd, 2005), même lors d'interactions anonymes (n'impliquant donc pas d'effet de réputation) et lors d'interactions non répétées (n'induisant donc aucune possibilité de réciprocité). D'autre part, Fouts & Mills (1997) ont décrit comment Washoe, la première femelle chimpanzé entraînée à comprendre et à utiliser le langage humain, est allée sauver une autre femelle, rencontrée seulement quelques heures auparavant, en prenant des risques conséquents (grilles électrifiées).

L'altruisme, défini en termes économiques, est considéré comme « coûteux » pour l'acteur (Fehr & Fischbacher, 2003), ce qui, en termes de biologie évolutive, se traduit par une diminution du succès reproducteur de l'acteur, *via* une diminution de son espérance de vie, une diminution de son taux de reproduction ou une diminution de la « qualité » de sa

progéniture (*i.e.*, survie et/ou l'attractivité des petits) au bénéfice du succès reproducteur du receveur de l'action altruiste (Krebs & Davies, 1993). La stratégie altruiste, qui semble inadéquate à l'échelle de l'individu, est conservée au sein du groupe dès lors que la majorité des membres suivent ce pattern et que ce pattern favorise suffisamment la survie et la reproduction de tous les altruistes. Pour s'établir et être conservé, ce pattern doit apporter davantage de bénéfices que de coûts, au moins à l'échelle du groupe (Hamilton, 1964b ; Preston & de Waal, 2002 ; Decety & Svetlova, 2012).

Les mécanismes soupçonnés de sous-tendre les comportements prosociaux sont de deux types : la motivation empathique et l'espoir d'une réciprocité. Il est considéré que, lorsque les interactions sont répétées et que les parties ont la possibilité d'apprendre la conséquence de chacune de leurs actions, une réciprocité peut se mettre en place et un « retour sur investissement » peut être attendu (de Waal & Suchak, 2010). Toutefois, lorsque l'interaction est unique et que les parties n'ont pas la possibilité de prévoir une réciprocité, il est considéré que les comportements prosociaux peuvent alors être provoqués soit par une motivation empathique (Eisenberg & Miller, 1987 ; Eisenberg et al., 1989 ; Fehr & Fischbacher, 2003 ; Henrich, 2004 ; Penner et al., 2005 ; de Waal, 2009 ; Ben-Ami Bartal et al., 2011 ; Yamamoto & Takimoto, 2012), soit par une aversion à l'inéquité (Yamamoto & Takimoto, 2012).

L'empathie désigne la capacité à être affecté par les états émotionnels d'autrui (Eisenberg, 2000). Si une simple contagion émotionnelle (*i.e.*, le fait que l'émotion d'un individu provoque un état émotionnel similaire chez un autre individu) constitue un premier niveau de cette capacité (Preston & de Waal, 2002 ; Decety, 2011), le fait de se sentir concerné par les états émotionnels d'autrui et surtout de tenter de les améliorer (par des comportements de consolation, par exemple) en constitue des niveaux plus élevés (de Waal, 2008, 2009). De plus en plus de chercheurs distinguent l'empathie émotionnelle (ou affective) de l'empathie cognitive. L'empathie émotionnelle représente la capacité à partager les états émotionnels d'autrui, tandis que l'empathie cognitive représente la capacité à comprendre les

pensées, les sentiments et les désirs des autres. Cette dernière est souvent considérée comme étant très liée au niveau de Théorie de l'Esprit de l'individu (de Waal, 2008 ; Hoffman, 2001).

D'un point de vue neurologique, il a été observé qu'une réponse empathique était liée à une activation de réseaux neuronaux communs aux zones impliquées dans le traitement de la détresse d'autrui et aux zones impliquées dans le traitement de sa propre détresse (Decety et al., 2012). Il a également été montré que les capacités d'empathies dépendaient en premier lieu de structures neurales sous-corticales phylogénétiquement très conservées au sein des espèces de mammifères (Decety & Svetlova, 2012). Des études réalisées chez l'humain suggèrent que le cortex cingulaire antérieur et que l'insula antérieure seraient des régions cérébrales importantes dans l'expression de l'empathie émotionnelle (Bernhardt & Singer, 2012 ; Decety, 2011). De nombreuses études ont également suggéré que l'ocytocine, une hormone hypothalamique, serait impliquée dans le processus empathique (Barraza & Zak, 2009 ; Decety & Svetlova, 2012 ; Shamay-Tsoory, 2011).

L'empathie étant une motivation plus qu'un comportement observable, les expériences montrant de l'empathie chez des animaux non-humains sont rares (et d'une éthique parfois douteuse au regard du bien-être des sujets). La difficulté principale réside dans le pré-requis que l'empathie implique de reconnaître et de partager les émotions ressenties par un autre individu, ce qui est difficilement mesurable en dehors de l'humain. Selon Vasconcelos et al. (2012), pour prouver qu'un comportement observé est provoqué par une motivation empathique, il faudrait que l'expérience montre un changement du comportement de l'individu lors d'un changement de situation.

Chez les primates non-humains, si une grande partie des indices d'empathie repose sur des observations anecdotiques (Flack & de Waal, 2000 ; Preston & de Waal, 2002), une expérience réalisée par Masserman et al. (1964) et qui serait heureusement illégale aujourd'hui, a montré des indicateurs probants d'empathie chez des macaques. Les sujets pouvaient obtenir de la nourriture en tirant sur l'une ou l'autre des deux chaînes qu'ils avaient à disposition mais, en tirant l'une des chaînes, ils infligeaient également un choc électrique douloureux à des congénères placés dans des cages voisines. La grande majorité des macaques ont vite renoncé à tirer sur la chaîne associée au choc électrique, même si cela les privait de la moitié de leur nourriture. Certains ont même renoncé à tirer quelque chaîne que ce soit et n'ont donc reçu aucune nourriture pendant plusieurs jours. Une expérience similaire avait été réalisée chez des rats (Church, 1959), montrant que des rats ayant appris à appuyer

sur un levier pour obtenir de la nourriture arrêtaient de s'alimenter s'ils percevaient que leur action entraînait également un choc électrique à un congénère. Si ces expériences semblent prouver à coup sûr l'existence de réponses empathiques chez des animaux non-humains, il serait judicieux de conserver à l'esprit qu'elles ne permettent pas nécessairement de distinguer l'envie de soulager/d'aider le congénère de l'envie d'arrêter le signal de détresse émis par ce congénère.

Plus récemment, de nombreuses études ont montré des phénomènes de contagion émotionnelle chez des souris (Langford et al., 2006 ; Chen et al., 2009 ; Jeon et al., 2010 ; Panksepp & Lahvis, 2011) et des rats (Knapska et al., 2010 ; Atsak et al. 2011 ; Akyazi & Eraslan, 2014). Les expériences de Ben-Ami Bartal et al. (2011) et de Sato et al. (2015) permettent de voir un comportement intentionnel d'aide ciblée à un congénère en détresse chez des rats. Les deux expériences ont vérifié que l'effet était bien provoqué par la présence du congénère (Ben-Ami Bartal et al., 2011), voire par le fait qu'il soit en détresse (Sato et al., 2015), et ont également permis d'exclure que la motivation à libérer le congénère soit due à une envie de contact social. Dans les deux expériences, les rats étaient davantage motivés par la libération du congénère en détresse que par la présence d'une récompense alimentaire attractive (chocolat). Un des éléments qui incite à penser que ces comportements pourraient être motivés par de l'empathie est le fait que, dans l'étude de Sato et al. (2015), le fait d'avoir déjà été à la place du receveur en détresse rendait les rats testés plus prompts à aider un congénère subissant cette même situation désagréable.

Un autre modèle explicatif de la motivation prosociale est l'attente d'une réciprocité. La mise en place d'un pattern de réciprocité a l'avantage d'être facilement mesurable par l'observation comportementale. Si Dugatkin (1997) considère qu'il existe de nombreux exemples de réciprocité chez des animaux non-humains, il s'agit essentiellement d'observations en milieu naturel d'échanges de services de nature parfois différente (*e.g.*, du toilettage contre du soutien lors d'un conflit ou contre une ressource alimentaire). Les preuves empiriques de réciprocité étaient rares jusqu'à récemment (Dufour et al., 2009), notamment en raison de la longueur des expériences pour voir ce type de patterns se mettre en place (voir la partie *Réciprocité* dans *Comportement du Receveur*). En cas de réciprocité, le coût de l'acte altruiste devient alors un investissement (Rachlin & Jones, 2009) et un retour sur investissement est attendu.

La réciprocité est utilisée pour expliquer la prosocialité dans des situations où des interactions répétées (et, idéalement, successives) interviennent. Lorsqu'il n'y a pas possibilité d'interagir plusieurs fois avec le receveur (comme dans les études de Hare & Kwetuenda, (2010) avec des bonobos et de Cronin et al. (2010) avec des tamarins), une tendance prosociale sera plus souvent interprétée comme étant le résultat d'une réponse empathique. Toutefois, un problème se pose avec cette façon de penser : l'animal étudié sait-il (ou a-t-il même un quelconque moyen de savoir) que l'interaction sera unique ? Dans le doute, même avec une motivation basée sur une réciprocité, il peut être enclin à tenter de miser sur l'espoir d'un retour sur investissement. Si, de par son écologie, l'espèce étudiée vit en groupes sociaux relativement stables et ayant des interactions régulières en milieu naturel, tout individu de cette espèce pourrait être prédisposé à prendre le risque de miser sur une réciprocité. Comme les espèces étudiées sur ces questions présentent toutes un modèle de vie social, même en dehors de la période de reproduction, il sera très difficile de déterminer à coup sûr qu'un comportement prosocial est dû à une motivation empathique. Nous verrons un peu plus loin dans cette introduction que la prosocialité s'exacerbe envers des individus proches. Il sera difficile de déterminer si cette proximité sociale provoque une plus grande empathie ou si elle entraîne une plus grande « confiance » (émotionnelle ou probabiliste) quant à la possibilité d'une réciprocité.

Outre la réciprocité, il arrive que l'acteur retire indirectement des bénéfices lors de certaines actions altruistes. Celui-ci peut assurer sa descendance, acquérir un meilleur statut social, une meilleure réputation ou un meilleur territoire. Le partage de nourriture, par exemple, est un comportement très répandu dans le règne animal (de Waal, 1997b), notamment entre les membres d'un couple ou entre parents et descendants. Chez les oiseaux, dont 90% des espèces sont monogames (Lack, 1968), le mâle nourrit souvent la femelle en période de reproduction. Mais dans ce genre de situations, chaque partie reçoit des bénéfices, même indirects : la transmission de ses propres gènes à la génération suivante en maintenant en bonne santé l'autre parent ou les jeunes eux-mêmes. De même, l'aide à l'élevage des jeunes (*i.e.*, individus aidant un autre couple, souvent ses propres parents, à élever et nourrir leurs petits), comportement très présent chez certains primates et oiseaux, apporte certains bénéfices tels que l'expérience ou l'obtention d'un territoire par la suite (Clutton-Brock, 2002 ; Snowden & Cronin, 2007).

2. Règles sociales & Équité

Chez les espèces sociales, des règles sont souvent établies et respectées par les membres du groupe. Par exemple, prévenir les autres de la présence de nourriture est une règle chez les macaques rhésus. Les individus mis en présence de nourriture émettent souvent des vocalisations particulières, reconnues par les autres comme annonçant la présence d'une source alimentaire (Hauser & Marler, 1993a, 1993b). Mais il arrive aussi que les découvreurs se taisent. S'ils sont découverts en train de manger, ils subissent les représailles de leurs congénères (Hauser, 1992). Chez les chimpanzés, a également été observée la mise en place d'une règle sociale entre congénères, issue d'une règle imposée par les humains (gardiens du parc zoologique). Un soir dans le zoo, deux jeunes femelles chimpanzés ont refusé de rentrer dans la partie intérieure de l'enclos, dans laquelle tous sont censés passer la nuit. Or, la règle imposée par les gardiens était qu'aucun singe ne recevait à manger tant que tous n'étaient pas rentrés. Le reste du groupe a donc dû attendre son dîner. Lorsque les deux femelles sont enfin rentrées, avec plus de 2h de retard, les gardiens ont choisi de les faire dormir à part pour la nuit, de façon à leur éviter des représailles. Cependant, le lendemain matin, la totalité du groupe a sévèrement corrigé les deux retardataires. Le soir suivant, elles ont été les premières à rentrer dans l'enclos intérieur (de Waal, 1997a).

Il est considéré qu'un prérequis possible pour voir des règles sociales apparaître pourrait être le fait de coopérer en milieu naturel (Tyler & Blader, 2000). D'autres auteurs proposent que les règles sociales devraient exister pour voir apparaître des comportements coopératifs (Ohtsuki & Iwasa, 2006). De nombreux chercheurs relient donc les comportements de coopération à la même catégorie de précurseurs de la morale que le respect de règles sociales et le sens de l'équité (Fehr & Schmidt, 1999 ; Brosnan, 2006 ; Baumard, 2010 ; Hall & Brosnan, 2016). La capacité à établir et à respecter une règle sociale peut également être reflétée par la capacité à coopérer, la coopération nécessitant de tenir compte de la présence de l'autre, de son efficacité, du fait d'avoir à recruter un partenaire et à adapter son comportement en fonction des actions de l'autre. Boesch & Boesch (1989) ont défini quatre niveaux de complexité croissante dans les capacités à coopérer efficacement : la similarité (*i.e.*, les individus accomplissent la même action et ont un même but), la synchronisation (*i.e.*, les individus accomplissent la même action dans un même but et

ajustent leur comportement dans le temps), la coordination (*i.e.*, les individus accomplissent la même action dans un même but, ajustent leur comportement dans le temps et dans l'espace) et la collaboration (*i.e.*, les individus exécutent des actions différentes et complémentaires pour atteindre un but commun). En ce qui concerne l'être humain, Brownell & Carriger (1990) ont montré que des enfants de deux ans parviennent à résoudre des tâches en coopérant et en tenant compte du rôle et des actions de leur partenaire.

En dehors des humains, les études sur la coopération ont été réalisées sur un nombre limité d'espèces, la plupart étant des primates. Il a d'abord été découvert que les chimpanzés pouvaient collecter des caisses en bois ensemble et les empiler pour accéder à une banane hors d'atteinte (Crawford, 1937). Bien plus tard, des chimpanzés ont été testés sur une tâche de coopération instrumentale dans laquelle ils devaient tirer deux extrémités d'une corde ensemble pour obtenir une planche comportant la récompense alimentaire (Melis et al., 2006). Tandis que les dyades les moins tolérantes coopéraient très peu, celles qui comprenaient des partenaires plus tolérants présentaient un taux de succès beaucoup plus important. Selon Melis et al. (2006), les chimpanzés tendent à comprendre quand la coopération est nécessaire et quand elle ne l'est pas. Les bonobos, dont la structure sociale est plus égalitaire et qui présente un taux de compétition intraspécifique plus faible que celle des chimpanzés, résolvent des tâches de coopération à un plus haut niveau que les chimpanzés et se montrent plus efficaces qu'eux dans l'obtention d'une récompense alimentaire facilement divisible, en tirant ensemble un plateau dans leur cage (Hare et al., 2007). Chalmeau et al., (1997) ont testé des singes capucins dans une tâche dont la solution nécessitait que deux partenaires tirent simultanément sur deux poignées, trop éloignées l'une de l'autre pour qu'un singe seul parvienne à les atteindre toutes les deux. Ils ont constaté que les capucins parvenaient à tirer ensemble sur les poignées mais ils n'ont pas démontré une prise en considération de la nécessité du partenaire chez cette espèce. Mendres & de Waal (2000), contrairement à Chalmeau et al., ont mis en évidence une prise en compte du rôle du partenaire chez les singes capucins étudiant la fréquence et la durée des regards vers le partenaire en fonction de sa présence ou de son absence au niveau de la deuxième poignée. Le fait que les individus montrent une fréquence de tirs plus importante lorsque leur partenaire est à proximité de l'autre poignée révèle une coordination des comportements de tirs (troisième niveau de la coopération de Boesch & Boesch, 1989). Des résultats similaires ont été découverts chez les tamarins qui, eux aussi, ajustent leurs taux de tirs en fonction de la présence ou non de leur partenaire (Cronin et al., 2005). Werdenich & Huber (2002) ont réalisé des expériences

analogues chez les ouistitis communs et ont mis en valeur l'importance de la tolérance entre les partenaires pour réussir une coopération efficace. Le haut degré de tolérance, tant chez les tamarins que chez les ouistitis, peut s'expliquer par l'existence d'une coopération en milieu naturel concernant les soins aux jeunes chez ces espèces (Snowdon & Cronin, 2007). Des études ont également montré, en utilisant des dispositifs similaires (*i.e.*, tirer simultanément sur deux ficelles, chacune ne pouvant être atteinte que par un seul individu, pour tirer un plateau hors de portée et contenant deux récompenses alimentaires), des capacités de coordinations comparables à celles des primates chez des éléphants (Plotnik et al., 2011), des corbeaux freux (Seed et al., 2008) et des perroquets gris du Gabon (Péron et al., 2011). Cependant, Tebbich et al. (1996) ont constaté que, chez les kéas, le succès dans les tâches de coopération dépendait très largement de la hiérarchie, l'individu dominant obtenant la totalité de la récompense.

Lors d'une tâche de coopération, le fait qu'un seul des participants soit récompensé (*e.g.*, lorsque le dominant a la possibilité de voler la nourriture de l'autre participant) résulte systématiquement en une baisse de motivation à participer de la part de l'individu floué, que ce soit chez les corbeaux (Massen et al., 2015a) ou chez les kéas (Schwing et al., 2016). Dans l'expérience de Tebbich et al. (1996), cette diminution de la participation des subordonnés a été empêchée par les sollicitations incessantes du dominant à son encontre. Le fait de « tricher » dans ce type de tâche induit une division inégale de la récompense, créant ainsi une situation asymétrique prompte à inhiber la volonté de coopérer. En outre, dans l'étude de Massen et al. (2015a), les individus ayant subi le vol de leur récompense ont vite commencé à voler eux-mêmes leurs subordonnés, ceux qui avaient triché au début ne diminuant pas leurs comportements de vol. Ce pattern d'interactions sociales a résulté en une augmentation de la fréquence de deux comportements : ne pas coopérer face à un individu ayant déjà triché, d'une part, et tenter de tricher (*i.e.*, voler les deux récompenses au lieu de se contenter de la sienne) soi-même après avoir coopéré.

Les modalités des échanges et des coopérations au sein d'un groupe font intervenir un certain sens de la « justice » qui s'observe aussi bien en milieu naturel qu'en conditions expérimentales. Par exemple, Brosnan & de Waal (2003) ont réalisé une expérience dans laquelle des singes capucins étaient entraînés à donner un jeton en échange de concombres. Ils ont ensuite effectué des tests dans lesquels les sujets voyaient un congénère dans la cage voisine

recevoir une nourriture beaucoup plus appréciée (du raisin), pour le même effort voire pour pas d'effort du tout. Les capucins récompensés au concombre ont alors refusé de continuer à participer à l'expérience, soit en cessant de donner des jetons, soit en refusant le concombre qu'on leur donnait. Ce refus a été interprété comme étant une aversion à l'inéquité. La même expérience a été réalisée chez des chimpanzés (Brosnan et al., 2010a) et a montré deux types d'aversion à l'inéquité : les chimpanzés ont montré une aversion au fait de recevoir moins qu'un congénère (*i.e.*, contraste social), ainsi qu'une aversion au fait de recevoir moins que ce à quoi on pourrait s'attendre (*i.e.*, contraste individuel). Un autre protocole a aussi été utilisé chez des singes capucins, dans lequel le sujet pouvait tirer une poignée, permettant la distribution simultanée de deux lots de récompenses alimentaires : une récompense étant reçue par sujet, une récompense étant reçue par un individu receveur n'ayant effectué aucune action pour cela. Soit les récompenses étaient réparties en deux lots égaux (situation 1/1), soit le lot du receveur était bien plus important (situation 1/3). Les sujets ont moins souvent tiré la poignée quand la répartition causait cette grande inégalité (situation 1/3). Ce résultat a également été interprété comme étant le reflet d'une aversion à l'inéquité (Fletcher, 2008).

De manière générale, on peut remarquer que, parmi toutes les espèces testées sur ce sujet, de l'aversion à l'inéquité a été trouvée chez les espèces qui coopèrent dans leur milieu naturel (*e.g.*, pour la recherche de nourriture), telles que les humains, les chimpanzés, les bonobos, les capucins et les macaques crabiers (Loewenstein et al., 1989 ; Brosnan & de Waal, 2004 ; van Wolkenten et al., 2007 ; Bräuer et al., 2009 ; Massen et al., 2012), tandis que d'autres espèces de primates, ne coopérant pas régulièrement dans la nature, telles que les orangs-outans et les singes écureuils, ne se sont pas montrés sensibles aux situations inévitables (Brosnan, 2011 ; Brosnan et al., 2011 ; Talbot et al., 2011). Si peu d'études se sont intéressées à l'existence d'une aversion à l'inéquité en dehors des primates, il est à noter que cette capacité a tout de même été montrée chez des corbeaux (Wascher & Bugnyar, 2013).

Il s'agit là bien évidemment d'un sens de la « justice » égocentrique : le sujet le mieux récompensé ne réagit pas à l'injustice de la situation, seul l'individu désavantagé réagit. Beaucoup de chercheurs considèrent que l'aversion à l'inéquité est une capacité qui est apparue avec la nécessité de distinguer les bons partenaires lors des actes de coopération. Répondre négativement à une inéquité permettrait aux individus d'identifier les bons partenaires de coopération et, si besoin, de reconnaître quand il est nécessaire de changer de partenaire (*e.g.*, quand l'interaction n'est plus bénéfique et que donc la coopération n'est plus

avantageuse). Cette capacité à évaluer l'efficacité du coopérateur serait apparue via des pressions de sélections exacerbées par la coopération en milieu naturel, ce qui expliquerait pourquoi les espèces ne coopérant pas régulièrement dans la nature ne se montrent pas sensibles aux situations inéquitables. L'aversion à l'inéquité aurait pour fonction ultime de stabiliser la coopération en incitant les individus à rejeter les offres inéquitables faites par leurs partenaires en faveur d'autres alternatives (Brosnan, 2011 ; Yamamoto & Takimoto, 2012).

L'aversion à l'inéquité mène souvent à des émotions négatives qui peuvent déclencher des comportements de punitions (Fehr & Gächter, 2002 ; Dawes et al., 2007). La punition est une conséquence qui vise souvent les individus ayant triché lors d'une interaction sociale, n'ayant pas respecté la règle sociale (Raihani & McAuliffe, 2012). Si punir peut être un comportement coûteux, l'investissement énergétique à le faire peut être compensé si cela permet que le tricheur se conforme à la règle et se comporte de manière plus coopérative par la suite (Clutton-Brock & Parker, 1995 ; Raihani et al., 2012). Le fait de punir est donc considéré comme jouant un rôle important dans le maintien de la coopération au sein du groupe social (Henrich et al., 2006). D'un point de vue plus proximal (et plus controversé politiquement), il a été montré que le simple fait d'administrer une punition peut permettre d'évacuer les émotions négatives, en activant le circuit cérébral de la récompense (de Quervain et al., 2004).

On pourrait penser que les émotions négatives observées dans certaines expériences pourraient être davantage dues au fait de perdre qu'à une aversion à l'inéquité, mais Dawes et al. (2007) ont montré que les comportements de punitions étaient motivés par l'inéquité, même en l'absence de perte. Dans leur expérience, les participants gagnant de petites sommes ont manifesté des émotions négatives à l'encontre de ceux gagnant de plus grandes sommes et étaient même prêts à payer pour réduire le gain des ce derniers. Les comportements punitifs peuvent donc survenir même en l'absence de perte. Par ailleurs, Johnson et al. (2009) ont remarqué que la tendance à vouloir réduire les gains des autres était associée à la propension à punir les individus tentant de contourner les règles dans des procédures de Jeux de Biens Publics (procédure dans laquelle un sujet choisit secrètement une partie de la somme qu'il a à disposition, qu'il place dans un pot commun ; la somme sera ensuite décuplée et le résultat sera réparti entre les participants).

Alors que Ferh & Schmidt (1999) ont examiné les nombreuses hypothèses sur la justice, ils ont constamment associé les concepts de justice et de réciprocité. En effet, selon Raihani & McAuliffe (2012), les émotions négatives provoquant des punitions pourraient provenir d'une aversion à l'inéquité, mais pourraient également être issues d'un désir de réciprocité dans la perte. Ils ont testé ces hypothèses et ont montré que les humains ne punissaient la tricherie que si elle produisait une inéquité désavantageuse, alors qu'il n'y avait pas de preuve d'une réciprocité, suggérant que les comportements de punitions seraient induits par une aversion à l'inéquité plutôt que par une réciprocité.

Même si on pourrait penser que les individus montrant des tendances altruistes ne sont pas censés agir dans le but de réduire le bénéfice d'autrui, c'est un phénomène fréquemment observé dans plusieurs études (Ferh & Schmidt, 1999). Des modèles théoriques d'aversion à l'inéquité supposent que la réduction du bénéfice pourrait être motivée par un désir de diminution d'une inéquité désavantageuse (à l'égard du sujet). Dans certains modèles de réciprocité, les sujets peuvent donner une punition s'ils observent une action qu'ils considèrent injuste ou malveillante (Levine, 1998). Les sujets souhaitent alors réduire les bénéfices de cet adversaire, indépendamment du fait que ses bénéfices soient meilleurs ou pires que les leurs et indépendamment du fait qu'ils puissent modifier les parts ou les différences entre bénéfices. La vengeance pure telle que prise en compte par les modèles de réciprocité est considérée comme une motivation importante lors des comportements de réduction de bénéfices. Dans beaucoup d'expériences, cette motivation semble constituer la première raison de ce comportement. Puisque les modèles n'étudiant que l'équité ne prennent pas en compte cette motivation de vengeance, Ferh & Schmidt (2001) ont considéré qu'ils ne pouvaient pas expliquer une partie importante des comportements de réduction de bénéfices.

Les motivations qui déclenchent le sens et la volonté de justice sont, encore aujourd'hui soumises à débat, en particulier concernant l'interaction entre l'aversion à l'inéquité et la réciprocité. Les sujets manifestant uniquement une aversion à l'inéquité devraient alors agir pour une égalité parfaite. Ce n'est pas le cas dans certaines études, qui révèlent un nombre considérable de sujets qui ne font pas preuve d'une telle constance d'une tâche à une autre (Nicklisch, 2008). Nicklisch (2008) a utilisé un Jeu d'Ultimatum avec Vengeance, qui consiste en un simple jeu de marchandage impliquant deux joueurs, et a démontré qu'une seule motivation s'avérait insuffisante pour caractériser les comportements des intervenants vis-à-vis de l'équité. Certains sujets montraient une aversion à l'inéquité, d'autres agissaient selon un pattern de réciprocité, d'autres encore modulant leurs actions en

fonction de leurs efficacités. Les actions de la majorité de leurs sujets suggéraient un mélange entre ces deux grandes motivations (équité et réciprocité). De même, Falk et al. (2003) ont mis en évidence l'importance de ces deux motivations dans les questions de justice.

La réciprocité semble constituer la réponse la plus appropriée lorsque l'individu subit une tricherie. En effet, dans plusieurs expériences, les sujets tendaient à intensifier la sévérité de leurs choix à mesure qu'ils subissaient eux-mêmes un choix sévère (Huck et al., 2001, 2002). Nicklisch (2008) a également observé que les sujets ayant subi un taux moyen de choix égoïstes se montraient ensuite moyennement égoïstes, alors que ceux ayant subi des choix très égoïstes se montraient ensuite très égoïstes. Toutefois, beaucoup d'expériences (Andreoni et al., 2003 ; Bereby-Meyer & Niederle, 2005 ; Thöni & Gächter, 2007) ont montré que le sens de la justice ne pouvait pas être expliqué uniquement par l'aversion à l'inéquité, ni seulement par la réciprocité.

3. Gestion des conflits

Le maintien des bonnes relations avec les autres membres du groupe social et la médiation des conflits représente, si ce n'est une part importante de la morale, une qualité partagée par les espèces manifestant de grandes tendances prosociales et de bonnes capacités de coopération. Quand le groupe social est large et qu'il n'inclut pas uniquement des individus apparentés, la cohésion du groupe est quelque chose qui doit être surveillé et travaillé. Maintenir de bonnes relations avec les autres peut passer par une grande tolérance au sein du groupe (*e.g.*, bonobos, capucins, tamarins et ouistitis), mais également être favorisé par le fait d'effectuer des comportements de réconciliation après les conflits.

Dans certaines espèces, en particulier celles dont les sociétés présentent des dynamiques de fission-fusion, telles que les humains, les chimpanzés, les dauphins, les corvidés et les psittacidés, des coalitions peuvent régulièrement survenir (de Waal, 1984 ; Nishida & Hosaka, 1996). Ces coalitions sont plus stables entre individus partageant des liens sociaux plus forts mais peuvent également être formées entre individus moins proches ; elles seront alors plus flexibles et pourront se défaire et se refaire en fonction des besoins (de Waal, 1984). Les coalitions peuvent par exemple servir à deux individus de rangs hiérarchiques peu élevés pour destituer un dominant, notamment chez les chimpanzés mâles (Nishida & Hosaka,

1996). Chez les dauphins souffleurs, les coalitions s'effectuent plus souvent entre les membres de même sexe et peuvent aboutir à des super-alliances lorsque plusieurs coalitions s'associent pour affronter un autre groupe (Connor et al., 1992 ; Connor et al., 1999). Chez les corbeaux, les coalitions semblent refléter une stratégie bien particulière pour monter dans la hiérarchie de dominance : un individu non-impliqué dans le conflit viendra plus souvent soutenir le dominant des deux (Fraser & Bugnyar, 2012). Comme une réciprocité des soutiens et un échange des services est courant dans cette espèce, cette stratégie permettra à l'individu d'espérer une faveur ou une réciprocité d'un individu plus « utile » (les dominants ayant davantage d'accès à diverses ressources).

Après les conflits au sein du groupe social, des comportements affiliatifs peuvent être observés : les réconciliations et les consolations. Les réconciliations désignent les comportements affiliatifs effectués par les individus impliqués dans le conflit (*i.e.*, deux opposants qui s'apaisent l'un l'autre une fois le conflit terminé). A l'échelle du groupe, cela permet de garder une certaine paix ; à l'échelle de l'individu, cela lui permet d'envisager un ancien opposant comme un futur allié. Chez les chimpanzés, ce comportement est davantage présent chez les mâles, dont les coalitions sont plus flexibles (de Waal, 1986 ; Goodall, 1986). Les femelles ayant des relations sociales plus stables, elles peuvent se contenter d'éviter les individus qu'elles apprécient le moins et, de ce fait, entrent moins en conflit et manifestent donc moins de réconciliations (de Waal, 1992). Des comportements de réconciliation ont également été observés chez des corbeaux (Fraser & Bugnyar, 2011) et plus récemment chez des perruches ondulées (Ikkatai & Watanabe, 2012 ; Ikkatai et al., 2016). Les études sur les corbeaux ont suggéré que leurs taux de réconciliations seraient bien supérieurs à ceux mesurés chez les primates et les études réalisées sur les perruches ont souligné que, entre partenaires de reproduction, les réconciliations seraient plus fréquentes chez les perruches que chez les corbeaux. Après un conflit, les réconciliations ont d'autant plus de chances d'arriver que les deux parties partagent des liens sociaux forts (de Waal & Yoshihara, 1983 ; Aureli et al., 2002). Ces comportements diminuent le risque d'un nouveau conflit entre les mêmes individus (Aureli & van Schaik, 1991). Certains chercheurs considèrent donc que les comportements de réconciliation constitueraient une stratégie comportementale ayant pour but de diminuer le coût (total) des conflits (Ikkatai & Watanabe, 2012).

Un autre comportement survient à la fin des conflits : les consolations. Il s'agit là de comportements affiliatifs effectués par des individus non impliqués dans le conflit et dirigés vers le perdant du conflit (de Waal & van Roosmalen, 1979 ; Fraser et al., 2008). Des

comportements de consolations ont été observés chez diverses espèces de primates, telles que des chimpanzés (de Waal & van Roosmalen, 1979 ; Fraser et al., 2008 ; Romero et al., 2010), des bonobos (Palagi et al., 2004), des gorilles (Cordoni et al., 2006), des macaques (de Waal & Aureli, 1996) et des babouins (Castles & Whiten, 1998). Ces comportements ont également été observés chez différentes espèces de corvidés, telles que les corbeaux freux, les choucas et les geais (Fraser & Bugnyar, 2010 ; Logan et al., 2013), ainsi qu'entre partenaires de reproduction chez des perruches ondulées (Ikkatai & Watanabe, 2012 ; Ikkatai et al., 2016). Ces comportements auraient pour fonction ultime de réduire le stress, induit par le conflit, au sein du groupe en apaisant les tensions (Fraser et al., 2008).

Certaines études suggèrent que des effets propres au groupe, quasiment culturels si l'on peut dire, pourraient moduler les comportements de gestion des conflits. Par exemple, Sapolsky & Share (2004) ont observé un groupe de babouins devenir extrêmement pacifique après la mort des mâles les plus agressifs. Ce groupe est resté pacifique au fil des années, tout nouvel arrivant (montrant un taux d'agressivité plus typique de l'espèce) étant vite calmé par les autres membres du groupe. De même, de Waal & Johanowicz (1993) ont réalisé une expérience dans laquelle des un groupe de macaques rhésus (espèce dans laquelle les réconciliations sont rares alors que les conflits sont fréquents) étaient mis dans le même enclos que des macaques à face rouge (espèce présentant un fort taux de réconciliations) pendant cinq mois. Au fil du temps, le groupe de macaques rhésus a manifesté un taux de réconciliations de plus en plus élevé et significativement différent de celui du groupe contrôle (groupe de macaques rhésus présentant la même composition en sexes et en âges, mais non exposé aux macaques à face rouge). Ces études suggèrent une composante culturelle qui viendrait moduler les tendances dans les gestions des conflits. De plus, elles soulignent qu'en présence d'individus pacifiques et gérant efficacement les tensions après conflits, des individus agressifs peuvent s'apaiser.

B. Des Différences Entre les Sexes

Les expériences et observations ayant eu lieu sur ces précurseurs de la morale ont parfois mis en évidence des différences entre les sexes.

Avant toute autre chose, il est important de préciser la définition du terme de « sexe » et d'expliquer pourquoi nous avons choisis ce terme plutôt que celui de « genre ». Le sexe est un terme biologique qui se réfère au génotype ou aux organes reproducteurs d'un individu. Le *genre* peut être considéré comme une identité, quelque chose qu'un individu détermine intérieurement et qui est souvent modulé par des indicateurs culturels. Considérant les difficultés que nous pourrions avoir à accéder à la perception de son genre qu'un animal non-humain a de lui-même, nous nous en sommes tenus à prendre en compte le facteur objectif et apparent qu'est le sexe de l'individu.

1. Différences dans la Prosocialité

En ce qui concerne les comportements prosociaux (altruisme, partage de nourriture et aides ciblées inclus), des différences entre mâles et femelles ont été rapportées. Par exemple, les chauves-souris vampires sont connues pour partager le fruit de leur chasse (sang) avec des congénères plus malchanceux (Wilkinson, 1984) et pour manifester ce comportement de partage de nourriture selon un pattern de réciprocité (en ne partageant qu'avec les individus qui, eux-mêmes, ont tendance à partager facilement). Quelques années plus tard, Carter & Wilkinson (2013) ont remarqué que les femelles partageaient plus souvent que les mâles. Cette différence pouvait s'expliquer par la stabilité des relations chez les femelles chauves-souris. En réalité, les mâles de cette espèce partagent rarement en milieu naturel, où leurs relations sociales sont éphémères (Wilkinson, 1985), mais partagent lorsqu'ils sont en captivité (DeNault & McFarlane, 1995), où leurs relations sociales sont plus stables. De même, Massen et al. (2010) ont observé que les femelles macaques crabiers étaient plus prosociales que les mâles dans des tests de prosocialité. Ces femelles montraient aussi davantage de prosocialité envers les receveurs apparentés qu'envers les non-apparentés. Chez cette espèce, les relations entre apparentés sont particulièrement importantes pour les femelles (van Noordwijk & van Schaik, 1999), notamment parce que ces relations aident les femelles à maintenir leurs rangs hiérarchiques en se soutenant mutuellement en famille. En effet, les femelles macaques crabiers, contrairement aux mâles, restent dans le même groupe social toute leur vie (van Noordwijk & van Schaik, 1987) et ont des « rangs hiérarchiques de familles » qu'elles héritent de leurs mères (Hill & Okayasu, 1996). Il s'avère que des renouvellements de familles arrivent parfois (Chance et al., 1977), ainsi, se montrer prosocial pourrait constituer une stratégie de certaines femelles pour maintenir leur position. Cette

hypothèse se voit renforcée par le fait que dans les tests de prosocialité réalisés chez cette espèce, les femelles dominantes se sont montrées plus prosociales que les subordonnées (Massen et al., 2010).

Concernant les capacités d'empathie, de nombreuses études ont mis en évidence des différences entre les sexes chez les humains, qui se mettent en place très tôt dans le développement. Le premier signe d'une telle différence entre mâles et femelles apparaît bien avant la socialisation de l'enfant (de Waal, 2010). Chez les bébés, les filles se montrent plus sensibles à la contagion émotionnelle négative, pleurant davantage que les garçons en entendant un autre bébé pleurer (Simner, 1971 ; Sagi & Hoffman, 1976 ; Hoffman, 1977). De plus, de nombreuses études ont montré de meilleures performances chez les femmes que chez les hommes lors de tâches de reconnaissance des émotions (Hall, 1978 ; Schwartz et al., 1980 ; Dimberg & Lundquist, 1990 ; Kring et al., 1994 ; Kring & Gordon, 1998 ; Brody & Hall, 2000 ; Hall et al., 2000 ; McClure, 2000) et lors de tests d'empathie (Davis, 1994 ; Baron-Cohen & Wheelwright, 2004 ; Chakrabarti & Baron-Cohen, 2006 ; Singer et al., 2006). L'utilisation de l'imagerie par résonance magnétique (IRM) sur des individus impliqués dans des tâches d'attributions d'émotions a montré que les femmes utilisaient davantage les zones cérébrales contenant des neurones miroirs (neurones pouvant être autant stimulés par l'exécution d'une action que par le fait de voir quelqu'un d'autre effectuant cette action), neurones suspectés d'être des éléments fondamentaux lors des réactions empathiques (Schulte-Rüther et al., 2008).

2. Différences dans le Respect des Règles Sociales

Toujours chez l'humain, d'autres études ont trouvé des différences entre hommes et femmes sur l'utilisation et la conception des règles sociales et sur leurs modalités de coopérations. Les expériences qui ont utilisé des Dilemmes du Prisonnier montrent des résultats contradictoires. Certaines études ont observé que les hommes coopéraient significativement plus que les femmes (Rapoport & Chammah, 1965 ; Kahn et al., 1971 ; Mack et al., 1971), alors que d'autres montraient que les femmes coopéraient davantage que les hommes (Sibley et al., 1968 ; Tedeschi et al., 1969) ou ne rapportaient pas de différences significative entre les sexes (Dawes et al., 1977 ; Orbell et al., 1994). Toutefois, cette procédure reflète davantage un altruisme réciproque que de la coopération comme nous la définissons ici (*i.e.*, impliquant un bénéfice immédiat et simultané pour les deux coopérateurs

agissants de façon synchronisée). D'autres études se sont intéressées au respect des règles sociales chez les enfants. Selon Lever (1976), les jeux des garçons les prépareraient mieux que ceux des filles à gérer les conflits et à respecter des règles sociales. Des expériences réalisées chez des enfants ont montré que les garçons tendaient à résoudre les problèmes en utilisant préférentiellement des règles, tandis que les filles préféraient trouver des solutions à l'amiable. Cependant, beaucoup d'enfants raisonnent des deux façons et sont capables de passer d'une solution à l'autre à la demande. Savoir si ce phénomène est dû à des prédispositions génétiques ou à de simples respects de stéréotypes durant le développement de l'enfant n'est pas clair (de Waal, 1997a). Des règles sociales s'appliquent aussi chez d'autres animaux et des différences entre les sexes ont également été observées. Chez les chimpanzés, par exemple, la chasse en groupe (en coopération), les patrouilles le long des frontières du territoire en vue de sa défense, ainsi que les coalitions et soutiens lors de conflits sont plus typiques des mâles que des femelles (Goodall, 1968 ; de Waal, 1982 ; Mitani et al., 2000 ; Boesch & Boesch-Achermann, 2000 ; Mitani & Watts, 2001).

3. Différences dans l'Aversion à l'Inéquité

L'aversion à l'inéquité, qui a été observé chez des primates humains et non-humains, dévoile aussi des différences entre les sexes. Chez les humains, les résultats sont parfois contradictoires, principalement du fait de la difficulté de certains auteurs à distinguer et classer les composants de la morale qu'ils étudient (les limites étant parfois floues entre les éléments mesurés dans certaines expériences).

Certaines études ont utilisé le Jeu du Dictateur. Dans cette procédure, un sujet a à disposition une somme d'argent qu'il doit répartir entre lui et un receveur. Le receveur n'a pas de décision à prendre, il ne peut qu'accepter l'offre. Cette procédure constitue donc une simple tâche de distribution. La décision du sujet peut être modulée par une aversion à l'inéquité ou par de l'altruisme, mais l'absence de répétition de ce test ne rend pas pertinente l'idée qu'elle serait guidée par une stratégie. Dans des Jeux du Dictateur effectués en double aveugle (induisant un anonymat des deux individus), il a été observé que les femmes donnaient deux fois plus que les hommes au receveur (Eckel & Grossman, 1998). Un certain nombre d'études ont en effet montré que les femmes étaient plus généreuses que les hommes (Selten & Ockenfels, 1998 ; Dufwenberg & Muren, 2004) quand aucun gain d'efficacité n'est possible. Quand des gains d'efficacité sont possibles, les hommes se montrent plus concernés

par le fait de maximiser l'efficacité (*e.g.*, en donnant davantage quand le ratio coût/bénéfice est bas et en donnant moins quand il est haut), tandis que les femmes tendaient à privilégier un équilibre entre les deux parties (Andreoni & Vesterlund, 2001).

Singer et al. (2006) ont émis l'hypothèse que les hommes seraient plus sensibles à la justice qu'aux considérations empathiques. Ils ont en effet montré que les réponses empathiques envers un individu ayant agi de manière injuste auparavant et subissant une punition douloureuse étaient plus élevées chez les femmes que chez les hommes. Leur étude a également révélé, par IRM, une activation de zones du cerveau associées au plaisir (circuit de la récompense) chez les hommes, corrélées à leur désir de vengeance.

Toutefois, les études s'intéressant à la punition mais utilisant des procédures de Jeu du Dictateur ont montré des résultats allant à l'encontre de ceux de Singer et al. (2006). Par exemple, Eckel & Grossman (1996) ont montré que les femmes étaient plus promptes à infliger une punition que les hommes et que les femmes (mais pas les hommes) récompensaient davantage les partenaires justes lorsque le coût de l'action était basse. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Gilligan (1982), montrant que, pour les hommes, la justice serait plus une affaire de principe, une règle sociale absolue, alors que pour les femmes, la justice serait modulable en fonction des circonstances. Les femmes seraient alors moins promptes à être dirigées par un code éthique rigide, ce qui est cohérent avec les différences entre les sexes observées pour le respect des règles sociales.

Des différences entre les sexes ont également été répertoriées chez des primates non-humains concernant l'aversion à l'inéquité. Chez les chimpanzés, Brosnan et al. (2010) ont observé que les mâles étaient plus sensibles aux situations inéquitables par rapport aux autres congénères (qui reçoivent une meilleure récompense), sans être affectés par le fait de recevoir une récompense d'une plus faible valeur que ce à quoi ils pouvaient s'attendre tant que les congénères recevaient la même chose. Les femelles, au contraire, étaient davantage sensibles à l'inéquité vis-à-vis de leurs attentes, au fait de recevoir moins qu'avant pour le même effort. Le fait de comparer les gains à un instant t pourrait être d'une plus grande importance pour les mâles chimpanzés à cause de contraintes écologiques caractéristiques de l'espèce. En effet, en milieu naturel, les chimpanzés mâles coopèrent pour la chasse puis partagent la viande (Boesch & Boesch, 1989), non pas de manière égale, mais en fonction de la présence et de l'efficacité à la chasse de chacun des congénères (hormis les femelles gestantes ou allaitantes, recevant toujours une part fixe et respectable de viande). L'aversion à l'inéquité des mâles

serait donc davantage focalisée sur la comparaison de ce que reçoit chacun en fonction de l'effort fourni.

4. Différences dans la Réciprocité

Les résultats montrant des différences entre les sexes concernant la réciprocité des comportements sont relativement cohérents d'une expérience à l'autre, montrant que les femmes sont davantage réciproques que les hommes. La réciprocité (aussi appelée « altruisme conditionnel » dans certaines études) décrit un pattern de comportements dans lequel l'action de l'individu *A* envers l'individu *B* est dépendante des précédentes actions de *B* envers *A* (Croson & Gneezy, 2009). Chez l'humain, ce phénomène a souvent été étudié en utilisant un Jeu de Confiance. Dans cette procédure, un participant décide du montant, d'une somme d'argent à sa disposition, qu'il va donner à un second participant ; ce montant est multiplié par le chercheur. Le second participant (agissant en *Dictateur*) décide ensuite de la proportion de cette nouvelle somme qu'il redonnera au premier participant. Cette dernière étape permet de mesurer la réciprocité. Beaucoup d'expériences ayant utilisé cette procédure ont observé que les femmes rendaient plus d'argent que les hommes (Croson & Buchan, 1999 ; Snijders & Keren, 2001 ; Chaudhuri & Gangadharan, 2003 ; Buchan et al., 2008). Schwieren & Sutter (2008) ont montré que les femmes étaient plus réciproques que les hommes dans le simple fait de rendre ou non de l'argent (la quantité d'argent rendue étant fixée par l'expérimentateur dans leur étude). Ben-Ner et al. (2004) ont utilisé un Jeu du Dictateur en deux tours où les rôles étaient interchangés d'un tour à l'autre, les dyades étant soit conservées (permettant d'étudier la réciprocité directe) ou changées (mesurant la réciprocité généralisée). Les auteurs ont mis en évidence deux phénomènes : les hommes se montraient plus généreux (au premier tour) et les femmes se montraient plus réciproques (réciprocité généralisée).

Les rares études qui se sont intéressées à la réciprocité chez des animaux non humains ont souvent utilisé des dyades de mêmes sexes (Rutte & Taborsky, 2007, 2008 ; Dufour et al., 2009). Néanmoins, il est à noter que Frans de Waal (1997b) a montré que, chez les singes capucins, seules les femelles partageaient la nourriture de manière exactement réciproque.

5. Différences dans la Gestion des Conflits

Concernant la gestion des conflits au sein du groupe social, des différences entre mâles et femelles ont également été répertoriées, chez les humains mais aussi chez d'autres animaux. Chez les chimpanzés, les alliances et coalitions entre les mâles sont très importantes pour gérer les conflits au sein du groupe et entre différents groupes. Il a été montré que les mâles manifestaient un taux de réconciliations après conflits plus élevé que les femelles (de Waal, 1986 ; Goodall, 1986). Cette différence entre les sexes pourrait être liée aux différences qui s'observent dans la nature même des relations de coopérations au sein de chaque sexe. En effet, chez les mâles chimpanzés, la coopération est principalement de nature transactionnelle et basée sur des assistances mutuelles de type « *tit for tat* » (*i.e.*, littéralement « un prêté pour un rendu »), tandis que les femelles basent leurs coopérations sur leurs affiliations personnelles et le degré de parenté. De ce fait, les coalitions entre femelles sont plus stables et plus prévisibles. Les coalitions entre mâles, en revanche, sont plus dépendantes de leurs autres comportements de coopérations naturels, comme la chasse en groupe et la défense du territoire (Goodall, 1968 ; de Waal, 1982 ; Mitani et al., 2000 ; Boesch & Boesch-Achermann, 2000 ; Mitani & Watts, 2001).

Le fort taux de réconciliations observé chez les mâles chimpanzés pourrait justement être lié à la flexibilité de leurs coalitions et à l'importance de ces coalitions dans leurs vies sociales. En effet, chez les mâles, les coalitions permettent d'obtenir un meilleur statut hiérarchique. Les coalitions de deux subordonnés pour destituer un dominant sont fréquentes et flexibles ; un mâle pourra donc moins prévoir à l'avance quand il aura besoin d'un allié à ses côtés ni qui pourra devenir son allié. La réconciliation après chaque conflit permet donc de conserver un réseau d'alliés potentiels (de Waal, 1984). Se montrer rancunier mènerait à l'isolation sociale, ce qui, dans un système basé sur des coalitions, consisterait en un « suicide politique ». Les femelles chimpanzés, quant à elles, se montrent moins flexibles et manifestent peu de réconciliations, mais sont bien plus sélectives et stables dans leur choix de partenaires de coalitions. Les femelles, plus que les mâles, tendent à éviter la proximité des individus avec lesquels elles sont en conflit (de Waal, 1992). Goodall (1986) a suggéré que pour les femelles chimpanzés, moins engagées dans diverses coalitions, les rangs hiérarchiques auraient moins d'importance.

Des différences entre les sexes ont également été observées dans les relations d'amitiés chez les enfants humains, les filles limitant plus souvent leurs amitiés à une seule autre personne et les garçons ayant plus souvent des groupes d'amis (Maccoby & Jacklin, 1978 ; Eder & Hallinan, 1978). De même, lorsqu'elles sont avec un ou une amie, les filles

montrent davantage que les garçons des comportements négatifs à l'arrivée d'un nouvel individu (Feshbach, 1969 ; Feshbach & Sone, 1971). Ces résultats suggèrent que les filles seraient, comme les femelles chimpanzés semblent l'être, plus exclusives que les garçons dans leurs conceptions de l'amitié (Berndt, 1981).

Par ailleurs, chez plusieurs espèces de primates, il a été observé que les femelles s'investissaient davantage dans la médiation des conflits. Chez les chimpanzés, par exemple, les femelles s'engagent plus que les mâles dans des comportements de consolations envers un congénère (Romero et al., 2010).

En outre, le groupe de babouins observé par Sapolsky & Share (2004), principalement constitué de femelles (après la mort des mâles les plus explorateurs), présentait peu d'agressions et un fort taux de comportements affiliatifs. Cette étude pourrait laisser penser que, les femelles étant plus promptes à moduler les conflits au sein du groupe, les espèces dont les sociétés reposent sur une hiérarchie matriarcale seraient plus stables. Il s'avère que, chez les bonobos, les femelles dominent collectivement les mâles et maintiennent entre elles un réseau de coopérations (Furuichi, 1997 ; de Waal, 1997c). Cette dominance des femelles est rare chez les primates (notamment du fait qu'elles soient souvent plus petites et moins bien armées que les mâles) mais rendue possible chez les bonobos en raison de la force des alliances entre femelles. Il a été souvent souligné que les bonobos sont parmi les espèces de primates les plus tolérantes et paisibles, faisant preuve d'une grande tolérance lors de partages de nourriture (Wobber et al., 2010 ; Tan & Hare, 2013), ainsi que dans des tâches de coopération (Hare et al., 2007).

Croson & Gneezy (2009) ont répertorié l'ensemble de ces résultats sur la médiation des conflits dans une méta-analyse et ont suggéré que les différences entre les sexes pourraient s'expliquer par une plus grande variabilité de comportements chez les femelles que chez les mâles, les choix des mâles semblant moins dépendants du contexte que les choix des femelles.

6. Le sexe du Receveur

Le sexe de l'individu receveur peut aussi représenter un important facteur de décision dans l'expression de comportements moraux. Plusieurs études ont mis en évidence ce

phénomène chez les humains. En utilisant des Jeux d'Ultimatum et des Jeux du Dictateur, des interactions entre les effets du sexe du sujet et du sexe du receveur ont été observées.

Dans le Jeu de l'Ultimatum (Güth et al., 1982), un des deux participants se voit attribuer une somme d'argent et doit décider quelle partie de cette somme il souhaite attribuer au deuxième participant (et quelle partie il garde pour lui) ; il fait donc une offre à ce deuxième participant, qui l'accepte ou la refuse. Si l'offre est acceptée, chacun reçoit la quantité proposée ; si l'offre est rejetée, personne ne reçoit rien. Le deuxième participant devrait, en principe, toujours accepter l'offre et, sachant cela, le premier participant pourrait alors être tenté de faire l'offre la plus petite possible. Les observations montrent que des offres trop petites (et donc inégalitaires) sont souvent rejetées. Ces rejets sont interprétés comme étant le résultat d'une aversion à l'inéquité, ou même d'une envie de punir le premier participant. A l'opposé, le fait de proposer une grande quantité de la somme allouée est interprété comme un indice d'altruisme ou, occasionnellement, comme une aversion au risque.

Dans l'expérience d'Eckel & Grossman (2001), les participants réalisaient à chaque fois huit tours du Jeu de l'Ultimatum et ce, avec différents partenaires. Si les auteurs n'ont pas observé de différence entre les sexes dans la façon de jouer le premier participant (*i.e.*, celui qui propose l'offre), ils ont montré des différences dans la façon de jouer le deuxième participant (*i.e.*, celui qui accepte ou refuse l'offre) : une offre donnée présente de plus grandes probabilités d'être acceptée si elle a été faite par une femme que par un homme. De plus, les femmes ont de plus grandes probabilités d'accepter une offre basse qu'un homme. Les offres faites d'une femme à une autre femme montraient donc le plus fort taux d'acceptation. D'autres études, utilisant des Jeux du Dictateur, ont montré que les femmes recevaient des propositions de sommes plus importantes que les hommes (Bolton & Katok, 1995 ; Dufwenberg & Muren, 2002).

Ne pouvant décemment pas tester tous ces précurseurs de la morale en une seule thèse, nous avons choisi de nous concentrer sur les capacités de prosocialité de diverses espèces, en nous intéressant aux facteurs susceptibles d'en modifier les tendances. Selon certains chercheurs, la prosocialité constituerait en effet le précurseur le plus important pour qu'un

système moral puisse s'établir. En effet, selon Flack & de Waal (2000), la morale serait basée sur le « sens du bien et du mal utilisé par la société pour favoriser les comportements prosociaux ». De plus, Sober & Wilson (1999) considèrent que l'altruisme serait ce qu'il y a de plus proche de la morale même.

II. METHODES D'ETUDES DE LA PROSOCIALITE

Les recherches expérimentales s'intéressant à la prosocialité ont longtemps impliqué essentiellement deux paradigmes méthodologiques : le Test de Choix Prosocial (*Prosocial Choice Test* ou PCT) et les Tests d'Aide (*Giving Assistance Test* ou GAT), comprenant l'Aide Ciblée (*Targeted Helping* ou TA), ainsi qu'une procédure expérimentale utilisée plus récemment sur des rongeurs, le Test de l'Aide à l'Évasion (*Escape Assistance* ou EA).

A. Test de Choix Prosocial (PCT)

Les études qui impliquent un Test de Choix Prosocial (PCT) ont toutes utilisé des paradigmes similaires, dans lequel le dispositif propose au sujet un choix entre plusieurs options, l'effort requis étant le même pour chaque option. Les choix ne diffèrent que par le fait de récompenser l'un et/ou l'autre des individus (sujet et receveur). Si le sujet (parfois référencé comme « donneur » ou « acteur ») choisit l'option/l'objet « Prosociale », le sujet et le receveur obtiennent chacun simultanément une récompense alimentaire identique ; cette alternative est souvent appelée « l'option 1/1 » dans la littérature. En revanche, si le sujet choisit l'option/l'objet « Egoïste », seul le sujet obtient cette même récompense alimentaire ; cette alternative est souvent appelée « l'option 1/0 » dans la littérature.

Partant de ce principe assez simple, deux situations contrôles peuvent s'ajouter à cette procédure : une condition « non-sociale » (à comparer à une condition « sociale ») dans

laquelle le receveur est absent et/ou une option/objet nulle (qui ne récompense ni le sujet, ni le receveur).

1. Différents Contrôles Possibles

Certaines études n'ont utilisé que deux options (*i.e.*, prosocial et égoïste) ; dans ce cas, elles ont souvent utilisé une condition non-sociale en guise de contrôle (Silk et al., 2005). Dans cette situation, les mêmes options étaient présentées au sujet mais l'individu receveur était absent. Si le sujet présentait une propension à la prosocialité, il choisirait l'option 1/1 significativement plus souvent quand le receveur est présent (condition sociale) que quand il est absent (condition non-sociale, condition « cage vide » ou cage contenant un objet inanimé). Néanmoins, l'utilisation de cette condition non-sociale comme contrôle a été critiquée par certains chercheurs qui s'interrogeaient sur la signification de cette condition pour le sujet. En effet, l'option prosociale n'étant pas plus coûteuse (en énergie) à choisir qu'une autre, elle était souvent choisie même en l'absence de receveur (Stevens, 2010 ; Cronin et al., 2010 ; House et al., 2014 ; Sato et al., 2015). Dans les expériences où cela arrivait, les auteurs argumentaient qu'il était tout à fait possible que le sujet choisisse l'option prosociale en condition non-sociale dans le but de faire entrer une récompense alimentaire à l'intérieur de la zone de test et donc la rendre potentiellement plus accessible qu'en dehors (Jensen et al., 2006 ; Yamamoto & Tanaka, 2010 ; Horner et al., 2011).

Un autre contrôle possible lors d'une expérience de PCT est l'utilisation d'une option « Nulle » (Péron et al., 2013, 2014 ; House et al., 2014). Si le sujet choisit cette option, aucune récompense alimentaire n'est distribuée (ni au sujet, ni au receveur) ; cette option est aussi appelée « option 0/0 » dans la littérature. Cette option est utilisée comme un contrôle dans le sens où elle renseigne l'expérimentateur sur l'état d'avancement de l'apprentissage du sujet. Arrêter de choisir cette option suggère que le sujet commence à discriminer les options et à leur associer leur conséquence respective. Utiliser une option nulle comme contrôle est une procédure sûre et qui augmente la probabilité de ne mesurer que des niveaux de prosocialité ; mais cette stratégie implique souvent des expériences plus longues. Dans nos expériences, chaque sujet était considéré comme étant en phase de test dès lors qu'il choisissait l'objet nul moins de 10% des fois (et qu'il maintenait ce critère sur tout le reste de l'expérience).

Si ce paradigme peut paraître simple, il a été montré que certaines modalités de la procédure (développées dans les paragraphes ci-dessous) pouvaient grandement influencer la performance des sujets et leur compréhension de la tâche.

2. Un Dispositif Simple

Ajouter une option « Altruiste », entraînant une récompense pour le receveur mais rien pour le sujet (« option 0/1 ») compléterait les alternatives possibles pour ce type de procédure et, en outre, constituerait un facteur digne d'intérêt. Cependant, certains chercheurs (House et al., 2014) ont suggéré que quatre alternatives pourraient rendre le test trop compliqué, même pour des chimpanzés. Ces chercheurs ont mis en valeur que des tâches plus complexes et impliquant davantage d'options pourraient diminuer la probabilité de mettre à jour de la prosocialité chez des chimpanzés en captivité, par rapport à des tests plus simples et demandant de choisir entre moins d'alternatives. Leurs résultats suggèrent que ce type de complexité dans un test (*i.e.*, nombre de choix distincts) pourrait être particulièrement problématique pour étudier la prosocialité chez des animaux captifs. House et al. (2014) ont également souligné que complexité de la tâche ne signifiait pas nécessairement difficulté de la tâche et qu'il serait difficile de savoir si la différence de prosocialité entre des tests de complexités différentes serait due aux différents niveaux d'exigence cognitive pour le sujet. Il est possible que des tâches plus complexes exigent un niveau cognitif plus élevé que des tâches simples (par exemple parce qu'elles impliqueraient davantage d'attention et de mémoire), mais il est également possible que ces tâches complexes soit très peu pertinentes sur le plan écologique, ou même moins intéressantes pour l'animal étudié.

En plus de limiter la complexité du test, il apparaît essentiel de garder une procédure et une méthode simple. Tout comme House et al. (2014), Horner et al. (2011) ont estimé que la présentation simultanée des options réduisait la complexité de la tâche. Par ailleurs, alterner les positions des objets (associés aux différentes options) d'une session à l'autre évite que les mesures ne reflètent principalement les biais de positions des sujets, biais très problématiques quand ils ne sont pas pris en compte (Silk et al., 2005 ; Jensen et al., 2006). Dans nos expériences, en plus de contrôler les biais de positions, nous nous sommes limités à trois objets : un prosocial, un égoïste et un nul.

3. Des Expériences Longues

Comme stipulé auparavant, utiliser un objet nul avec un critère strict présente un contrôle fiable pour ce qui est de mesurer la mise en place d'un pattern prosocial, mais induit également que l'expérience puisse durer plus longtemps. Dans nos expériences, toutes les espèces étudiées, mis à part les dauphins souffleurs, ont mis plusieurs mois à atteindre et à maintenir notre critère.

Du fait qu'une procédure de PCT ne soit pas coûteuse en énergie (voir paragraphe *La Quantité d'Effort à Fournir*) et qu'elle soit associée à une conséquence positive (récompense alimentaire attractive), il n'est pas rare de voir des études dans lesquelles les tendances (prosociale ou égoïste) apparaissent tard dans l'expérience. De plus, beaucoup d'expériences de PCT donnent la possibilité au sujet de moduler leur choix en fonction de l'identité et du comportement de différents receveurs, ce qui requiert souvent davantage de sessions répétées. Chez les chimpanzés (Silk et al., 2005 ; Jensen et al., 2006), tout comme chez les singes capucins (de Waal et al., 2008), les tamarins à crête blanche (Cronin et al., 2009, 2010) et les ouistitis communs (Burkart et al., 2007), les tendances prosociales sont apparues, mais seulement tardivement dans les expériences de PCT.

Il est communément admis qu'étudier des phénomènes aussi complexes et subtils que l'influence des relations sociales sur la prosocialité exige soit un échantillon d'individus à tester plus large que ce que beaucoup de chercheurs ont à disposition, soit une approche longitudinale comprenant des mesures répétées (Cronin, 2012). Cette dernière approche permet également de mesurer le degré de prosocialité entre des individus tout au long du développement de leur relation sociale. Certains ont même suggéré que, plus qu'un compromis entre la taille d'échantillon et la répétition des mesures, le pattern temporel des choix mérite d'être étudié en lui-même, vue qu'il constitue un mécanisme proximal pouvant faciliter la mise en place de réponses prosociales (de Waal et al., 2008 ; Chang et al., 2012), en particulier quand l'expérience implique des partenaires sociaux. Cronin et al. (2009) ont même suggéré que les recherches en PCT n'ayant pas observé de différences entre les conditions test et contrôle pourraient, en réalité, n'avoir pas effectué suffisamment de sessions pour les faire apparaître. Ce pourrait être encore plus vrai pour les expériences utilisant comme contrôle une condition non-sociale, que pour celle utilisant l'arrêt du choix de l'objet

nul, cette deuxième option obligeant la mise en place d'un critère avant de prendre en compte des mesures de prosocialité.

De même, beaucoup d'expériences s'intéressant à la réciprocité ont montré qu'il faut un certain temps avant que des différences de pattern se mettent en place. En milieu naturel, de nombreuses études sur la réciprocité chez les chimpanzés ont appuyé l'idée qu'il y aurait davantage d'observations indiquant des échanges réciproques basés sur le long terme (Gomes & Boesch, 2009 ; Gomes et al., 2009) que sur le court terme (Gomes et al., 2009, Gilby et al., 2010). En condition contrôlée, Dufour et al. (2009) ont montré, chez des orangs-outans, que la réciprocité des choix prosociaux apparaissait également tard dans l'expérience (seulement dans les données des trois dernières séries d'expérimentations).

En outre, le fait que la réciprocité prenne du temps à se mettre en place a été mis en évidence chez d'autres taxons que celui des primates. Chez les chauves-souris vampires, Carter & Wilkinson (2013) ont montré que les échanges mutuels de nourriture (sang) et de toilettage apparaissaient de manière cohérente avec les liens sociaux à long terme, plutôt qu'en fonction de rapports à court terme. Dugatkin (1997) a également souligné qu'un pattern de réciprocité direct (*i.e.*, un individu A aide un individu B parce que B a aidé A juste avant) ne pourrait évoluer que si les partenaires interagissent ensemble de manière prolongée et surtout récurrente sur une longue période de temps, car il implique des capacités mnésiques spécifiques à propos des interactions précédentes entre ces partenaires.

Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que seules des longues expériences impliquant des mesures répétées pourraient révéler aussi bien des tendances prosociales qu'une réciprocité. Dans nos expériences, nous avons donc choisi de nous investir dans des expérimentations de longue durée et ce, d'autant plus que certaines impliquent un faible échantillon.

4. La Position de l'Individu Receveur

Pour provoquer une communication efficace et éviter des biais de positions pour les objets associés aux options, la cage du sujet devrait idéalement faire face à celle de l'individu receveur et les zones de choix et d'attribution de récompense (pour le sujet comme pour le receveur) devraient être relativement proches et n'être séparées que par une simple grille (voir Figure 2). Alors que cette configuration était aisément réalisable en conditions contrôlées

(pour les cochons d'Inde, les canaris et les perruches ondulées), elle n'était pas forcément facile à faire dans le grand enclos des capybaras (qui avaient le dispositif en libre accès) ou dans le bassin aquatique des dauphins souffleurs (une grille n'étant pas envisageable dans cet environnement). Dans ces deux derniers cas, la zone de récompense du receveur était placée à gauche, à une distance de deux mètres du dispositif présentant les options au sujet. Cette distance était suffisante pour que le sujet et le receveur puissent voir les conséquences des choix du premier et que les deux individus puissent communiquer, mais suffisamment loin pour éviter les chapardages entre les deux individus (Horner et al., 2011).

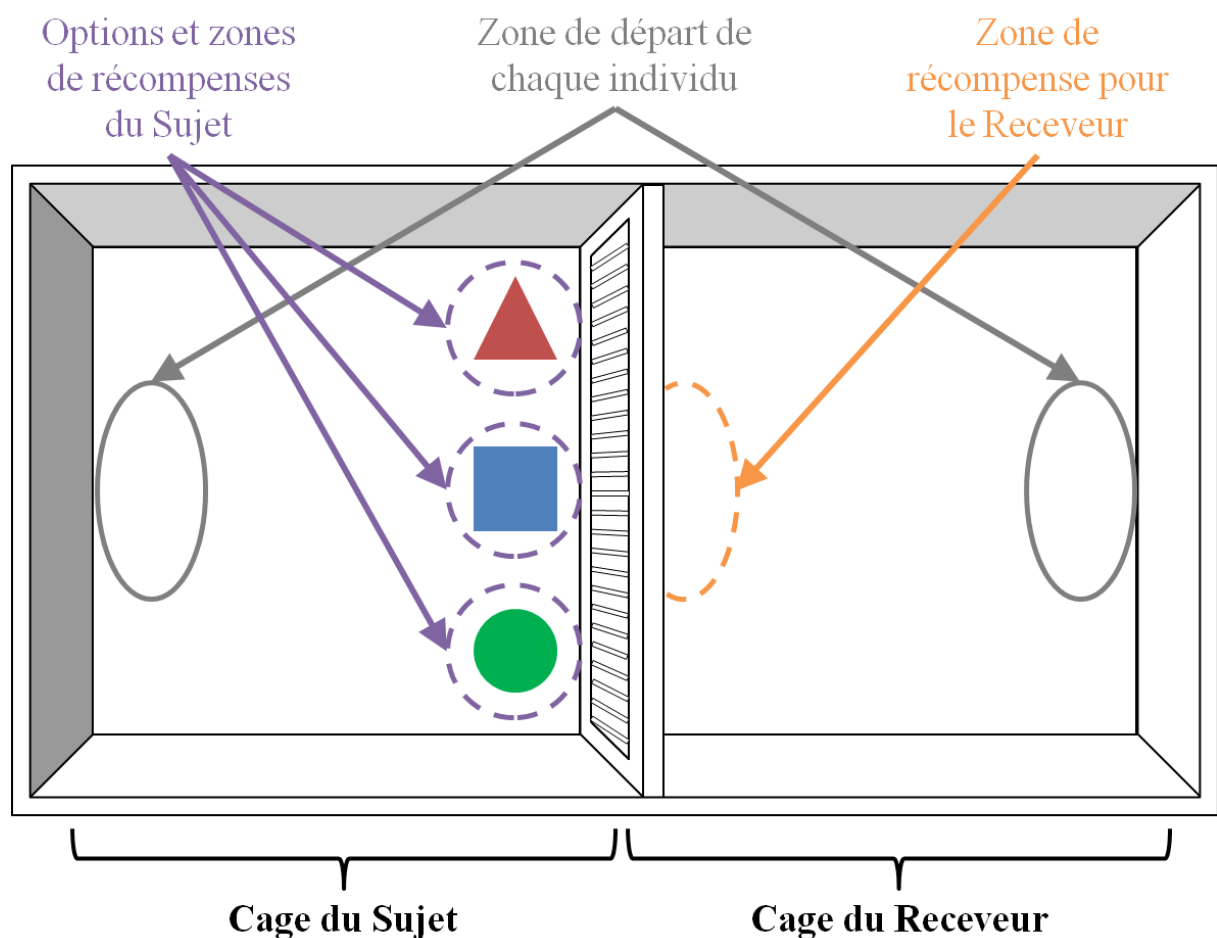


Figure 2 : Exemple de l'un de nos dispositifs utilisé lors de nos expériences de Test de Choix Prosociaux (PCT) en conditions contrôlées.

Tandis qu'une séparation physique entre le sujet et le receveur peut être utile, celle-ci doit tout de même permettre les communications entre les deux individus. En effet, il a été

observé que, chez les jeunes enfants (humains), tout comme chez les chimpanzés, les sujets ne se montraient prosociaux que dès lors que le receveur communiquait son intérêt, ne montrant aucune prosocialité envers un receveur silencieux (Brownell et al., 2009 ; de Waal, 2008). Par conséquent, le dispositif doit permettre aux individus de se voir, de s'entendre et de se sentir l'un l'autre, ainsi que de voir, entendre et sentir la consommation de nourriture de l'autre individu.

5. Visibilité de la Récompense Alimentaire

Une autre caractéristique bien documentée et ayant une grande influence sur les performances du sujet est la visibilité de la récompense alimentaire. Tout d'abord a été émise l'hypothèse que la récompense alimentaire pourrait provoquer des comportements de compétition et donc diminuer la prosocialité entre les congénères (Hirata, 2007), en particulier chez des espèces compétitives et peu tolérantes comme le chimpanzé. Cependant, il a été prouvé que les chimpanzés pouvaient avoir les mêmes tendances pour le choix entre les options 0/1 versus 0/0 que pour le choix entre les options 1/1 versus 1/0 (Jensen et al., 2006 ; House et al., 2014), ce qui suggère que le fait de recevoir ou non une récompense alimentaire pourrait ne pas être un facteur inhibant la prosocialité.

Si la simple présence de nourriture n'a pas semblé provoquer tant de tendances égoïstes, la visibilité de la récompense alimentaire, quant à elle, a souvent été suspectée de le faire (Boysen et al., 2001). Chez les chimpanzés, aucune étude utilisant de récompense alimentaire visible n'a réussi à montrer de prosocialité (Silk et al., 2005 ; Jensen et al., 2006 ; Vonk et al., 2008 ; Brosnan et al., 2009 ; Yamamoto & Tanaka, 2010), alors que beaucoup d'études dans lesquelles la récompense alimentaire n'était pas directement visible par le sujet avant son choix ont montré de la prosocialité (Warneken et al., 2007 ; Yamamoto et al., 2009, 2012 ; Horner et al., 2011). Des tendances prosociales ont également été observées chez des chimpanzés dès lors que la récompense alimentaire était rendue inaccessible par de multiples barrières (Melis et al., 2011). Il a donc été suggéré que ne pas voir la récompense permettait au sujet de se concentrer sur le comportement de l'individu receveur (Warneken et al., 2007 ; Cronin, 2012), d'une part, et de minimiser la probabilité que le sujet puisse s'attendre à recevoir la totalité des récompenses.

Au vu de tous ces éléments, la visibilité de la récompense alimentaire est considérée comme étant un facteur pouvant inhiber la prosocialité chez des espèces compétitives comme le chimpanzé. En revanche, chez le singe capucin, une espèce hautement tolérante (de Waal et al., 2008), des choix prosociaux sont apparus malgré la visibilité de la récompense alimentaire durant le choix du sujet (Lakshminarayanan & Santos, 2008 ; Brosnan et al., 2010b ; Takimoto et al., 2010), ce qui suggère que ce facteur pourrait ne pas inhiber la prosocialité d'espèces tolérantes. Par conséquent, lorsque l'on utilise une procédure de PCT, il faudrait veiller à ce que la récompense alimentaire ne soit pas visible durant le choix du sujet, en particulier si celui-ci appartient à une espèce présentant un fort taux de comportements compétitifs. D'un autre côté, il serait pertinent de vérifier que la consommation de cette récompense soit visible et/ou audible par le sujet autant que par le receveur, pour leur faire comprendre les conséquences de chaque choix (Horner et al., 2011). Dans nos expériences, nous avons donc veillé à ce que la récompense alimentaire ne soit ni visible, ni accessible avant et durant le choix du sujet et que sa consommation soit visible pour le sujet comme pour le receveur.

6. Nature de la Récompense Alimentaire

Récompenser un individu sans récompenser l'autre pourrait générer une réaction d'aversion à l'inéquité, se traduisant par une baisse de motivation à participer à l'expérience en cas de récompenses inégales pour un même effort fourni (Brosnan & de Waal, 2003 ; Fehr & Fischbacher, 2003). Beaucoup d'espèces testées dans des procédures de PCT ayant également montré des tendances à l'aversion à l'inéquité, il est tout à fait possible qu'elles aient des réticences à choisir une option à l'origine d'une inéquité, ce qui biaiserait leur potentielle motivation à la prosocialité (le receveur ne fournissant pas le moindre effort) ou à l'altruisme (option 0/1). En effet, les singes capucins, qui sont connus pour leur aversion à l'inéquité (*i.e.*, refusant d'effectuer une tâche s'ils n'obtiennent pas la même qualité de nourriture que des congénères fournissant le même travail ; Brosnan & de Waal, 2003), ont aussi montré une préférence pour l'option 1/1 par rapport à l'option 1/3 en présence d'un individu receveur lors de procédures de PCT modifiées (Fletcher, 2008). De plus, plusieurs expériences réalisées chez des oiseaux (corvidés et psittacidés) ont montré que les sujets cessaient de participer activement aux tests de coopération dès lors qu'ils n'étaient plus récompensés alors que le receveur l'était toujours, les deux individus fournissant le même

effort (Wascher & Bugnyar, 2013 ; Massen et al., 2015a ; Schwing et al., 2016). Récemment, Lambert et al. (2017) ont utilisé une procédure de PCT modifiée chez des corbeaux. Le fait que le sujet n'obtenait jamais de récompense alimentaire, le sujet ayant le choix entre les options 0/0 et 0/1, a entraîné un fort déclin de leur motivation à participer à la tâche.

Dans nos expériences, nous avons choisi de ne pas inclure d'objet altruiste, qui pourrait être vu comme facteur d'inéquité. Se limiter à 3 objets nous permettait également de conserver une certaine simplicité de la tâche (comme discuté ci-dessus). Comme les efforts à fournir par le sujet étaient minimales (se déplacer jusqu'à l'objet), la différence d'effort entre le sujet et le receveur pouvait paraître quasi-nulle. L'option prosociale n'était donc pas susceptible de provoquer une inéquité flagrante. La majorité de l'aversion à l'inéquité pouvait donc être évitée en gardant une récompense alimentaire constante et égale entre les deux individus, tout au long de l'expérience. Elle devait donc être suffisamment appétante pour ne pas lasser les animaux étudiés.

7. La Quantité d'Effort à Fournir

En plus de possiblement augmenter la probabilité d'observer des comportements d'aversion à l'inéquité, une quantité d'efforts trop importante à fournir pour choisir une option pourrait diminuer la motivation du sujet à agir prosocialement. En effet, plusieurs études impliquant des chimpanzés (Warneken et al., 2007) ou des singes capucins (Barnes et al., 2008) ont montré qu'une augmentation (même modérée) de l'effort à fournir par le sujet pour choisir une option entraînait une diminution de son taux de prosocialité. Dans ces expériences, le paradigme de « l'objet hors de portée » (voir le paragraphe sur l'*Aide Ciblée*) était utilisé et le sujet pouvait aider un partenaire humain à atteindre cet objet. Dans les deux espèces, les sujets ont aidé l'humain quand l'effort à fournir était bas, mais pas quand il était plus haut. Les auteurs ont suggéré que le coût de cet effort pour le sujet pourrait devenir une priorité dans leur processus de décision et que cela pourrait prendre le dessus sur leurs tendances prosociales.

8. La Taille de l'Echantillon

Les recherches s'intéressant à la prosocialité ont souvent impliqué un faible échantillon de sujets. Comme mentionné précédemment (voir le paragraphe *Des Expériences Longues*), les tests de prosocialité requièrent au minimum un large échantillon (plus large que ce que la plupart des chercheurs ont à leur disposition) et/ou une approche longitudinale qui permet de mesurer les réponses prosociales au fil de la construction et de l'évolution d'une relation sociale (Cronin, 2012). Cette dernière solution est bien évidemment la plus utilisée et implique d'effectuer des mesures répétées sur de nombreuses sessions.

9. Le Déroulement des Sessions

Dans nos expériences, les sessions de test n'étaient pas différentes des sessions d'entraînement en ce qui concerne la méthode utilisée. La seule différence était le fait que les sujets aient passé et maintiennent le critère (*i.e.*, choisir l'objet nul moins de 10% des fois) ou pas. Cela implique que, plus tôt dans l'expérience, les sujets n'aient pas encore associé les conséquences à chacune des options et, donc, qu'ils puissent faire des « erreurs » (choisir un objet qui n'offre pas de récompense par exemple). Il est possible que l'individu receveur présent, en étant témoin des choix du sujet et de leur conséquence, apprennent plus rapidement à discriminer les options et à leur associer un résultat. En effet, l'apprentissage social dans ce type de tâche est considéré comme étant plus efficace qu'un simple apprentissage non-social, par essais-erreurs (Brosnan & de Waal, 2004) et ce, particulièrement chez les rongeurs (Sato et al., 2015). Il a même été observé qu'apprendre des erreurs des autres serait tout aussi efficace (Zentall & Levine, 1972 ; Heyes & Dawson, 1990 ; Horner & Whiten, 2007).

Dans beaucoup d'études sur la prosocialité, comme dans nos expériences, les sujets étaient testés avec plusieurs receveurs différents ; ce qui permet d'étudier l'influence de plusieurs types de relations sociales par sujet. Cette modalité rend particulièrement intéressante la possibilité d'étudier la mise en place d'une réciprocité en faisant passer successivement des dyades réciproques (la session n implique l'individu A en sujet et l'individu B en receveur, la session $n+1$ implique B en sujet et A en receveur). En alternant l'identité de l'individu qui commence par être sujet au sein de chaque dyade, cette méthodologie permet à chaque individu d'apprendre la tâche selon différentes méthodes (apprentissage social en tant que receveur, apprentissage par essais-erreurs pour le sujet), en plus de pouvoir plus facilement susciter de la réciprocité (Horner et al., 2011).

B. Test d'Aide (GAT)

Les recherches étudiant les comportements d'aide se sont majoritairement concentrées sur deux paradigmes : L'Aide Ciblée et l'Aide à l'Evasion.

1. Aide Ciblée (TA)

L'Aide Ciblée est un phénomène abondamment étudié chez les primates humains et non-humains et souvent observé chez certaines espèces en milieu naturel (*e.g.*, éléphants, cétacés). Elle implique la présence d'un individu (receveur) qui a besoin d'aide pour régler un problème (impliquant sa survie ou non) et la venue d'un ou de plusieurs congénères (acteurs) qui vont, de par leurs actions, tenter de régler (au moins provisoirement) le problème.

Lors d'un TA, les sujets peuvent notamment choisir entre fournir une aide instrumentale à un congénère ou ne rien faire (du moins ne pas faire cette action particulière). Différentes procédures ont été utilisées mais en général, un individu (le receveur) a besoin de l'aide d'un congénère (le donneur/l'acteur) pour obtenir une récompense alimentaire. Le donneur peut alors promulguer une aide au receveur en effectuant une action spécifique : ouvrir une porte qui obstruait l'accès à la ressource alimentaire (Warneken et al., 2007 ; Barnes et al., 2008), tirer sur une chaîne qui rend la récompense accessible au receveur (Melis et al., 2011), tirer sur une poignée pour aider le receveur à atteindre la récompense (Greenberg et al., 2010) ou même transférer un outil particulier au receveur qui en a besoin pour obtenir la récompense alimentaire (Yamamoto et al., 2009, 2012). Dans chacune de ces études (impliquant des primates non-humains), le donneur n'obtient aucune récompense alimentaire, qu'il fournisse de l'aide au receveur ou non.

Le paradigme de « l'objet hors de portée » (*out-of-reach-object paradigm*) mesure l'aide instrumentale apportée par un donneur qui a accès à un objet qu'il ne peut ni utiliser, ni échanger contre de la nourriture, mais dont le receveur a besoin (ce dernier pouvant généralement le donner à l'expérimentateur en échange d'une récompense alimentaire). L'objet en question est donc hors de portée du receveur mais peut être transféré par le

donneur. Chez le donneur, le fait de transférer ou non l'objet est mesuré ; chez le receveur, ce sont les éventuelles communications (en particulier avant le transfert ou en cas de non transfert) qui sont étudiées, en plus, bien évidemment, du fait d'échanger l'objet avec l'expérimentateur s'il a été transféré. La condition contrôle de ce type de procédure implique une situation dans laquelle le receveur n'a pas besoin ni utilité des objets du donneur. Cette méthodologie a mis en évidence une grande générosité des donneurs, souvent sollicités par diverses communications provenant du receveur, chez des chimpanzés (Warneken & Tomasello, 2006 ; Warneken et al., 2007), des bonobos (Hare & Kwetuenda, 2010) et des singes capucins (Barnes et al., 2008).

2. Aide à l'Évasion (EA)

Le paradigme de l'Aide à l'Évasion (EA) a essentiellement été étudié chez les rongeurs. Il s'agit d'une méthodologie très récente donc encore très peu répertoriée. Nous avons décrit ces expériences avant d'en extraire le paradigme et ses modalités.

Par exemple, Ben-Ami Bartal et al. (2011) ont récemment montré que des rats pouvaient se montrer prosociaux en libérant un congénère enfermé dans un tube acrylique. Cet enfermement est connu pour représenter une contrainte physique générant un stress physiologique non-douloureux chez le rat (Silk, 2007 ; Lavery & Foley, 1963). Les rats testés ouvraient plus souvent la trappe du tube quand elle contenait un congénère que lorsque le tube était vide ou lorsqu'il contenait un objet inanimé. Les rats libéraient leur congénère même lorsque les contacts sociaux étaient empêchés. En outre, quand les rats testés avaient la possibilité d'ouvrir un tube contenant un congénère mais aussi celle d'en ouvrir un autre contenant un morceau de chocolat, ils choisissaient préférentiellement de libérer le congénère d'abord et d'ouvrir celui contenant le chocolat ensuite, partageant ainsi la récompense alimentaire avec le congénère.

Plus récemment encore, Sato et al. (2015) ont aussi utilisé un paradigme d'EA impliquant une situation aversive chez des rats. Leur dispositif expérimental comprenait une boîte transparente divisée en deux compartiments. L'un des deux compartiments étant rempli d'eau, le rat était forcé de nager pour rester en surface. L'autre compartiment contenait le rat testé, qui avait la possibilité d'ouvrir une trappe permettant à son congénère en train de nager de venir dans le compartiment du testé, au sec. Les rats testés ont bien ouvert la trappe aux

congénères en train de nager mais l'ont beaucoup moins souvent ouverte lorsque le congénère était lui-même au sec, ou quand le congénère était absent ou remplacé par un objet inanimé. Cette expérience confirme l'idée que c'est la détresse du congénère qui induit la réponse d'aide, plutôt qu'une volonté de contact social. De plus, les rats testés qui avaient déjà été à la place du congénère en détresse (obligés de nager dans le compartiment receveur jusqu'à ce que le rat d'à côté n'ouvre la trappe) ouvraient la trappe beaucoup plus vite que les rats qui n'avaient jamais vécu cette situation. Enfin, quand les rats testés devaient choisir entre ouvrir la trappe au congénère en train de nager et ouvrir une autre trappe contenant un morceau de céréale au chocolat, ils choisissaient le plus souvent d'ouvrir au congénère.

Pour résumer les méthodologies de ces expériences, une procédure d'EA implique un individu (receveur) dans une situation stressante et un sujet qui a la possibilité en ouvrant une trappe de l'en libérer. Cette condition est à comparer avec des conditions non-sociales (compartiment/tube vide ou contenant un objet inanimé) et avec une condition dans laquelle le receveur n'est pas en détresse / n'a pas besoin d'être libéré. Il est également envisageable de tester la motivation du sujet en le faisant choisir entre la libération du receveur et la possibilité d'obtenir une récompense alimentaire très attractive.

C. Choix d'une Méthodologie pour nos Expériences

Considérant notre responsabilité éthique vis-à-vis des animaux étudiés, tout test d'EA a vite été écarté. En effet, nos sujets étaient soit trop néophobiques (canaris et perruches ondulées) soit dans des conditions de vie ne se prêtant pas à ce genre de test (parc zoologique et delphinarium). En milieu contrôlé, alors que le PCT propose un choix entre plusieurs actions à un sujet (choix d'un objet parmi plusieurs), le TA considère que le sujet a le choix entre l'action et l'inaction, ce qui pourrait faire entrer le self-control du sujet en ligne de compte. Utiliser un PCT pour étudier les mécanismes sous-jacents de la prosocialité semble donc être une solution pertinente.

Cependant, les différences entre les objets à choisir peuvent être considérées comme assez subtiles pour le sujet dès lors que choisir n'importe quel objet le récompense toujours. Nous avons donc choisi de nous investir dans des expériences longues et répétitives dont le

critère de passage en test était très strict par rapport à la plupart des autres études sur ce sujet. Nos traitements statistiques n'ont porté que sur les données test : données pour lesquelles le sujet avait passé et maintenu le critère (*i.e.*, choisir l'objet nul moins de 10% des fois) jusqu'à la fin de l'expérience. Nos faibles échantillons (pour la majorité de nos études) et notre intérêt pour l'étude de la mise en place de patterns réciproques ont également joué un rôle dans la durée des expériences.

Nous avons veillé à contrôler les biais de positions en vérifiant que la position du receveur ne générât pas de biais dans les choix des options. De même, la position relative (ordre) des objets a été randomisée à chaque session. Pour chaque expérience, une phase de familiarisation a permis de vérifier la présence ou l'absence (ce qui est notre cas) d'une préférence liée à l'objet en lui-même.

Pour éviter de susciter une quelconque aversion à l'inéquité chez nos sujets, nous avons utilisé des dispositifs ne requérant pas d'effort important (le sujet n'avait qu'à se déplacer et, dans le cas de plus gros animaux comme les capybaras et les dauphins souffleurs, il devait également appuyer sur un objet ou un levier). De plus, pour la même raison et pour ne pas compliquer la tâche, nous n'avons pas utilisé d'objet altruiste (récompensant le receveur mais ne récompensant pas le sujet). Nous nous sommes limités à 3 objets : un prosocial, un égoïste et un nul. En outre, les récompenses alimentaires étaient gardées constantes en volume, en quantité et en nature, tout le long de l'expérience. Les récompenses pour le sujet et pour le receveur étaient également identiques. Nous avons veillé à ce que les récompenses alimentaires ne soient pas visibles avant le choix du sujet mais également à ce que leur consommation soit visible et/ou audible et/ou détectable par l'odorat pour les deux individus.

Nos dispositifs donnaient également la possibilité aux d'individus d'apprendre la tâche par l'observation du congénère (apprentissage social, par le receveur) autant que par l'action propre (apprentissage par essais-erreurs, par le sujet). Par ailleurs, en testant plusieurs receveurs par sujet, nous avons pu étudier l'influence de différents types de relations sociales sur la prosocialité. Enfin, l'enchaînement des sessions se faisant en impliquant des dyades réciproques nous a permis de nous intéresser à la mise en place de patterns de choix basés sur de la réciprocité.

III. FACTEURS INFLUENÇANT LA PROSOCIALITE

En dehors des modalités méthodologiques, il a été prouvé que certains facteurs, plus écologiques et sociaux, influencent grandement les tendances prosociales des sujets. D'une part, l'identité du receveur, sa relation (existante ou potentielle) avec le sujet et, d'autre part, le comportement du receveur, avant et après le choix du sujet impactent et modulent les réponses du sujet.

A. Identité du Receveur & Relation partagée avec le Sujet

1. Parenté, Affinité, Familiarité

Les comportements sociaux en général et les comportements prosociaux en particulier, sont susceptibles d'être hautement impactés par le degré de proximité sociale que partagent le sujet et le receveur. Cette proximité inclut les degrés de parenté, d'affinité et de familiarité.

a. Degré de Parenté

La théorie de Hamilton (1964a, 1964b) sur la sélection de parentèle prédit que le niveau d'altruisme sera plus important lorsque que le degré de parenté entre les individus concernés est plus fort. Cette théorie est souvent décrite par la règle de Hamilton et résumé par l'équation suivante : « $C < B * r$ », dans laquelle « r » représente le degré de parenté entre le sujet et le receveur, « B » représente le bénéfice gagné par le receveur lors d'une action altruiste et « C » représente le coût de cette action altruiste pour le sujet. B et C sont ici pensés en tant que bénéfice et coût pour le succès reproducteur. Cette règle spécifie donc que, lorsque

« C » est plus faible que « $r*B$ », l'action altruiste effectuée devrait devenir plus fréquente et, au final, se répandre dans la population plus rapidement que les actions égoïstes. Cette règle s'applique bien en milieu naturel. Par exemple, Gorrell et al. (2010) ont étudié des écureuils roux et ont montré que les mères de substitution pouvaient adopter des jeunes orphelins apparentés mais n'adoptaient jamais les orphelins d'autres familles. Ces chercheurs ont calculé le coût de l'adoption en mesurant la diminution des probabilités de survie de la portée entière après ajout d'un jeune, tandis qu'ils ont calculé les bénéfices en mesurant l'augmentation des chances de survie de cet orphelin. Leur étude a montré que les femelles adoptaient toujours l'orphelin lorsque $C < B*r$ mais jamais lorsque $C > B*r$, prodiguant un fort soutien à la théorie de Hamilton.

Rachlin & Jones (2009) ont étudié l'altruisme parmi des individus apparentés et non-apparentés et ont tenté de déterminer, dans leur expériences, la quantité d'argent à laquelle un humain serait prêt à renoncer pour donner 75\$ à d'autres individus de distances sociales variables. Selon ces auteurs, être de la même famille pourrait se traduire en terme de distance sociale : plus deux individus ont des gènes en commun (ou plutôt des allèles identiques traduits par des phénotypes semblables), plus ils vont se « sentir » proches l'un de l'autre, et plus ils devraient se montrer prosociaux l'un envers l'autre. Leur étude a montré que, même lorsque la distance sociale « ressentie » était identique, les participants étaient prêts à renoncer à significativement plus d'argent quand le bénéfice revenait à un membre de leur famille que quand il revenait à un individu non-apparenté. Dans des expériences précédentes (Jones & Rachlin, 2006 ; Rachlin & Jones, 2008), ils avaient observé que, pour chaque distance sociale, les membres d'une même famille étaient plus généreux entre eux. Ils ont donc suggéré que nous serions plus à même de percevoir des apparentés comme socialement proches de nous que des non-apparentés.

Ce type de biais social qui favorise les apparentés a également été observé chez des primates non-humains. Chez les singes capucins (de Waal et al., 2008), comme chez les macaques crabiers (van Noordwijk & van Schaik, 1999), les femelles se sont montrées plus prosociales envers des membres de leur famille qu'envers des non-apparentés. Même les fourmis (*Cataglyphis cursor*) ont été observées en train d'aider un membre du même nid à sortir du sable alors qu'elles ne le faisaient pas pour un congénère non apparenté (Nowbahari et al., 2009).

Pourtant, des comportements prosociaux envers des congénères non-apparentés ont souvent été observés chez les humains, et occasionnellement chez des animaux non humains. A mesure que la socialité d'une espèce se complexifie, les influences de la parenté et de la distance sociale (hors parenté) se chevauchent. L'altruisme chez les humains dépendrait alors directement de la distance sociale perçue et ne serait influencée qu'indirectement par la proximité génétique (Rachlin & Jones, 2009). Ceci est d'autant plus probable que la proximité génétique n'est pas directement décelable en elle-même ; elle s'exprime à travers d'autres facteurs phénotypiques (tels que la ressemblance physique et l'odeur) et géographiques. En outre, chez les tribus Hiwi du Venezuela, par exemple, les familles partagent de la nourriture entre elles selon des patterns de réciprocité et de proximité géographique plus que selon une proximité génétique (Kaplan & Gurven, 2005).

b. Degré d’Affinité

Chez les humains, les comportements prosociaux sont modulés par le degré d'affinité entre les individus et s'étendent préférentiellement aux membres du groupe social (Hornstein, 1978 ; Cialdini et al., 1997 ; Preston & de Waal, 2002 ; Levine et al., 2005 ; Stürmer et al., 2006 ; Lamm et al., 2010 ; Echols & Correll, 2012). Chez les enfants, les réponses prosociales sont généralement facilitées si le receveur est un ami et inhibées quand le receveur est un individu familial mais sans être un ami (Costin & Jones, 1992 ; Fehr et al., 2008 ; Olson & Spelke, 2008 ; Moore, 2009) ; ces résultats suggèrent un effet facilitateur de la qualité de la relation sur la prosocialité.

Chez les primates non-humains également, il a été montré que la force du lien social impactait la prosocialité. Plusieurs expériences ont mis en évidence que plus le lien social était fort entre deux individus, plus ils choisissaient l'option prosociale en procédure de PCT (de Waal & Suchak, 2010) et ce, qu'ils soient de la même famille ou non (de Waal et al., 2008). Des études plus anciennes avaient déjà montré que des macaques préféraient éviter de délivrer un stimulus négatif à leurs partenaires sociaux les plus proches (Masserman et al., 1964).

Dans certaines expériences, le receveur est un partenaire de reproduction. Par exemple, des tamarins à crête blanche, espèce dans laquelle le couple reproducteur est monogame et partage des liens sociaux très forts, ont été testés dans des procédures de PCT

avec leur partenaire de couple (Cronin et al., 2009, 2010). Il a été montré que les sujets avaient une plus grande probabilité de choisir l'option prosociale quand leur partenaire était présent. En utilisant la même procédure, Stevens (2010) a observé que les tamarins étaient plus prosociaux envers leur partenaire de couple qu'envers un individu non-familier, appuyant l'idée que la qualité de la relation impacte positivement la prosocialité des individus.

c. Degré de Familiarité

La simple notion de familiarité (le fait de connaître, d'avoir déjà vu l'autre) affecte également la prosocialité. Des expériences ont révélé que les phénomènes de contagion émotionnelle pouvaient être facilités par la familiarité et ce, chez des chimpanzés (Campbell & de Waal, 2011), des babouins (Palagi et al., 2009), des chiens (Silva et al., 2012) et des souris (Langford et al., 2006 ; Jeon et al., 2010). En utilisant une procédure de PCT, Chang et al. (2011) ont montré que des macaques Rhésus étaient plus prosociaux (plus altruistes en réalité, vu que le choix se faisait entre les options 0/1 et 0/0) envers un receveur familier qu'envers un receveur moins familier.

L'influence de la familiarité a également été étudiée lors de tâches de TA chez des rats, montrant une plus forte propension à aider les individus de son propre groupe. Ben-Ami Bartal et al. (2014) se sont intéressés à l'impact qu'aurait l'expérience sociale sur les motivations prosociales. Ils ont utilisé une procédure d'EA similaire à celle de leur expérience précédente (Ben-Ami Bartal et al., 2011), qui consiste à donner la possibilité au sujet de libérer un congénère d'un tube acrylique ; mais cette fois, ils ont fait varier l'affinité et la familiarité de la dyade sujet-receveur. Deux souches de rats ont été utilisées : des rats blancs albinos et des rats blancs à tête noire. Lorsqu'ils provenaient de la même souche, les sujets libéraient aussi bien les individus familiers que des non-familiers. Toutefois, les rats n'aidaient pas les congénères de souche différente, à moins qu'ils n'aient été hébergés dans la même cage. Par ailleurs, les auteurs ont testé si la proximité génétique seule pouvait motiver les comportements d'aide : ils ont fait élever des jeunes rats depuis leur naissance par des individus d'une souche différente et ont veillé à ce que ces rats adoptés ne soient jamais exposés à des individus de leur propre souche. Une fois adultes, ces rats aidaient les individus non familiers de leur souche d'adoption mais pas des individus de leur propre souche. Cette expérience met en évidence que même des éléments phénotypiques familiers (ceux des parents d'adoption) pouvaient provoquer de la prosocialité.

Lorsque l'on observe des interactions répétées entre individus hautement familiers, le degré de tolérance au sein de chaque dyade peut constituer une mesure fiable et pertinente de la qualité des relations sociales. De nombreux chercheurs ont mis en valeur l'importance de la tolérance entre les partenaires, tant pour réussir une coopération efficace que pour susciter des comportements prosociaux : chez des bonobos (Hare et al., 2007 ; Wobber et al., 2010 ; Tan & Hare, 2013) chez des ouistitis (Werdenich & Huber, 2002), chez des tamarins (Snowdon & Cronin, 2007). Le degré de tolérance au sein des dyades a souvent été utilisé pour jauger la qualité de la relation entre les individus, notamment parce qu'il est souvent positivement corrélé à d'autres mesures du degré d'affinité (King et al., 2011 ; Eppley et al., 2013).

2. Hiérarchie de Dominance

Il est largement considéré qu'une relation asymétrique n'est pas propice à l'instauration de tendances prosociales (Connor & Norris, 1982). Du fait de l'inconstance des performances des chimpanzés dans les tests de prosocialité (se montrant prosociaux dans : (Silk et al., 2005 ; Jensen et al., 2006 ; Vonk et al., 2008 ; ne se montrant pas prosociaux dans : Warneken et al., 2007 ; Horner et al., 2011), certains chercheurs ont émis l'hypothèse que les espèces despotiques (peu portées sur la tolérance) ne seraient pas enclines à exprimer pleinement des comportements prosociaux. Il a aussi été avancé que l'égalitarisme des humains aurait coévolué avec leur prosocialité (Fehr et al., 2008).

Néanmoins, Massen et al. (2010) ont observé des comportements prosociaux chez une espèce despotique de macaques au sein de laquelle les femelles se soutiennent mutuellement pour maintenir leur rang hiérarchique (van Noordwijk & van Schaik, 1999). Ces auteurs ont révélé que de la prosocialité pouvait apparaître dans des espèces peu tolérantes, mais ont également montré un phénomène intéressant : les tendances prosociales étaient préférentiellement dirigées des dominants vers les subordonnés. Ce résultat peut paraître surprenant dans le sens où l'on pourrait s'attendre à ce que, en cas de prosocialité, celle-ci soit dirigée vers les dominants, dans le but d'apaiser leur éventuelle agressivité ou pour espérer gravir les rangs hiérarchiques avec leur soutien. Dans la plupart des espèces, le fait d'être dominant donne un accès prioritaire à diverses ressources (alimentaires par exemple) et il n'est pas rare d'observer un subordonné céder sa ressource à un individu de rang supérieur pour éviter de se faire agresser (Preuschoft & van Schaik, 2000). En milieu naturel, chez de nombreux primates, les subordonnés prodiguent davantage de toilettages à leurs dominants

(Seyfarth et al., 1977 ; Noë et al., 1991), espérant probablement une certaine tolérance ou du soutien dans de futurs conflits en retour.

En effet, les études utilisant des procédures de TA ont parfois observé que la prosocialité favorisait les receveurs dominants. Par exemple, Yamamoto et al. (2009) ont testé des femelles chimpanzés non apparentées dans un paradigme mettant en scène un sujet ayant besoin d'un outil particulier pour obtenir une récompense alimentaire et un receveur ayant accès à tous les outils. Il s'avère que les chimpanzés receveurs ont non seulement transféré les outils qui étaient utiles plus souvent que ceux qui ne l'étaient pas, mais il se trouve également que les subordonnés ont transféré plus souvent l'outil à un dominant que l'inverse. Une autre expérience de TA, dans laquelle le sujet pouvait rendre accessible une récompense alimentaire à un receveur (le sujet n'ayant de toute manière pas accès à cette récompense), a montré que les chimpanzés testés aidaient plus souvent leurs dominants que leurs subordonnés (Melis et al., 2011). Même dans certaines tâches de coopération, il a parfois été observé que les bénéfices allaient plus souvent aux dominants. Par exemple, Tebbich et al. (1996) ont étudié des Nestor kéas dans une tâche instrumentale dans laquelle un individu (acteur) devait abaisser un levier pour ouvrir une boîte contenant de la nourriture, la rendant par cette action disponible pour le congénère présent (receveur). Les auteurs ont remarqué que la distribution des rôles (acteur et receveur) était clairement dépendante de la hiérarchie, l'individu dominant prenant toujours la place du receveur, quitte à harceler son subordonné pour qu'il abaisse le levier.

Si ces études ont montré que les dominants bénéficiaient de l'aide et de la coopération de leurs subordonnés, il faut noter qu'elles impliquaient toutes des procédures de TA. D'autres recherches, utilisant cette fois des procédures de PCT, ont en revanche révélé une plus grande prosocialité des dominants envers leurs subordonnés. Dans l'expérience de PCT de Horner et al. (2011), les chimpanzés dominants montraient des tendances prosociales plus fortes que les subordonnés. De plus, Takimoto et al. (2010) ont testé des singes capucins avec soit leur dominant, soit leur subordonné et receveur ; ils ont trouvé de la prosocialité quand le sujet était testé avec son subordonné, mais pas quand il était testé avec son dominant. Le même phénomène avait été observé chez les capucins testés par Lakshminarayanan & Santos (2008), les sujets étant davantage prosociaux envers leurs subordonnés qu'envers leurs dominants. De même, dans plusieurs études, les macaques Rhésus testés en PCT ont plus souvent choisi l'option 1/1 que l'option 1/0 quand le receveur était un subordonné (Colman et al., 1969 ; Chang et al., 2011). Massen et al. (2010, 2011) ont également observé une plus

forte prosocialité chez les macaques crabiers dominants que chez les subordonnés dans des tâches de PCT. Massen et al. (2011) ont même montré que l'impact de la hiérarchie était plus important que celui de l'affinité entre les deux individus. Toujours chez les macaques, Schaub (1996) a mesuré la durée de l'accès à la nourriture permise par un congénère et a montré que les dominants étaient plus généreux que les subordonnés, laissant le congénère accéder à la nourriture plus longtemps ; là aussi, la hiérarchie avait un impact important et même supérieur à celui du lien de parenté.

Cette influence du rang hiérarchique sur la prosocialité a également été montrée chez des oiseaux. Fraser & Bugnyar (2012) ont observé que les corbeaux étaient plus susceptibles de soutenir un congénère dominant lors d'un conflit, ce qui suggère que les corbeaux pourraient être plus enclins à aider des individus dont ils pourraient obtenir un soutien ou un service avantageux à l'avenir. Apporter du soutien représenterait donc une stratégie pour renforcer des liens avec des dominants utiles, permettant par exemple de s'assurer un meilleur accès à des ressources ou de progresser dans la hiérarchie (Gwinner, 1964 ; Heinrich, 1999). Il est à noter que ces comportements de soutien lors de conflits ne se corrélaient pas du tout aux besoins en soutien du receveur. Soutenir un individu dont on peut espérer un soutien réciproque, un service, une ressource ou une progression hiérarchique constituerait une stratégie qui, à terme, limiterait le coût associé au fait de s'impliquer dans un conflit en cours. Chez le geai des pinèdes, Duque & Stevens (2016) ont montré que la dominance constituait le facteur principal prédisant le partage de nourriture, les dominants partageant davantage que les subordonnés. De même, il a été montré que, chez les corbeaux freux, les individus partageaient plus de nourriture avec leurs subordonnés qu'avec leurs dominants (Scheid et al., 2008). Enfin, des études réalisées chez des perroquets gris du Gabon ont laissé penser que, chez cette espèce également, les dominants seraient plus prosociaux que les subordonnés (Péron et al., 2013).

3. Sexe & Potentialité de Reproduction

Lors de tests de prosocialité, outre les relations déjà partagées avec le receveur, il est probable que le sujet prête attention aux relations qu'il pourra éventuellement partager un jour avec celui-ci. Dans ce sens, selon son sexe et la période (*e.g.*, propice à la reproduction ou non) l'identité du receveur pourra, là encore, impacter la prosocialité du sujet. Cette

prosocialité sera également modulée par des patterns de comportements propres à l'espèce (e.g., répartition des soins parentaux).

a. Différence Entre les Sexes

Chez l'humain, de plus grandes capacités d'empathie ont été observées chez les femmes que chez les hommes (Davis, 1994 ; Baron-Cohen & Wheelwright, 2004 ; Chakrabarti & Baron-Cohen, 2006 ; Singer et al., 2006). De même, les bébés filles sont plus sensibles à la contagion émotionnelle que les bébés garçons (Simner, 1971 ; Sagi & Hoffman, 1976 ; Hoffman, 1977). Par ailleurs, les femmes seraient également plus réciproques que les hommes (Ben-Ner et al., 2004 ; Schwierien & Sutter, 2008).

Chez les primates non-humains, il a été montré que les femelles macaques étaient plus prosociales que les mâles (Massen et al., 2010) lors de test de prosocialité et que les femelles capucins étaient plus réciproques que les mâles dans leur comportements de partages de nourriture (de Waal, 1997b). En dehors des primates mais toujours chez des mammifères, Carter & Wilkinson (2013) ont rapporté que les femelles partageaient plus souvent le fruit de leur chasse que les mâles.

Chez les oiseaux, en revanche, les résultats semblent aller dans l'autre sens, montrant une plus grande propension des mâles à agir de façon prosociale. Chez les Nestor kéas, il a été observé que les mâles coopéraient davantage entre eux qu'avec des femelles ou que les femelles entre elles dans une tâche de partage de nourriture (Schwing et al., 2016). Chez la mésange à longue queue, qui effectue les soins aux jeunes en coopération, les mâles étaient plus prompts à aider aux soins que les femelles (Sharp et al., 2011). Hatchwell et al. (2013) ont également montré que, chez cette espèce, 85% des aidants étaient des mâles.

Le sexe du receveur peut également influencer la prosocialité des sujets. Par exemple, chez les humains, il a été montré que les femmes recevaient des propositions plus généreuses lors de Jeux du Dictateur (Bolton & Katok, 1995 ; Dufwenberg & Muren, 2002). Au sein des dyades de sexes opposés, tout particulièrement, le receveur peut être considéré comme un futur partenaire de reproduction potentiel.

b. Reproduction & Soins Parentaux

Selon Decety & Cowell (2014), ces différences entre les sexes ont lieu en raison du fait que l'empathie aurait évolué dans un contexte de soins parentaux et de vies en groupes sociaux. Chez les humains, tout particulièrement, on soupçonne que les pressions de sélections menant à être émotionnellement connecté avec autrui auraient commencé dans un contexte de soins parentaux (Eibl-Eibesfeldt, 1974 ; MacLean, 1985). En signalant leur état à travers des sourires et des pleurs, les bébés pousseraient la personne qui prend soin d'eux à entrer en action (Acebo & Thoman, 1995 ; Bowlby, 1958). Des mécanismes équivalents s'opèreraient chez tous les animaux dont le succès reproducteur (*i.e.*, reproduction et survie des jeunes jusqu'à leur maturité sexuelle) repose sur le nourrissage, le toilettage et le réchauffement des petits. Chez les mammifères comme chez les oiseaux, les parents qui sont à la fois attentifs aux besoins de leur progéniture et facilement affectés par ces besoins montrent une plus forte probabilité de se reproduire que les parents qui y resteraient indifférents. Une fois la capacité empathique installée chez un individu ou une espèce, elle pourrait alors être appliquée en dehors du contexte des soins parentaux et jouer un rôle dans un réseau plus large de relations sociales. Certains chercheurs ont avancé l'argument que, chez les humains, les parents pourraient nourrir un jeune enfant qui pleure parce que leurs cerveaux seraient entraînés ou prédéterminés à éprouver de la souffrance en réponse aux cris des enfants, indépendamment du fait de partager les émotions de l'enfant en question. Le débat est toujours en cours dans le domaine de la psychologie humaine (Lamm et al., 2007 ; Maner et al., 2002 ; Vasconcelos et al., 2012). Panksepp (1998) a remarqué que certains comportements d'altruisme dirigé pouvaient être favorisés par des récompenses internes, comme, par exemple, une libération d'ocytocine durant la tété qui pourrait étayer les soins maternels.

De nombreux chercheurs issus des domaines de l'écologie comportementale et de l'économie comportementale ont aussi largement accepté le fait que les soins parentaux pourraient fortement influencer les capacités et les tendances sociales de chaque sexe. Parce que beaucoup d'études ont montré une propension des femelles à être prosociales et empathiques et parce que ces mêmes études ont majoritairement (sinon exclusivement) impliqué des espèces présentant des soins parentaux principalement effectués par les mères, on suppose, par convention, que les capacités prosociales et empathiques apparaîtraient plus développées chez les femelles à cause de leurs contraintes vis-à-vis de leur progéniture. Ce paradigme induirait que, chez des espèces présentant des soins exclusivement maternels, les femelles seraient alors devenues plus prosociales et plus empathiques pour être plus efficaces dans leur sensibilité à l'état émotionnel de leurs jeunes et pour, au final, être capables de

répondre aux besoins de ces derniers plus rapidement. Ce paradigme, qui n'a jamais été testé en tant que tel, induirait également que les différences de prosocialité et d'empathie entre mâles et femelles seraient moindres chez des espèces à soins biparentaux et pourraient même être inversées (en faveur des mâles) chez des espèces à soins exclusivement paternels.

Par ailleurs, Freeman et al. (2013) ont constaté que les parents ne s'occupaient pas toujours de leurs petits seuls. En effet, dans beaucoup d'études (Burkart et al., 2007 ; Hauser et al., 2003), les espèces effectuant les soins aux jeunes en coopération étaient plus prosociales et partageaient plus souvent de la nourriture que les espèces ne coopérant pas pour cette tâche.

Selon Cronin et al. (2010), les systèmes de soins parentaux peuvent se classer sur un continuum en fonction de qui porte la responsabilité des soins. A une extrémité se trouvent les espèces à soins exclusivement maternels (Goodall, 1986 ; Fernandez-Duque et al., 2009), à l'autre extrémité de ce continuum se trouvent les espèces au sein desquelles beaucoup de membres du groupe social (dont les parents, les frères et sœurs, les oncles et tantes et, parfois même, des individus non-apparentés) s'investissent activement dans les soins aux jeunes d'un seul couple et contribuent de manière substantielle aux chances de survie de ces derniers (Snowdon & Ziegler, 2007). Parmi les primates, par exemple, les chimpanzés seraient à la première extrémité, tandis que les Callitrichidae (*e.g.*, ouistitis et tamarins) seraient à la deuxième extrémité (Hrdy, 2009).

Chez les espèces qui coopèrent entre apparentés pour élever les petits, les individus présentent un niveau d'interdépendance exceptionnellement élevé (Hrdy, 2009 ; van Schaik & Burkart, 2010) ; ce pattern a probablement évolué ainsi parce que la survie des jeunes dépendait non seulement des parents, mais également de chacun des aidants supplémentaires (Koenig, 1995 ; Washabaugh et al., 2002). Dans beaucoup de ces espèces, les femelles adultes aidantes (et, de fait, ne se reproduisant pas à cette période) présentent des cycles anovulatoires (*i.e.*, cycles ne libérant aucun ovule ou ovocyte) ; elles n'ont pas la possibilité de se reproduire à ce moment là et choisissent de rester pour aider un autre couple reproducteur (Koenig, 1995). L'hypothèse dite « de la coopération pour les soins aux jeunes » stipule que les espèces qui présentent ce pattern manifesteraient davantage de comportements prosociaux (en particulier envers des individus non-apparentés) que les espèces ne présentant pas ce pattern, quand bien même ces dernières coopéreraient pour d'autres activités comme la chasse ou la protection du groupe (Hrdy, 2009 ; van Schaik & Burkart, 2010 ; Brosnan et al., 2010c).

Burkart et al. (2007, 2009) ont suggéré que les espèces qui coopèrent pour les soins aux jeunes seraient psychologiquement prédisposées à se comporter de façon prosociale, qu'elles seraient motivées à agir de manière à fournir un bénéfice aux autres.

Plusieurs études sont allées dans le sens de cette hypothèse. Les tamarins et les ouistitis, deux espèces de primates qui coopèrent pour les soins aux jeunes, ont montré de plus grandes propensions que beaucoup d'autres primates non-humains à choisir l'option prosociale lors d'expériences de PCT (Burkart et al., 2007 ; Cronin et al., 2010), en particulier lorsque le receveur était leur partenaire de reproduction. Il a également été observé que les espèces coopérant pour les soins aux jeunes partageaient activement de la nourriture. Le partage actif implique que le possesseur de la nourriture la donne (en partie ou en totalité) à un receveur ; elle s'oppose au partage passif, initié par le receveur, qui est considéré comme du chapardage toléré et qui est davantage observé chez les espèces ne coopérant pas pour les soins aux jeunes (Jaeggi et al., 2010).

Chez les oiseaux, le pattern de soins parentaux a aussi parfois été utilisé pour expliquer la variation des résultats d'expériences de PCT d'une espèce à l'autre. En effet, Massen et al. (2015b), tout comme Horn et al. (2016), ont soutenu que si des espèces phylogénétiquement proches, comme les corbeaux, les choucas et les pies bleues, tous appartenant à la Famille des corvidés, manifestaient des tendances si différentes lors de test de prosocialité, ce serait dû à aux différences de leurs patterns de soins parentaux. En effet, les corbeaux ne se sont pas montrés prosociaux (Massen et al., 2015b), tandis que les choucas (Schwab et al., 2012) et les pies bleues ont manifesté des tendances prosociales (Horn et al., 2016). Or, les choucas et les pies bleues se reproduisent en colonies (Johnsson, 1994 ; Komeda et al., 1987), tandis que les corbeaux vivent en couples territoriaux lors de la reproduction (Heinrich, 1999). Les pies bleues, en particulier, coopèrent pour les soins aux jeunes, le couple reproducteur se faisant aider à la fois par des individus apparentés et par des individus non apparentés de la colonie. Cette aide est relativement flexible en ce qui concerne qui aide qui et quand (Komeda et al., 1987). Les choucas, quant à eux, ne coopèrent pas pour les soins aux jeunes à proprement parler mais restent en communauté lors de la reproduction et de l'élevage des jeunes, ce qui requiert une certaine tolérance au sein de la colonie et ce qui pourrait avoir mené cette espèce à évoluer vers une plus grande prosocialité (Burkart et al., 2014).

Il a également été souligné que la grande complexité de la vie sociale des espèces coopérant pour les soins aux jeunes pourrait avoir renforcé leurs compétences en termes de cognition sociale (Cronin et al., 2010). Par exemple, plusieurs chercheurs ont déclaré que la tolérance sociale extrêmement développée, l'attention portée aux indices sociaux et la grande coordination des comportements, qui sont caractéristiques des espèces coopérant pour les soins aux jeunes des Callitrichidae, pourraient faciliter l'augmentation des performances pour les tâches socio-cognitives, comme l'apprentissage social ou la résolution de problèmes en coopération avec un congénère (Snowdon, 2001 ; Snowdon & Cronin, 2007 ; Burkart & van Schaik, 2010). De plus, il a longtemps été supposé que, chez les humains, qui sont classés parmi les espèces qui coopèrent pour les soins aux jeunes, le fait de coopérer pour cette tâche aurait joué un rôle central dans l'évolution de leur socialité en général (Hrdy, 2005).

En outre, Brosnan (2011) a suggéré que les facteurs qui augmentent la prosocialité des espèces qui coopèrent pour les soins aux jeunes pourraient également influencer leurs réponses face à des situations inéquitables. Si le fort taux de coopération de ces espèces pourrait les rendre sensibles aux inéquités, leurs tendances prosociales, couplées à leur interdépendance, devraient, quant à elles, diminuer cette sensibilité lorsque les inéquités sont mineures. Freeman et al. (2013) ont testé cette dernière hypothèse en regardant si le pattern de soins aux jeunes de plusieurs espèces de primates affectait réellement leur aversion à l'inéquité. Ils ont émis l'hypothèse que, du fait de leur forte interdépendance et étant donné le coût que représenterait la recherche d'un nouveau partenaire de reproduction, les espèces qui coopèrent pour les soins aux jeunes ne devraient pas répondre négativement à des situations inéquitables quand elles impliquent les deux membres d'un couple reproducteur, contrairement aux espèces qui coopèrent dans d'autres contextes. Les auteurs ont également avancé l'argument que de telles stratégies pourraient s'étendre au-delà de ce pattern et impacter des espèces à soins biparentaux. Ils ont donc testé les réponses à l'inéquité de trois espèces proches de singes du Nouveau Monde présentant des patterns de soins parentaux différents (soins en coopération, soins biparentaux et soins maternels), dans un test impliquant des dyades dont les deux congénères n'étaient pas toujours récompensés de la même façon pour la même tâche. Il apparaît que seule l'espèce à soins maternels a répondu négativement à l'inéquité. Les auteurs ont interprété ces résultats en avançant l'argument que, malgré le fait qu'une sensibilité à l'inéquité puisse permettre d'identifier un bon partenaire de coopération ou d'en choisir un nouveau (si la coopération n'est pas rentable), les individus partageant une grande interdépendance (ceux qui participent, en couple ou en groupe, aux soins parentaux)

devraient être moins prompts à y répondre négativement car le coût qu'engendrerait la recherche d'un nouveau partenaire serait supérieur à l'inéquité momentanée. Les liens sociaux au sein de couples monogames à soins biparentaux pourraient donc être suffisants pour provoquer une grande prosocialité et limiter la sensibilité aux petites inéquités.

Les liens sociaux au sein des couples monogames à soins biparentaux sont considérés par beaucoup de chercheurs comme ceux qui sont les plus symétriques, qui présentent des relations exclusives, et sont ceux au sein desquels il est attendu la plus forte expression de prosocialité (Emery et al., 2007 ; Cronin, 2012). Chez plusieurs espèces d'oiseaux monogames en particuliers, il a été montré que la plupart des comportements de soutien lors de conflits étaient dirigés vers les individus apparentés mais aussi vers le partenaire de reproduction (oies cendrées : Scheiber et al., 2005 ; corbeaux : Fraser & Bugnyar, 2012) et que la réciprocité de ces comportements de soutien, tout comme la réciprocité des échanges entre du soutien et du toilettage, ne se produisait qu'entre des partenaires de reproduction (Fraser & Bugnyar, 2012). Dans l'expérience de PCT de Schwab et al. (2012), les choucas se montraient plus prosociaux (option 1/1 versus 1/0) envers les receveurs du sexe opposé, quel que soit leur propre sexe ; cet effet était encore plus important lorsque les sujets pouvaient se montrer altruistes plutôt qu'égoïstes (option 0/1 versus 1/0).

Les recherches sur la prosocialité des espèces coopérant pour les soins aux jeunes ont cependant aussi amené des résultats contradictoires. Par exemple, lors d'une procédure de PCT similaire à celle utilisée par Burkart et al. (2007), des tamarins n'ont pas choisi l'option prosociale plus souvent quand le congénère était présent plutôt qu'absent. De même, Cronin et al. (2009) et Stevens (2010) n'ont pas observé de tendances prosociales chez des *Callithrichidae*.

De plus, coopérer pour les soins aux jeunes n'est pas la seule situation où une interdépendance peut se produire. Plusieurs expériences ont montré de la prosocialité chez des espèces de primates ne coopérant pas pour les soins aux jeunes (Jaeggi et al., 2010 ; Cronin, 2012), comme des bonobos (Wobber et al., 2010), des macaques (Massen et al., 2010) et des singes capucins (de Waal, 2008 ; Lakshminarayanan & Santos, 2008). Cela suggère que des espèces qui coopèrent souvent dans d'autres contextes, comme la recherche de nourriture, pourraient présenter suffisamment d'interdépendance pour manifester de la prosocialité. En revanche, ces autres types de coopérations, laissant la possibilité de changer de partenaire de coopération plus facilement que dans un cadre reproductif, pourrait favoriser l'aversion à

l'inéquité. Il s'avère que c'est ce qui a été observé chez ces mêmes espèces : bonobos (Bräuer et al., 2009), macaques (Massen et al., 2012 ; Hopper et al., 2013) et singes capucins (Brosnan & de Waal, 2004 ; van Wolkenten et al., 2007). En outre, le fait que des espèces qui ne coopèrent pas de manière régulière en milieu naturel, comme les orangs-outans ou chez les singes écureuils, ne répondent pas aux situations inéquitables (Brosnan, 2011 ; Talbot et al., 2011), corroborerait l'hypothèse selon laquelle des pressions évolutives spécifiques au fait d'être capable d'évaluer l'efficacité d'un partenaire de coopération seraient nécessaires pour reconnaître et être sensible à une situation inéquitable. Il est à noter que quelques espèces qui coopèrent pour les soins aux jeunes coopèrent aussi pour la chasse, comme le lycaon (Creel & Creel, 1995).

L'ensemble des expériences et observations réalisées jusqu'à maintenant permettent donc de suggérer qu'une grande interdépendance favorise la prosocialité, que cette interdépendance soit provoquée par une coopération pour les soins aux jeunes ou pour toute autre coopération s'effectuant régulièrement en milieu naturel (*e.g.*, recherche de nourriture, défense du groupe ou du territoire). Si les données actuelles ne permettent pas de savoir si certaines activités de coopération provoquent davantage de prosocialité que d'autres, elles suggèrent en revanche que la coopération pour la recherche de nourriture entraînerait une plus grande aversion à l'inéquité que la coopération pour les soins aux jeunes.

B. Comportement du Receveur

En plus de son identité (sur laquelle il peut difficilement agir), le comportement du receveur peut grandement affecter la prosocialité du sujet. Avant que le sujet n'ait choisi une option, le receveur peut l'influencer en communiquant (volontairement ou non) son état émotionnel. A plus grande échelle, le receveur peut également impacter la prosocialité de la dyade en modulant ses propres choix selon un pattern de réciprocité.

1. Communications

Dans les expériences impliquant des procédures de PCT aussi bien que de GAT (incluant l'Aide Ciblée et l'Aide à l'Évasion), la source de nourriture n'est pas directement accessible par le receveur et son champ d'action et ses choix possibles sont relativement restreints. L'individu receveur ne pouvant accéder à la récompense alimentaire par lui-même, sa seule possibilité à court terme est de communiquer sa motivation, son intérêt pour la récompense, et/ou ses émotions et produisant, selon l'espèce, des vocalisations, des mouvements, des gestes et des postures (Burkart et al., 2007 ; Cronin et al., 2009). Ces communications peuvent influencer la prosocialité du sujet, en permettant à ce dernier d'accéder à l'état émotionnel du receveur et d'en être affecté par un phénomène de contagion émotionnelle (Preston & de Waal, 2002 ; de Waal, 2008).

Plusieurs chercheurs ont tenté de diviser les communications du receveur en différentes catégories : Horner et al. (2011) ont distingué les comportements visant à « attirer l'attention » (*i.e.*, comportements attirant l'attention du sujet sans être spécifiquement dirigés vers le sujet, comportements dirigés vers la récompense, comportements dirigés vers l'objet convoité) des comportements de « demandes dirigées et pressions » (*i.e.*, comportements dirigés vers le sujet, allant du geste de quémade en tendant le bras avec la main ouverte, à des comportements plus agressifs comme des postures de menaces). Ces chercheurs considéraient la première catégorie de communications comme étant moins intense que la deuxième. Cronin (2012) a aussi discriminé deux sortes de communications du receveur : les comportements montrant « l'intérêt pour la récompense » et les « demandes dirigées d'aide ». Au vu de la littérature sur le sujet, nous pouvons considérer que les comportements montrant « l'intérêt pour la récompense » font partie des comportements visant à « attirer l'attention ». Les différences et subtilités de classement de ces communications ne sont probablement pas pour rien dans la contradiction des résultats observés, notamment concernant les gestuelles de quémades.

Les études rapportant une influence des communications classées par leurs auteurs comme étant de celles qui visent à attirer l'attention du sujet ont en effet prodigué des résultats contradictoires. En utilisant une procédure de TA dans laquelle le receveur avait besoin d'un objet (pour obtenir la récompense) qui se trouvait dans la cage du sujet, les receveurs étaient supposés communiquer avec les sujets quand ces derniers ne transféraient pas l'objet suffisamment rapidement ; le sujet était sensé transférer plus souvent l'objet lorsque le receveur communiquait intensément. Il a été effectivement montré que, chez les chimpanzés (Warneken et al., 2007), chez les orangs-outans (Pelé et al., 2009 ; Dufour et al.,

2009) et chez les singes capucins (Barnes et al., 2008), le receveur produisait des gestes de quémante ou pointait l'objet du doigt et que ces comportements provoquaient une plus grande prosocialité chez le sujet. Pourtant, ces études ont également rapporté un déclin de l'effet de ces communications au fil des expériences, le sujet donnant de moins en moins l'objet malgré les quémantes du receveur. Exprimer son intérêt pour la récompense n'a donc pas suscité de la prosocialité en continu et ce, même chez les sujets qui y étaient sensibles au début. Dans les expériences ayant utilisé des procédures de PCT chez les primates, les communications montrant l'intérêt pour la récompense n'avaient pas d'effet notable sur les tendances prosociales du sujet. Dans l'étude de Vonk et al. (2008), les gestes de quémante des chimpanzés receveurs n'ont pas induit de plus forte prosocialité chez les sujets. De même, les ouistitis communs n'ont pas vu leur prosocialité être stimulée par les communications montrant l'intérêt des receveurs pour la récompense alimentaire (Burkart et al., 2007). Chez les tamarins à crête blanche, les sujets devenaient même moins prosociaux lorsque les receveurs émettaient ces communications (Cronin et al., 2009).

Les communications (gestes et vocalisations) spécifiquement dirigées vers le sujet (demandes dirigées d'aide) ont été supposées être plus efficaces et provoquer davantage de réponses prosociales que les communications dirigées vers la récompense (Warneken et al., 2007 ; Yamamoto & Tanaka, 2009a). Ce type de communications a principalement été décrit chez les primates (en particulier chez les chimpanzés), au sein desquels des chercheurs ont observé des gestes qui étaient explicitement dirigés vers le sujet. Dans plusieurs expériences de TA impliquant un objet utile au receveur mais détenu par le sujet, il a été montré que, lorsque les receveurs émettaient des vocalisations ou produisaient des gestes dirigés vers les sujets, ces derniers transféraient plus souvent l'objet chez les chimpanzés (Yamamoto et al., 2009, 2012). De même, Melis et al. (2011) ont observé une plus grande prosocialité des chimpanzés sujets quand les receveurs faisaient du bruit avec la chaîne qui pouvait récompenser le receveur si le sujet tirait dessus. Chez des chimpanzés testés en procédures de PCT, le fait que le receveur pousse l'épaule du sujet augmentait les choix prosociaux de ce dernier (Yamamoto & Tanaka, 2009b). Toujours dans des expériences de PCT, il a été montré que l'orientation du corps du receveur pouvait influencer positivement la prosocialité des sujets chez des singes capucins (de Waal et al., 2008). Cependant, Horner et al. (2011) n'ont pas trouvé d'influence de ce type de communications sur la prosocialité de leur chimpanzés.

En ce qui concerne les espèces autres que les primates, une influence du comportement du receveur sur la prosocialité du sujet en procédure de PCT a également été

observée chez des oiseaux. En effet, Schwab et al. (2012) ont montré que des choucas effectuaient davantage de choix prosociaux lorsque le receveur s'était approché du dispositif que lorsqu'il était resté à distance. Néanmoins, les auteurs ont attribué cet effet à un phénomène de renforcement local du stimulus par la présence du congénère plutôt qu'à une véritable appréciation des besoins du receveur.

L'effet positif sur la prosocialité des sollicitations du receveur pourrait être dû à une forme de harcèlement. Selon « l'hypothèse du harcèlement » (Clutton-Brock, 2009) une grande quantité de communications émises par le receveur pourrait motiver des réponses prosociales (Gilby, 2006), le sujet souhaitant faire cesser ces bruits. En outre, cette hypothèse peut impliquer une relation de dominance entre le sujet et le receveur, dans laquelle un receveur subordonné solliciterait la prosocialité du sujet dominant ou inversement (Carter & Wilkinson, 2013). Cette hypothèse soutient que des quémantes persistantes seraient stoppées par un partage de nourriture avec le quémanteur ou, dans notre cas, un choix prosocial lors d'un essai (Brown et al., 2004 ; Jaeggi et al., 2010 ; Pinto et al., 2011 ; Stevens & Gilby, 2004), ce qui, selon Clutton-Brock (2009) expliquerait en partie l'existence d'une prosocialité entre individus non-apparentés.

2. Réciprocité

Une autre possibilité du receveur pour influencer les choix du sujet constitue le fait d'instaurer une réciprocité. L'Evolution de l'altruisme et de la coopération au sein d'individus non-apparentés a souvent été expliquée par une réciprocité forte, directe ou indirecte. Les sujets pourraient donc baser leurs décisions de se montrer ou non prosociaux envers des congénères en fonction de la probabilité de recevoir un bénéfice en retour dans des interactions en cours, ce qui nécessite de se souvenir des interactions passées avec ces congénères.

Le terme de « réciprocité » fait appel à des définitions plus ou moins restrictives et parfois contradictoires dans la littérature (Wilkinson, 1984 ; Hammerstein, 2003 ; Stevens et al., 2005 ; de Waal & Brosnan, 2006 ; Noë, 2006 ; West et al., 2007 ; Rutte & Taborsky, 2008). La réciprocité peut induire d'influencer un congénère en utilisant des récompenses et/ou des punitions au sein de différentes dyades, ou bien par le fait de choisir des coopérateurs et de pouvoir en changer en fonction de leur valeur relative perçue lors des

coopérations (Noë & Hammerstein, 1994 ; Kiers et al., 2003 ; Grutter & Bshary, 2003 ; Bshary & Grutter, 2005 ; Bshary & Grutter, 2006 ; Noë, 2006 ; de Waal & Brosnan, 2006 ; Rutte & Taborsky, 2008 ; Jandér & Herre, 2010 ; Kiers et al., 2011 ; Fruteau et al., 2011). Carter & Wilkinson (2013) ont mis en valeur l'intérêt d'étudier l'éventuelle réaction des sujets à la tricherie lors d'attentes de réciprocité.

Des chercheurs, de Waal & Suchak (2010), ont mis en évidence divers mécanismes proximaux tendant à garantir une distribution réciproque dans les comportements prosociaux. Ils ont défini la réciprocité généralisée comme étant une augmentation des tendances prosociales suite au fait d'avoir bénéficié de prosocialité, sans y inclure de contingence spécifique au partenaire. Pour ces mêmes auteurs, une réciprocité basée sur de la symétrie se définit comme un ensemble de caractéristiques d'une relation symétrique qui induirait des comportements similaires dans les deux directions de la dyade, sans y inclure de haut degré de contingence. De même, une réciprocité d'attitude apparaîtrait lorsque les congénères refléteraient et copieraient leurs attitudes sociales avec un haut degré de contingence à court terme. La réciprocité calculée comprendrait la prise en compte de chaque faveur reçue et donnée au sein de chaque dyade, montrant des comportements avec une contingence différée spécifique de chaque partenaire ; ce qui constituerait la réciprocité la plus exigeante cognitivement parlant (de Waal & Suchak, 2010).

Dans nos études et dans cette thèse, nous nous sommes intéressés aux paradigmes de réciprocité les plus simples, les plus facilement mesurables dont les définitions nous semblaient plus précises : la réciprocité généralisée et la réciprocité directe. Selon un principe de réciprocité directe (Axelrod & Hamilton, 1981), la prosocialité du sujet est basée sur le comportement passé d'un congénère envers lui : un individu *A* se comporte de manière prosociale envers un individu *B* parce que *B* était prosocial envers *A* lors de la session précédente. Le principe de la réciprocité généralisée (Hamilton & Taborsky, 2005 ; Pfeiffer et al., 2005) expose que la prosocialité du sujet est basée sur une expérience sociale anonyme dans laquelle l'identité du congénère n'est pas importante : un individu *A* se comporte de manière prosociale envers un individu *B* parce qu'un individu *C* était prosocial envers *A* lors de la session précédente. Nous n'avons pas étudié la réciprocité indirecte, qui induit que la prosocialité du sujet soit basée sur de précédentes interactions d'autres congénères entre eux : un individu *A* se comporte de manière prosociale envers un individu *B* parce qu'il a vu que *B* était prosocial envers *C* lors de la session précédente. Cette réciprocité, si intéressante soit-elle, implique des capacités de transitivité et de réputation (Nowak & Sigmund, 1998 ; Leimar

& Hammerstein, 2001 ; Nowak & Sigmund, 2005), tandis que, dans nos expériences en conditions contrôlées, nos sujets n'avaient pas d'accès visuels aux tests et choix des autres.

Bien que, en milieu naturel, de nombreux exemples de comportements de coopérations incluant de la réciprocité existent (*e.g.*, soins des jeunes en coopération), les preuves expérimentales de stratégies prédites par des modèles de réciprocité restent rares et ont principalement été découvertes chez les humains. En effet, il a longtemps été pensé que la réciprocité se limitait à quelques espèces réputées cognitivement très avancées (Williams, 1966 ; Hamilton, 1972 ; Eberhard, 1975 ; Axelrod & Hamilton, 1981), notamment à cause de la difficulté potentielle à se remémorer les interactions passées et à détecter les tricheurs. Connor & Norris (1982) ont même suggéré que seuls les animaux présentant un certain niveau de Théorie de l'Esprit seraient capables de réciprocité. En revanche, Trivers (1971), même s'il admettait que, étant données les exigences cognitives liées à la reconnaissance des individus et au fait de se rappeler des interactions passées, la réciprocité apparaîtrait plus probablement chez des espèces sociales à longue espérance de vie, soulignait tout de même que la réciprocité pourrait exister plus largement dans le règne animal. S'il est maintenant convenu qu'une réciprocité directe et indirecte pourrait apparaître chez des animaux non-humains, cela exigerait dans tous les cas des capacités cognitives spécifiques (Stevens & Hauser, 2004). Lors d'une interaction réciproque, les sujets doivent reconnaître leurs congénères et se souvenir de ce que le receveur a fait durant l'interaction précédente (Axelrod & Hamilton, 1981), ce qui pourrait être ardu ou coûteux en énergie au sein de larges groupes sociaux ou quand les intervalles de temps entre les interactions de la dyade sont longs (Milinski & Wedekind, 1998). Cela pourrait en partie expliquer pourquoi la réciprocité directe chez des animaux non-humains a été bien plus rarement observée que ce que les considérations théoriques laissaient présager (Stevens et al., 2005).

La réciprocité généralisée a été observée chez l'humain, chez lequel le fait d'avoir été aidé augmente sa propension à aider d'autres individus (Berkowitz & Daniels, 1964 ; Fischbacher et al., 2001 ; Bartlett & DeSteno, 2006). En économie comportementale, il a été souligné que les humains tendaient à rendre l'aide reçue de façon proportionnelle non seulement à l'effort dépensé par l'aidant (Buell & Norton, 2011), mais également au bénéfice résultant de cette aide (Zhang & Epley, 2009). Il est à noter qu'à ce jour, la réciprocité indirecte n'a été observée que chez l'humain (Wedekind & Milinski, 2000 ; Milinski et al., 2001 ; Semmann et al., 2005), probablement en partie parce qu'elle n'a que rarement été étudiée chez des animaux non-humains. Si en tant qu'humains, nous sommes familiers du

concept d'aider ceux qui nous ont aidé (ou qui ont aidé des individus nous ayant aidé), ce type de comportements est plus délicat à étudier chez d'autres espèces. Il se peut que la réciprocité soit tout simplement plus rare chez les autres animaux, mais il est également possible que cette rareté d'observations soit due à la difficulté d'établir des moyens objectifs de mesurer les coûts et bénéfices de comportements qui semblent fournir une aide.

Les débats sur l'importance de la réciprocité dans les interactions sociales animales sont toujours en cours (Clutton-Brock, 2009 ; Hammerstein, 2003 ; Stevens & Hauser, 2004 ; Schino & Aureli, 2010 ; Wilkinson, 1984 ; Milinski et al., 1990 ; Dugatkin & Alfieri, 1991 ; Godard, 1993 ; Clements & Stephens, 1995 ; Stephens et al., 1997 ; Barrett et al., 2000 ; de Waal & Berger, 2000 ; Krams & Krama, 2002 ; Hauser et al., 2003 ; Olendorf et al., 2004) mais ont fait des progrès depuis que de la réciprocité a été montrée chez des chimpanzés, des bonobos et des orangs-outans en captivité (Jaeggi et al., 2010, 2013 ; Dufour et al., 2009). Par exemple, Dufour et al. (2009) ont testé deux orangs-outans dans une procédure d'échanges d'objets dans laquelle un individu pouvait échanger un objet avec l'expérimentateur contre de la nourriture, mais l'objet en question était détenu par le congénère. Chacun des deux individus possédait un objet inutile pour lui mais ayant une utilité pour le congénère. Les auteurs ont observé de la réciprocité directe à la fois entre les sessions et au sein des sessions. Ce pattern réciproque a néanmoins mis du temps à s'installer dans l'expérience : il n'est apparu que dans les dernières sessions. De même, des observations de réciprocité chez des chimpanzés en milieu naturel ont mis en évidence qu'il pourrait y avoir davantage d'éléments appuyant l'idée d'une réciprocité à long terme dans les échanges de services (Gomes & Boesch, 2009 ; Gomes et al., 2009) plutôt qu'une réciprocité à court terme (Gomes et al., 2009, Gilby et al., 2010). Pris dans leur ensemble, ces résultats suggèrent que seules des expériences longues pourraient révéler des patterns de réciprocité.

D'autres expériences ont montré de la réciprocité chez des primates. Par exemple, de Waal & Berger (2000) ont observé que des singes capucins étaient plus prompts à partager une récompense alimentaire avec un congénère s'ils avaient coopéré ensemble pour l'obtenir que si le sujet avait obtenu la récompense par ses seules actions. Hauser et al. (2003) ont montré que des tamarins à crête blanche étaient plus souvent altruistes (choisissant l'option 0/1) envers un receveur qui s'était lui-même déjà montré altruiste envers le sujet qu'envers un individu non-altruiste. De la réciprocité, au sens large, a également été observée chez des bonobos (Jaeggi et al., 2013), chez des babouins (Cheney et al., 2010), et chez des singes vervets (Fruteau et al., 2009). Chez les vervets, il apparaît que la probabilité de retourner une

faveur à un congénère (en aidant un congénère qui avait aidé par exemple) dépend de la valeur du service fourni par ce congénère. Après avoir découvert de la réciprocité chez des primates non-humains, certains chercheurs ont suggéré qu'elle pourrait se limiter aux primates (Hauser et al., 2003).

Cependant, des échanges réciproques de services et de ressources entre congénères ont aussi été observés en dehors du taxon des primates (Dugatkin, 1997), comme par exemple chez les chauves-souris vampires (Wilkinson, 1984, 1988 ; Carter & Wilkinson, 2013) ou même chez certaines espèces de poissons (Zöttl et al., 2013 ; Bshary & Grutter, 2006). Chez les chauves-souris vampires, les individus partagent préférentiellement la nourriture chassée (sang) avec les congénères ayant déjà partagé. Cette stratégie limite la possibilité de tricher en ne se montrant pas réciproque (Wilkinson, 1984, 1988) et est supposée intégrer l'apprentissage d'indicateurs de probabilité de bénéfices directs pour déceler d'éventuels tricheurs à l'avance (Wilkinson, 1986).

De récentes études ont mis en évidence de la réciprocité dans les comportements prosociaux de rongeurs, en étudiant deux paradigmes : la réciprocité directe (se montrer prosocial envers un congénère parce que celui-ci s'est montré prosocial envers soi juste avant) et la réciprocité généralisée (se montrer prosocial envers n'importe quel congénère parce que l'on vient de recevoir de la prosocialité).

Rutte & Taborsky (2007) ont montré expérimentalement que la prosocialité des rats bruns femelles était fortement influencée par le fait d'en avoir bénéficié précédemment, indépendamment de l'identité du congénère. Les rats testés avaient été entraînés à une tâche instrumentale dans laquelle ils pouvaient tirer sur une baguette pour fournir une récompense alimentaire à un congénère. Les rats receveurs ayant reçu la récompense grâce à un congénère étaient par la suite plus enclins à tirer sur la baguette pour nourrir d'autres receveurs inconnus ; les rats n'ayant pas été aidés étaient, eux, moins enclins à aider d'autres congénères. Ce paradigme, appelé réciprocité généralisée, ne requiert aucune connaissance spécifique du partenaire (sujet ou receveur) et pourrait favoriser l'évolution de la prosocialité entre individus non apparentés et ne se connaissant pas.

Dans leur expérience suivante, Rutte & Taborsky (2008) ont testé si les femelles de rats bruns étaient aussi capables de réciprocité directe et si cette réciprocité directe pouvait supplanter leur réciprocité généralisée. Les sujets recevaient une expérience sociale provenant de congénères connus ou non et prosociaux ou non dans une tâche instrumentale similaire à

leur étude précédente. Les auteurs ont observé que les rats étaient davantage prosociaux envers les congénères qui s'étaient montrés prosociaux qu'envers les égoïstes (*i.e.*, réciprocité directe). Ils ont aussi révélé que, après avoir bénéficié d'une action prosociale d'autres congénères, les rats se montraient plus prosociaux envers un receveur qui avait déjà été prosocial avec eux qu'envers un nouveau receveur (*i.e.*, la réciprocité directe semble générer une plus forte propension à la prosocialité que la réciprocité généralisée). Des informations liées au receveur et aux précédentes interactions partagées avec lui influencent donc les réponses prosociales des rats.

Par ailleurs, Schneeberger et al. (2012), qui ont utilisé la même procédure, ont souligné que, non seulement les rats testés se montraient bien plus prosociaux envers les bons collaborateurs qu'envers les tricheurs, mais également que cette différence devenait d'autant plus marquée que le coût énergétique pour récompenser le receveur était élevé.

Dans un pattern de réciprocité directe, il a été montré qu'un facteur potentiellement important pour influencer la motivation à agir de manière réciproque était la qualité perçue de l'aide reçue par le sujet. Dolivo & Taborsky (2015) ont testé si des rats étaient capables de distinguer différents receveurs selon ce seul critère. Ils ont utilisé des procédures et dispositifs comparables à ceux des deux études précédemment citées, mais dans cette expérience, un rat receveur était placé dans une cage centrale, entourée par deux autres cages contenant chacune un congénère donneur. L'un des donneurs pouvait, en tirant sur la baguette, fournir des morceaux de carotte au rat receveur alors que l'autre donneur pouvait, en réalisant une action similaire, lui fournir une quantité identique de morceaux de bananes (nourriture bien plus appréciée des rats que la carotte). Ensuite, le rat receveur avait la possibilité de rendre la pareille aux autres rats, en tirant sur une baguette pour leur fournir des céréales. Il apparaît que les rats récompensaient plus rapidement ceux qui leur avaient fourni de la banane que ceux qui leur avaient fourni de la carotte. La perception de la qualité du service rendu semble donc influencer la réciprocité des rats.

Des patterns de réciprocité ont également été observés chez des oiseaux. Par exemple, il a été montré que les gobe-mouches noirs aidaient sélectivement les congénères qui les avaient déjà aidés, pour assaillir des prédateurs sur leurs territoires (Krams et al., 2008). De plus, de la réciprocité a souvent été observée chez les corbeaux, lors d'échanges de services où, par exemple, les individus soutenaient davantage les congénères qui leur avaient prodigué des toilettages lors de conflits (Fraser & Bugnyar, 2012). Cela suggère que, tout comme les

primates (Silk, 1982, 1992 ; Hemelrijk & Ek, 1991 ; Noë & Hammerstein, 1995 ; Watts, 2002 ; Schino, 2007), les corbeaux pourraient troquer différents services et ressources (*e.g.*, du renfort lors de conflits contre du toilettage). En outre, Müller et al. (2017) ont montré que les corbeaux se souvenaient toujours de la qualité (en terme de retour avantageux par rapport à la mise) d'une session de 15 échanges avec deux expérimentateurs après un mois, se rappelant toujours quel expérimentateur effectuait des échanges « justes » (*i.e.*, avantageux pour l'individu testé) et quel expérimentateur se montrait « injuste » (*i.e.*, réalisant des échanges désavantageux pour le corbeau testé). Concernant les expériences de PCT, il a été montré que les choucas des tours donnaient préférentiellement de la nourriture aux congénères dont ils en avaient déjà reçu auparavant (de Kort et al., 2006).

Alors que des comportements réciproques ont été répertoriés chez divers espèces, il est à noter que celles-ci respectent les conditions de Trivers. En effet, Trivers (1971), qui soutenait déjà l'idée que des stratégies de réciprocités puissent exister en dehors des primates, a proposé une liste de quelques pré-requis conférant une plus grande probabilité de les voir apparaître au sein d'une espèce donnée. Selon lui, de la réciprocité est plus susceptible d'apparaître au sein des espèces présentant : une longue espérance de vie et un faible taux de dispersion (permettant tous deux un grand nombre d'interactions répétées), un certain niveau de dépendance mutuelle entre les membres du groupe social, des soins parentaux, une hiérarchie de dominance non-linéaire et des soutiens lors de conflits.

C. Caractéristiques Individuelles du Sujet

Outre l'identité et le comportement du receveur, certaines caractéristiques individuelles (*e.g.*, capacités cognitives, traits de personnalité) du sujet pourraient également influencer ses tendances prosociales.

En utilisant une procédure de PCT avec une option nulle et un critère de passage en test strict (*i.e.*, choisir l'objet nul moins de 10% des fois), la tâche peut mettre un certain temps avant d'être apprise (et le critère dépassé et maintenu) par les sujets. Cette période d'entraînement nous permet d'accéder à la vitesse d'apprentissage de chaque individu (*i.e.*,

nombre de sessions requises avant d'atteindre et de maintenir le critère). Cette vitesse d'apprentissage, même si elle ne constitue pas une tâche de résolution de problème complexe, renseigne sur certaines capacités cognitives des sujets, notamment leurs capacités mnésiques.

Plusieurs études ont suggéré que les individus montrant les capacités cognitives les plus hautes pourraient être également les individus les plus prosociaux. En effet, certains liens entre les performances sociales et non-sociales lors de tâches cognitives ont été démontrés. Wentzel (1991), par exemple, a mis en évidence des relations entre le quotient intellectuel et plusieurs compétences sociales (statut sociométrique, processus d'autoréglementation, confiance interpersonnelle, etc.) chez 426 sujets humains âgés de 12 à 13 ans. Chaque trait de compétence sociale était aussi corrélé aux notes scolaires du sujet.

Des découvertes récentes en neurosciences ont montré des interactions entre les capacités mnésiques et des processus moraux tels que l'empathie et la prosocialité (Spreng, 2013). Hassabis et al. (2013) ont révélé que les zones cérébrales de la mémoire épisodique (souvenirs d'expériences antérieures) sont également celles qui sont responsables de la capacité à imaginer les expériences d'autres personnes. Gaesser (2013) a souligné que ces processus facilitent l'empathie et favorisent les comportements prosociaux. De même, Ciaramelli et al. (2013) ont montré que la mémoire épisodique modulait les réponses empathiques face à des individus ayant été dans des situations similaires. De plus, il a été observé que les patients atteints d'amnésie présentaient des niveaux d'empathie très bas et ne montraient pas d'augmentation de la prosocialité lorsque les expérimentateurs tentaient de leur induire une humeur empathique (en leur montrant des vidéos émotionnellement chargées), contrairement aux patients non-amnésiques (Beadle et al., 2013). Par ailleurs, il a été prouvé que la coopération faisait augmenter les capacités cognitives des enfants (Carleton et al., 1980). Ces études suggèrent que les interactions entre les fonctions cérébrales sous-jacentes de processus d'empathie et de prosocialité et celles responsables de la mémoire pourraient être enchevêtrées de façon plus complexe que ce qui était imaginé jusqu'alors. En outre, l'Hypothèse du Cerveau Social (Dunbar, 1998) stipule que le développement de la taille du cerveau est lié à la complexité de la sociabilité des espèces durant leur Evolution. Au vu de toutes ces données, il serait probable de trouver des niveaux d'empathie et de prosocialité plus importants chez les individus manifestant des capacités mnésiques plus fortes

Certain traits de personnalité pourraient également influencer les comportements prosociaux. Dans un grand nombre d'espèces, il a été observé que la personnalité des individus influençait la dynamique du groupe (Gerridés : Sih & Watters, 2005 ; dauphins : Birgersson et al., 2014) et la formation des relations sociales (macaques Rhésus : Weinstein & Capitanio, 2008). Par exemple, chez plusieurs espèces de macaques, une plus grande variabilité de sociabilité est associée à un plus grand taux de comportements affiliatifs au sein du groupe (Capitanio, 2004). Il a même été montré que la personnalité impactait le succès ou l'échec lors de tâches de coopérations chez des bonobos (Hare et al., 2007) comme chez des corbeaux (Scheid & Noë, 2010).

Par ailleurs, les capacités mnésiques et les différents traits de personnalité peuvent entrer en interaction. En effet, plusieurs études ont montré que les variations inter-individuelles de capacités d'apprentissage se corrélaient avec certains traits de personnalité : les individus les plus téméraires montrant les meilleures performances d'apprentissage et ce, indépendamment de la durée d'exposition à la tâche, chez des primates (Toxopeus et al., 2005), des chiens (Svartberg, 2002), et des corbeaux (Range et al., 2006). En outre, Scheid & Noë (2010) ont souligné que les corbeaux les plus téméraires étaient plus volontaires et proactifs pour participer à une tâche de coopération ; les moins téméraires, quant à eux, étaient davantage sensibles et réactifs aux comportements du partenaire de coopération. De même, chez les jeunes faisans, il a été observé que les traits de personnalité constituaient un facteur important pour déterminer le taux de participation d'un individu à un test cognitif (van Horik et al., 2016). De plus, chez plusieurs espèces de mammifères et d'oiseaux, il a été rapporté que les individus avec des traits « proactifs » (*e.g.*, téméraires, agressifs, exploratoires) apprenaient les associations plus rapidement que les individus aux traits « réactifs » (*e.g.*, timides, peu agressifs, peu exploratoires), mais que ces individus « réactifs » montraient de meilleures performances que les « proactifs » lors de tâches d'apprentissage d'inversion de la règle (*reversal learning* ; *e.g.*, apprendre que l'option qui récompensait jusqu'alors ne récompense plus et que celle qui ne récompensait pas induit alors une récompense) et ce, chez des mésanges à tête noire (Guillette et al., 2009), chez des mésanges charbonnières (Exnerová et al., 2010), comme chez des cobayes du Brésil (Guenther et al., 2014).

D. Effet d'Audience

Certaines de nos expériences (*i.e.*, études de la prosocialité des capybaras et des dauphins souffleurs) étant réalisées dans des zones potentiellement accessibles à tout membre du groupe social, il est parfois arrivé que des congénères autres que le sujet et le receveur en session soient présent à proximité de la zone de test. Ces « témoins » pourraient, de par leur simple présence et par leur statut social, influencer les choix du sujet. Ce phénomène, communément appelé « effet d'audience », est défini comme étant une modification du comportement d'un sujet par le fait qu'il perçoive des congénères en train de l'observer (Tennie et al., 2010). Ce phénomène a tout d'abord été décrit par Zajonc (1965), qui a montré une augmentation des performances du sujet (due à un état d'éveil accru) lorsqu'une audience était présente.

Il se trouve qu'il a été montré que les précurseurs de la morale pouvaient être affectés par cette présence sociale (Fessler & Haley, 2003 ; Carpenter, 2007 ; Carpenter & Matthews, 2004). Par exemple, Kurzban et al. (2007) ont révélé que la présence d'une audience augmentait les châtiments moralistes chez les humains. Il a également été observé que la présence d'une audience augmentait la générosité (Chevallier et al., 2012), notamment chez des enfants de cinq ans (Engelmann et al., 2012 ; Leimgruber et al., 2012). Toujours chez l'humain, plusieurs études ont montré que la présence (perçue) et la taille de l'audience augmentait la prosocialité des sujets (Latane, 1970 ; Smith & Bliese Bird, 2005 ; Bateson et al., 2006 ; Jaeggi et al., 2010) ou diminuait les comportements égoïstes (Diener et al., 1976).

Concernant l'effet d'audience chez les chimpanzés, seules des observations anecdotiques ont été répertoriées, mais certaines ont montré que les individus signalant au groupe social entier leur générosité à chaque fois qu'ils partageaient de la nourriture montaient plus facilement dans la hiérarchie (de Waal, 1982). Des effets d'audience ont également été rapportés chez les singes vervets, lors d'interactions entre parents : les mâles se montraient moins agressifs et plus amicaux envers les jeunes quand la mère était en vue (Hector et al., 1989). Au sein des espèces qui s'occupent de leurs petits en coopération, il a été suggéré que les comportements d'aide étaient susceptibles d'être modulés par des effets d'audience (McDonald et al., 2008). En effet, chez le républicain social (un oiseau tisserand prodiguant des soins aux jeunes en coopération), il a été observé que les aidants (individus

s'occupant des petits sans en être les parents) aidaient plus souvent et plus longtemps lorsqu'une audience était présente (Doutrelant & Covas, 2007). Des effets d'audience ont également été mis en évidence chez certaines espèces de poissons, montrant, là encore, que l'audience perçue augmentait la prosocialité des sujets (Bshary & Grutter, 2006) et diminuait leur probabilité de tricher (Pinto et al., 2011).

Le fait que la présence d'une audience augmente la prosocialité des sujets a souvent été interprété comme un intérêt de leur part pour leur réputation et leur envie de réciprocité (Bshary & Grutter, 2006 ; Chevallier et al., 2012 ; Engelmann et al., 2012 ; Leimgruber et al., 2012). Kaplan et al. (2009) avancent l'argument que, dès lors que la coopération produit davantage de bénéfices que la même activité réalisée seule (induisant une interdépendance entre les coopérateurs) et que vivre dans un groupe à la socialité complexe permet aux individus de choisir un partenaire de coopération, chaque membre du groupe devrait donc avoir une « réputation en tant que coopérateur ». De plus, il a été proposé que les dynamiques de groupe en fission-fusion (*e.g.*, chez les chimpanzés, les perroquets, les corbeaux et les dauphins souffleurs) pourraient permettre à ces réputations de se répandre rapidement (Dunbar, 2004). L'envie de maintenir une bonne réputation en tant que coopérateur pourrait induire une plus grande sensibilité à la présence d'une audience et à la taille de celle-ci (Trivers, 1971 ; Milinski et al., 2002 ; Smith & Bliege Bird, 2005 ; DeScioli & Kurzban, 2009 ; Earley, 2010 ; Tennie et al., 2010). En effet, une forte sensibilité à l'effet d'audience pourrait être expliquée par les coûts potentiellement hauts que les tricheurs pourraient produire dans un groupe social dont les membres sont inter-dépendants (Boehm, 1999 ; Gurven, 2004 ; Kaplan et al., 2009 ; Marlowe, 2009), dès lors que ces tricheurs sont décelables et punis. Par ailleurs, Smith & Bliege Bird (2005) ont soutenu l'idée que l'effet positif d'une audience sur les tendances prosociales et coopératives des individus pourrait être dû au fait que signaler ces qualités sociales serait susceptible d'augmenter les chances d'être choisi en tant que partenaires de coopération mais également en tant que partenaires de reproduction.

L'effet d'audience et le désir de maintenir une bonne réputation de coopérateur pourraient aussi être considérés comme un effet induit par un phénomène de réciprocité indirecte. Pour rappel, la réciprocité indirecte implique qu'un sujet base ses comportements prosociaux sur le comportement passé d'un partenaire envers un troisième individu (*i.e.*, un individu A aide un individu B parce qu'il a vu B aider C avant), ce qui, en soi, fait intervenir le concept de réputation (Nowak & Sigmund, 1998 ; Leimar & Hammerstein, 2001 ; Nowak & Sigmund, 2005). Par ailleurs, il a été observé que les « clients » des poissons nettoyeurs

surveillaient d'abord discrètement les sessions de nettoyage et choisissaient ensuite de passer plus de temps avec les nettoyeurs les plus coopératifs. En outre, ces mêmes nettoyeurs se comportaient de manière plus coopérative quand ils s'étaient rendu compte qu'ils étaient observés (Bshary & Grutter, 2006).

IV. MODELES BIOLOGIQUES, CHOIX DES ESPECES

La première modalité (la plus utilisée) pour déterminer chez quelles espèces attendre de la prosocialité est, selon House et al. (2014), la comparaison phylogénétique. Cette modalité a surtout été utilisée chez les primates.

Mais il est également possible d'accorder plus d'importance à la socialité d'une espèce qu'à sa phylogénie. L'Hypothèse du Cerveau Social (Dunbar, 1998) stipule que les contraintes provoquées par une socialité complexe ou demandeuse en interaction (*e.g.*, dynamiques de fission-fusion, grand nombre de congénères au sein du groupe social, monogamie) entraîneraient une augmentation importante du volume cérébral (notamment du néocortex chez les mammifères ou du télencéphale chez les oiseaux). Cette hypothèse permet de laisser une plus grande place aux convergences évolutives (*e.g.*, capacités cognitives comparables chez les grands singes, les éléphants, les dauphins, les corvidés et les psittacidés).

Par ailleurs, l'Hypothèse des Soins aux jeunes en Coopération suggère que l'interdépendance des individus participants aux soins aux jeunes les rendrait plus susceptibles manifester de la prosocialité (Hrdy, 2007, 2009 ; Burkart et al., 2009).

Ces modèles théoriques, s'ils ne peuvent à eux seuls expliquer l'apparition de la prosocialité, peuvent être combinés pour en faire ressortir d'éventuelles interactions. Freeman et al. (2013), par exemple, se sont intéressés à comparer l'aversion à l'inéquité de différentes espèces de primates, proches phylogénétiquement, mais différant sur leurs patterns de soins parentaux (soins en coopération avec des congénères qui ne sont pas le partenaire de reproduction, soins biparentaux, soins monoparentaux).

Pour notre part, nous avons choisi d'étudier : deux espèces de rongeurs relativement proches phylogénétiquement parlant mais qui diffèrent par leur pattern de soins parentaux (*i.e.*, dont les femelles produisent les soins en coopération *versus* dont tous les membres adultes du groupe prodiguent les soins en coopération), une espèce de dauphin remplissant tous les critères cognitifs et sociaux permettant de prédire de la prosocialité (*i.e.*, qui exprime d'autres comportements moraux, présente un certain niveau de Théorie de l'Esprit, a une dynamique en fission-fusion, dont les femelles coopèrent pour les soins aux jeunes, dont les mâles coopèrent pour la reproduction), une espèce de passereaux, dont le pattern est monogame à soins biparentaux, et une espèce de psittacidés présentant certains critères cognitifs et sociaux laissant supposer de la prosocialité (*i.e.*, qui montre d'autres précurseurs de la morale, a une dynamique en fission-fusion) et dont le pattern est monogame à long terme et à soins biparentaux.

Les Figures 3 et 4 représentent les arbres phylogénétiques mettant en valeur les ancêtres communs entre des Taxons chez lesquels la prosocialité a déjà abondamment été étudiée (*e.g.*, Ordre des Primates) et des Taxons auxquels nous nous sommes intéressés pour nos expériences (*e.g.*, Ordre des Rodentia). Les deux espèces de rongeurs que nous avons décidé d'étudier appartiennent à la même Famille, celle des Caviidae.

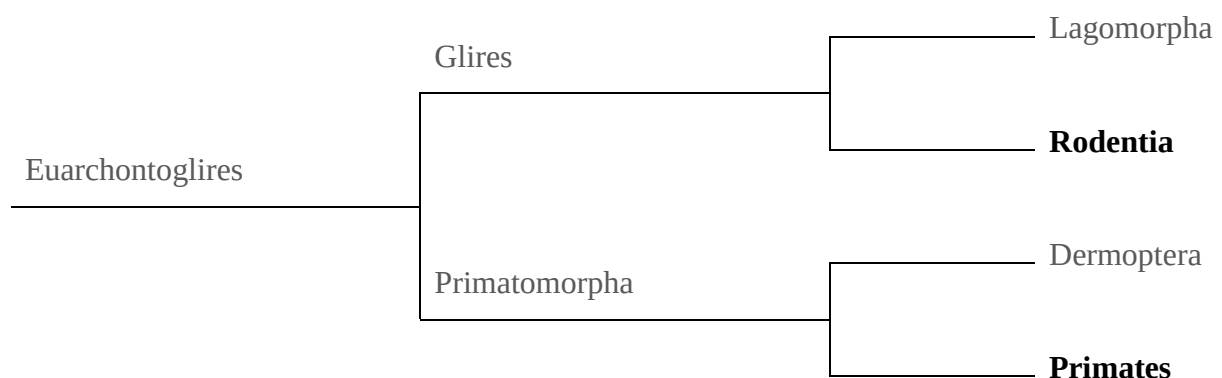


Figure 3 : Arbre phylogénétique représentant la jonction entre la lignée menant à l'Ordre des Primates et celle menant à l'Ordre des rongeurs (Rodentia), d'après Murphy et al. (2001).

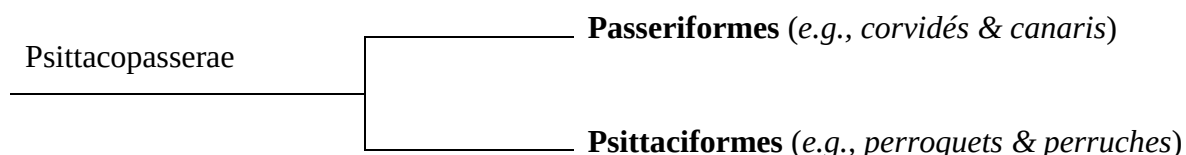


Figure 4 : Arbre phylogénétique représentant la jonction entre la lignée menant à l’Ordre des Passeriformes et celle menant à l’Ordre des Psittaciformes, d’après Yuri et al. (2013) et Jarvis et al. (2014).

Toutes nos espèces remplissent les principales conditions proposées par Trivers (1971) pour promouvoir de la réciprocité, à savoir : des interactions répétées dans un groupe social stable.

A. Cochons d’Inde (*Cavia porcellus*)

Les cochons d’Inde (*Cavia porcellus*) sont des rongeurs hautement sociaux. Ils sont originaires d’Amérique du Sud mais vivent maintenant exclusivement à l’état domestique. Tandis qu’à l’état sauvage, il était considéré que cette espèce présentait une reproduction polygyne (ou promiscuitaire selon les sources) à soins uniquement maternels, ce pattern comportemental a parfois été remis en question (Banks, 1989 ; Terril & Clemons, 1998). En effet, chez les individus présentant une reproduction plus monogame (monogamie parfois « forcée » par les conditions de captivité), les mâles semblaient particulièrement protecteurs envers leur partenaire de reproduction (ce qui est plus souvent observé chez des espèces monogames à soins biparentaux) ; le pattern de reproduction et de soins parentaux pourrait donc être relativement flexible et adaptable aux conditions de vie, comme c’est le cas chez d’autres rongeurs (Randall et al., 2002 ; Poteaux et al., 2008 ; Schradin et al., 2012). Dans tous les cas, lorsqu’elles en ont la possibilité, les femelles cochons d’Inde coopèrent entre elles pour s’occuper des petits (Banks, 1989), en allaitant les petits des autres femelles par exemple.

Les mâles, quant à eux, sont connus pour établir des hiérarchies de dominance marquées et être particulièrement agressifs lorsqu'ils sont en compétition pour un territoire ou pour l'accès aux femelles (Banks, 1989 ; Ballard & Cheek, 2003 ; Vanderlip, 2003).

Les cochons d'Inde communiquent par une grande variété de vocalisations, spécifiques de la situation, comprenant divers couinements, ronronnements, et claquements de dents (Coulon, 1975 ; Gouat & Coulon, 1981 ; Sachser, 1998 ; Terril & Clemons, 1998 ; Vanderlip, 2003). Des couinements longs caractéristiques sont utilisés pour communiquer à longue distance et informer les congénères de la présence d'une source de nourriture ; la même vocalisation est utilisée, notamment par les jeunes, pour demander de la nourriture (Sachser, 1998 ; Terril & Clemons, 1998). Les claquements de dents sont généralement utilisés comme un signal de menace et sont parfois suivis (si la menace n'a pas suffi à faire fuir l'opposant) de menaces posturales très stéréotypées, appelées « duels » (incluant des bâillements, des claquements de dents et un dandinement sur place de l'individu), particulièrement communes parmi les mâles (Coulon, 1975 ; Vanderlip, 2003).

B. Capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*)

Les capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) sont les plus gros rongeurs du monde et présentent une socialité très développée (Burton & Burton, 2002). Ils vivent en groupes sociaux très stables d'une dizaine d'individus des deux sexes (Maldonado-Chaparro & Blumstein, 2008). Le taux de dispersion est relativement faible et concerne les deux sexes, même si les mâles se dispersent davantage quand le groupe excède une certaine densité (Herrera et al., 2011).

Les capybaras présentent une reproduction qui se situe dans un continuum allant de polygyne à promiscuitaire et réalisent des soins aux jeunes en coopération (Courchamp et al., 1999 ; Herrera et al., 2011). En effet, les petits peuvent être vus en train de téter d'autres femelles que leur mère. Par ailleurs, il a été montré que l'implication des mâles dans ces soins (hors tétée bien sûr) était nécessaire à la survie des jeunes. Alors que chez beaucoup d'espèces de rongeurs, l'investissement paternel n'est pas connu pour avoir un grand impact sur la survie des petits, la protection des jeunes par les mâles adultes capybaras influence

grandement leur taux de survie (Greene et al., 1998 ; Swenson, 2003). Par exemple, il a été observé que les groupes de moins de quatre capybaras adultes échouaient tous à élever les petits (Courchamp et al., 1999). En outre, de par le fait que les petits soient nidifuges et grâce à la coopération des soins entre les adultes des deux sexes, le temps et les ressources dépensés par chaque parent après la naissance des petits pourraient être considérés comme relativement bas (Burton & Burton, 2002 ; Wolff & Sherman, 2008).

Les capybaras sont connus pour avoir une hiérarchie de dominance hautement stable et strictement linéaire, qui se met en place et se maintient à travers des interactions agonistiques stéréotypées, comprenant souvent des poursuites et rarement des combats (Herrera & Macdonald, 1989, 1993 ; Salas, 1999 ; Maldonado-Chaparro & Blumstein, 2008). Cette hiérarchie fonctionne comme une véritable file d'attente (particulièrement chez les mâles), si un dominant est destitué, le suivant dans la hiérarchie prend sa place et les autres individus conservent les mêmes écarts de rangs les uns par rapport aux autres (Herrera et al., 2011). Cependant, le rang hiérarchique ne semble pas avoir d'impact sur les chances de se reproduire (Herrera & Macdonald, 1993).

C. Dauphins souffleurs (*Tursiops truncatus*)

Le dauphin souffleur (*Tursiops truncatus*) semble constituer un modèle d'étude parfait pour tous les précurseurs de la morale. En effet, ce domaine de recherche implique majoritairement des espèces connues pour leurs hautes capacités cognitives et la complexité de leur structure sociale.

Tout comme les grands singes, les dauphins souffleurs forment des coalitions et sont capables de coopérer, que ce soit pour destituer un congénère dominant, pour chasser du poisson, pour protéger le groupe ou pour fournir des soins parentaux en coopération (Gazda et al., 2005 ; Connor, 2007, 2010 ; Mann & Smuts, 1998). Ils sont également capables de coopérer dans des tâches artificielles (Kuczaj et al., 2015b) et d'augmenter l'efficacité de leur coopération en communiquant (Eskelinen et al., 2016). De plus, ils montrent de forts taux de comportements de consolations et de réconciliations après les conflits (Holobinko & Waring, 2010 ; Cords & Mann, 2014).

Cette espèce est aussi connue pour sa propension à fournir une aide ciblée à ses congénères en milieu naturel : en mordant les filets de pêche ou les lignes de harpons pour libérer un congénère, en portant les individus malades ou affaiblis à la surface pour les empêcher de se noyer, en protégeant une femelle en train de mettre bas, en s'interposant entre un bateau de pêcheurs et un congénère blessé, allant parfois jusqu'à faire chavirer le bateau (Caldwell & Caldwell, 1966 ; Connor & Norris, 1982 ; Kuczaj et al., 2015a). Des comportements d'aide ciblée ont aussi été montrés en captivité (Connor & Norris, 1982). Un comportement ressemblant à du partage de nourriture a également été observé chez les dauphins souffleurs, entre un mâle et une femelle accompagnée de son petit : les deux adultes ont échangé des poissons de manière répétée sans tenter d'en voler, d'en récupérer après le partage ou de s'enfuir avec. La consommation ne commençait pas avant que le poisson ne soit échangé plusieurs fois (Federowicz et al., 2003).

A notre connaissance, la seule expérience de prosocialité chez des dauphins en conditions contrôlées a été réalisée par Nakahara et al. (2016). Ces auteurs ont étudié les capacités de prosocialité de deux dauphins souffleurs en utilisant un dispositif de jets d'eau lors d'une procédure de PCT. Les deux sujets pouvaient choisir entre deux options en poussant l'un ou l'autre des deux boutons disponibles dans le bassin. Pousser le bouton prosocial provoquait des jets d'eau (récompense ludique et attractive) pour le sujet comme pour le receveur, tandis que pousser le bouton égoïste ne produisait de jet que pour le sujet. Dans leur étude, les chercheurs ont également effectué une expérience de TA dans laquelle le sujet pouvait récompenser le receveur (en induisant un jet dans sa zone) ou ne rien faire. Dans les deux paradigmes utilisés, le sujet a plus souvent choisi l'option prosociale, sans qu'aucune vocalisation provenant du receveur n'ait été enregistrée ; cela suggère que cette espèce de dauphin pourrait avoir une propension spontanée à la prosocialité. Toutefois, il est à noter que cette étude n'a impliqué que deux femelles, n'ayant participé qu'à seulement cinq sessions (de 30 minutes) chacune pour chaque paradigme. De plus, un point particulier de leur méthodologie est contestable : lors du PCT, les fois où le sujet a poussé les deux boutons en même temps ou même successivement (à deux secondes d'écart) ont été comptabilisées comme des choix prosociaux (le sujet et le receveur ont donc été récompensés d'un jet d'eau). Il s'avère que cela est arrivé 60 fois au cours de l'expérience. Nous pouvons donc douter de la compréhension de la tâche par ces dauphins, nous demander si les deux boutons étaient bien discriminés par leurs conséquences différentes et nous interroger sur le fait que ces 60 données aient pu biaiser les résultats statistiques.

Par ailleurs, les précurseurs de la morale pourraient s'exprimer particulièrement chez les espèces présentant un haut niveau de Théorie de l'Esprit, en montrant une capacité à se reconnaître dans un miroir par exemple. Tout comme les chimpanzés (Gallup, 1970), des dauphins souffleurs sont parvenus à réussir ce test de reconnaissance dans le miroir (Reiss & Marino, 2001). En outre, les dauphins souffleurs sont également connus pour la complexité de leur vie sociale et de leur communication. Cette espèce est la seule espèce connue de mammifère non-humain qui utilise des signaux appris pour constituer un label spécifique pour chaque congénère dans leur système naturel de communication (King & Janik, 2013) ; suggérant que les dauphins souffleurs pourraient « s'appeler par leur nom » comme aiment à écrire les journalistes. De plus, d'autres études ont montré les capacités de ces dauphins à comprendre la nature référentielle des gestes et directions de regards humains (Herman et al., 1999 ; Pack & Herman, 2004, 2007).

Leurs capacités cognitives, associées à leurs capacités de communication, permettent aux dauphins souffleurs de maintenir un réseau complexe de relations avec leurs congénères (Connor et al., 1999 ; Krützen et al., 2003 ; Tsai & Mann, 2013). Ces dauphins vivant dans des sociétés en fission-fusion (*i.e.*, dont des sous-groupes changent fréquemment en effectif et en composition de ses membres), ils ont l'opportunité de créer différents types d'alliances (Connor et al., 2000 ; Maze-Foley & Würsig, 2002). Il se trouve que les particularités de ces alliances dépendent grandement du sexe de chaque coopérateur. Le pattern de reproduction est promiscuitaire avec des soins exclusivement maternels.

Chez cette espèce, des patterns d'associations longs et stables ont été observés, à la fois entre femelles apparentées et entre femelles non-apparentées (Wells et al., 1987). En effet, les femelles s'occupent des jeunes en coopération (Mann & Smuts, 1998 ; Reynolds III et al., 2000 ; Reynolds III & Wells, 2003 ; Jefferson et al., 2008) ; elles maintiennent donc généralement de bonnes relations avec leurs réseaux de femelles qui coopèrent à cette tâche.

Les mâles, quant à eux, synchronisent leurs comportements de coopération, non seulement lors de leurs coalitions pour isoler une femelle de son groupe (en vue de s'accoupler avec elle), mais également pour la chasse en coopération et pour défendre le groupe (Connor et al., 1992, 2000, 2006 ; Möller et al., 2001). Ces alliances entre mâles se combinent parfois en super-alliances lors de conflits avec des rivaux pour l'accès aux femelles (Connor, 2007, 2010). Ces coalitions entre mâles apparaissent très tôt dans leur vie. Stanton et al. (2011) ont montré que même lorsqu'ils étaient jeunes, les mâles développaient des

relations plus fortes avec d'autres mâles qu'avec leur propre mère. Il a aussi été observé que ces relations apparues précocement influençaient les alliances à long terme des mâles (Connor et al., 2001).

D. Canaris domestiques (*Serinus canaria*)

Le canari, *Serinus canaria*, est une espèce de passereau endémique des îles Canaries, présentant un pattern de reproduction monogame et des soins biparentaux. En dehors de la période de reproduction, les canaris vivent en groupes mixtes (Voigt & Leitner, 1998) ; c'est à cette période que les femelles choisissent leurs partenaires de reproduction (Leitner et al., 2001). Le couple se forme et ne se sépare qu'à la fin de la période de reproduction ; les couples se séparent rarement avant et le taux de copulations extra-couple est extrêmement bas chez cette espèce (Leitner et al., 2001 ; Voigt et al., 2003). Après la période de reproduction, les femelles affinent leurs prochains choix de partenaires en fonction de la qualité de la reproduction précédente, en terme d'investissement et de succès reproducteur (Voigt et al., 2003), elles choisiront ou non le même partenaire de reproduction en fonction de cette évaluation. Le choix d'un partenaire de reproduction est très important chez les canaris, notamment parce qu'un niveau d'investissement soutenu des deux parents, notamment pour apporter de la nourriture au reste de la famille (mère incluse, lorsqu'elle couve), est nécessaire pour la survie des jeunes (Voigt et al., 2003).

De plus, cette espèce est hautement motivée par les récompenses alimentaires appétantes et constitue un bon modèle pour l'étude de la personnalité (Ung et al., 2014 ; Lalot et al., 2016). Par ailleurs, il a été montré que les canaris femelles étaient particulièrement efficaces pour évaluer la qualité d'éventuels partenaires de reproduction et qu'elles investissaient leur énergie dans la reproduction en fonction de cette évaluation (Voigt & Leitner, 1998 ; Leitner et al., 2001 ; Garcia-Fernandez, 2009 ; Garcia-Fernandez et al., 2013). En outre, cette espèce est connue pour présenter une certaine variabilité au sein de leurs communications. L'apprentissage du chant chez les mâles est ouvert et peut donc s'enrichir chaque année et certaines phrases de chant sont particulièrement attractives pour les femelles (Waser & Marler, 1977 ; Vallet & Kreutzer, 1995).

E. Perruches ondulées (*Melopsittacus undulatus*)

Les perruches ondulées, *Melopsittacus undulatus*, sont des oiseaux originaires d'Australie qui sont de plus en plus utilisés comme modèles d'études de capacités cognitives et de comportements sociaux complexes (Mui et al., 2008 ; Ikkatai et al., 2016). Ces petits psittacidés présentent une socialité développée et complexe : ils forment de larges colonies de plus de 1000 individus (Wyndham, 1980), qui se modulent par une dynamique de fission-fusion (Abbassi & Burley, 2012). Les espèces d'oiseaux vivant dans des sociétés en fission-fusion présentent des structures sociales complexes et manifestent à la fois des relations de coopération et de compétition (Jackson, 1960 ; Diamond & Bond, 1999 ; Aureli et al., 2008 ; Braun et al., 2012 ; Jolles et al., 2013 ; Schwing et al., 2016).

Amici et al. (2014) ont suggéré que les dynamiques de fission-fusion pourraient être liées à une augmentation de capacités cognitives particulières. En effet, les perruches ondulées présentent des capacités cognitives intéressantes. Elles sont, par exemple, une des très rares espèces à résoudre rapidement des configurations compliquées de tâches de compréhension de bases de lois physiques (*e.g.*, tâche de *string-pulling* vertical), parvenant à discriminer les cordes qui récompensent, celles qui ne récompensent pas et les cordes coupées, mais réussissant aussi à distinguer les cordes selon l'effort qu'elles demandent pour obtenir une récompense (Dücker & Rensch, 1977). En outre, Charvet & Striedter (2008) ont mis en évidence que les perruches ondulées présentaient une forte expansion du télencéphale, associée à une neurogenèse tardive et prolongée, une zone sous-ventriculaire étendue, ainsi qu'à une maturation neuronale retardée, laissant davantage de temps à l'environnement physique et social pour moduler la consolidation des connexions neuronales.

Les perruches ondulées présentent une monogamie à long terme, bien que des copulations extra-couple aient été rapportées (Wyndham, 1980). Les deux partenaires de reproduction s'occupent de leur progéniture (*i.e.*, soins biparentaux) en restant au sein de la colonie de reproduction (Brockway, 1964a ; Wyndham, 1980). Ils passent beaucoup de temps à proximité l'un de l'autre et échangent de manière exclusive certains comportements affiliatifs, tels que le toilettage mutuel et le partage de nourriture par régurgitation et ce, même en dehors de la période de reproduction (Brockway, 1964a, 1964b ; Trillmich, 1976 ;

Wyndham, 1980). La femelle choisit le site de nidification et couve les œufs pendant que le mâle passe la majeure partie de son temps à chercher de la nourriture et à tous les nourrir jusqu'à ce que les petits prennent leur envol (Forshaw & Cooper, 1977 ; Juniper & Parr, 1998). Chez cette espèce, les femelles tendent à être plus agressives que les mâles et dominent collectivement ces derniers (Masure & Allee, 1934 ; Brockway, 1964a, 1964b ; Ikkatai & Izawa, 2012).

De plus, certains précurseurs de la morale ont été observés chez *Melopsittacus undulatus*. En effet, les membres des couples manifestent des comportements de réconciliation et même de consolation après les conflits (Ikkatai & Watanabe, 2012 ; Ikkatai et al., 2016).

Un indice d'une capacité d'empathie aurait été observé chez les perruches ondulées, qui ont bâillé par contagion dans plusieurs expériences (Miller et al., 2012 ; Gallup et al., 2015 ; Massen & Gallup, 2017). Des bâillements contagieux arrivent quand le fait de voir, d'entendre ou même de penser à un bâillement en déclenche un. Les bâillements contagieux ont souvent été associés à des capacités d'empathie parce qu'ils ne suivent pas le même pattern diurne que les bâillements spontanés, ce qui suggère qu'ils ne seraient pas liés à l'état de fatigue du sujet (Giganti & Zilli, 2011). De plus, même chez les humains, les bâillements contagieux n'apparaissent pas avant un certain âge (Anderson & Meno, 2003 ; Helt et al., 2010 ; Hoogenhout et al., 2013), alors que le bâillement spontané des humains commence *in utero* (de Vries et al., 1982) et est très fréquent chez les très jeunes enfants (Giganti et al., 2007).

Beaucoup d'études se sont intéressées aux potentielles connexions entre les bâillements contagieux et l'empathie (Platek et al., 2003, 2005 ; Palagi et al., 2009 ; Campbell & de Waal, 2010, 2014 ; Norscia et al., 2016 ; Massen & Gallup, 2017). Ces recherches ont suggéré que le bâillement contagieux pourrait constituer un phénomène de contagion émotionnelle (Lehmann, 1979), qui est une forme simple d'empathie (Preston & de Waal, 2002). L'empathie représente la capacité à comprendre, à partager et à être affecté par les émotions et/ou les sentiments d'autrui (Singer et al., 2004). Le problème majeur de cette hypothèse porte sur le fait que, pour plusieurs comportements rapportés comme étant contagieux (démangeaisons contagieuses, étirements contagieux, etc.) et observés chez des animaux humains comme non-humains, les chercheurs n'ont jamais impliqué des capacités d'empathie en guise d'explication (Holle et al., 2012 ; Miller et al., 2012 ; Feneran et al., 2013

; Yu et al., 2017 ; Gallup et al., 2017). Cependant, alors que le sujet reste ouvert à débat, Massen & Gallup (2017) ont concédé que la contagion des bâillements pourrait être une racine primitive de ce qui pourrait évoluer en empathie.

CHAPITRE I

ARTICLE SUR L'ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES COCHONS D'INDE (*CAVIA PORCELLUS*)

Family first! Influence of parental investment in Guinea pigs (*Cavia porcellus*) prosocial choices.

Mathilde Lalot^{1*}, Aude Bourgeois², Michel Saint Jalme² & Dalila Bovet¹

¹ Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Nanterre, Nanterre, France

² Ménagerie du Jardin des Plantes, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

* Corresponding author

E-mail: mathilde.lalot@gmail.com (ML)

Abstract

Prosociality is now well-accepted to exist outside of the primate taxa since empathy-based helping and direct reciprocity were recently found in rodents. As reported in literature, several factors can influence an individual's prosocial tendencies. Prosociality vary according to the identity and the behaviour of the recipient individual. In our study, we aimed to study the possible influence of various individual and social factors on prosocial behaviours. We conducted Prosocial Choice Tests on three groups of Guinea pigs (divided according to their sex and reproductive status) in which the subject had to choose between three tokens. Choosing the prosocial token made the experimenter reward simultaneously the subject and a recipient, in the adjoining cage. Choosing the selfish token only rewarded the subject, and choosing the null one provided no food to anyone. We compared the subjects' social tendencies (prosocial or selfish) during three periods: before mating, during mating, and after parturition. Our results showed an ability in our subjects to take into account both the identity and relationship shared with the recipient, such as tolerance (a greater tolerance enhancing prosociality) and dominance rank (a strong dominance asymmetry or being tested with a dominant recipient increased selfish responses), and its behaviour (begging calls eliciting prosociality, while threatening ones decreasing it), to choose a token. Among other interesting results, we found a direct reciprocity phenomenon as the baseline rule (even without mating pressure). During mating and after parturition, a strong tendency to foster one's young and reproductive mate appeared both in males and in females, as well as an increasing males' selfishness toward same-sex conspecifics. All of these behaviours are assumed to facilitate the spread of own genes. The unexpected involvement of males toward youngsters during the test suggests that parental care might be more flexible than previously thought in rodent species.

Key-words: Prosociality – Reciprocity – Sex – Parental Care – Tolerance – Dominance – Communication – Guinea pigs – *Cavia porcellus*

Introduction

For a long time, precursors of morality, like prosociality and empathy, were thought to be purely human, or at least specific to primates (Wills et al., 1983; Fehr & Fischbacher, 2003). In humans, even 1-year-old children show prosocial behaviour when they recognise sadness in other people (Bischof-Köhler, 1991; Zahn-Waxler et al., 1992; Warneken & Tomasello, 2006, 2009) and the existence of helping behaviour in non-human primates has been reported (Melis et al., 2011; Warneken & Tomasello, 2006; Yamamoto et al., 2012).

Regarding prosocial behaviours (behaviours that induce a benefit for a recipient individual without necessarily involving a cost for the actor), most of literature focused on primates, and involved Giving Assistance Tests (GAT) or Prosocial Choice Tests (PCT). In GAT procedures, a recipient individual needs the subject to give him a token or a tool, and the subject can choose either to do this action or not. In PCT procedure, a subject can choose between several tokens associated with different outcomes, usually a prosocial one and a selfish one. Choosing the prosocial token induces to simultaneously reward the subject and the recipient individual (1/1 option), while choosing the selfish token only rewards the subject (1/0 option).

Although experimental assessments of prosociality (using these procedures) in other taxa than primate have been rare, more studies become available and help to reconstruct the evolutionary origins of prosocial behaviour (for example, Schwab et al. 2012). Moreover, prosocial behaviours have been reported in the wild for many species and it has been argued that some basic forms of other-regarding preferences have deep evolutionary roots (de Waal, 2008; Bekoff & Pierce, 2009). If this is so, we could wonder how the social environment and other contextual features influence the expression of prosocial behaviour in the greater animal kingdom.

While it is widely admitted that rodents have emerged as a valuable model system for social behaviour and communication (Decety & Svetlova, 2012; Mogil, 2012; Panksepp & Panksepp, 2013; Preston, 2013), recent studies showed the existence of prosociality in rodent species. Already fifty years ago, some classic studies reported on rats helping other individuals (Church 1959; Rice & Gainer, 1962). Since then, a growing amount of studies also reported that rodents manifest emotional contagion (Paré et al., 1986; Glavin et al., 1994; Langford et al., 2006; Chen et al., 2009; Jeon et al., 2010; Romero et al., 2010; Knapska et al.,

2010; Mohr et al., 2010; Panksepp & Lahvis, 2011; Atsak et al., 2011; Akyazi & Eraslan, 2014), cooperation (Rutte & Taborsky, 2007; Viana et al., 2010; Tsoory et al., 2012), and helping behaviours (Ben-Ami Bartal et al., 2011, 2014; Sato et al., 2015).

Ben-Ami Bartal et al. (2011) recently demonstrated that rats behave prosocially when they perceive a conspecific experiencing non-painful psychological restraint stress, acting to end that distress through deliberate action: they opened a door to free their cagemate from being constrained in an acrylic tube. The rats opened the door significantly less often when the tube was empty or when the cagemate was replaced by an object. They also freed cagemates even when social contact was prevented. In addition, when liberating a cagemate was pitted against chocolate contained within a second restrainer, rats opened both restrainers and shared the chocolate. Therefore, this behaviour occurred in the absence of training or social reward, and occurred even when in competition with highly palatable food. This study provides strong evidence for biological roots of empathically motivated helping behaviour.

Sato et al. (2015) also used an aversive situation for the conspecific rat. They used an experimental box with two compartments divided by a transparent partition. On one side of the box, a rat was forced to swim in a pool of water and the only way for it to escape was if a second rat (the tested individual), on the other side of the box, pushed open a door separating the two sides, letting it climb onto dry side. Tested rats liberated soaked conspecifics from the water but did not open the door when the conspecific area was dry (and opened the door less quickly if the pool was empty or containing objects), confirming the idea that the rats were helping in response to a conspecific's distress. Moreover, rats that had previously experienced a soaking were quicker to learn how to help a cagemate than those that had never been soaked, suggesting that empathy drove their behaviour. In a following experiment, rats had the choice between opening the door to help a distressed cagemate and opening a different door to obtain a food reward. In most test trials, rats chose to help the cagemate before obtaining a food reward, suggesting that the relative value of helping others is greater than the value of a food reward. These results suggest that the door-opening behaviour could not be explained only by the motivation to have social contact, and also suggest that rats experience empathy.

Hernandez-Lallement et al. (2015) used a spatial PCT procedure (with a T-maze setup) and showed that rats preferred choosing the prosocial option (rather than the selfish one) in the social condition (*i.e.*, when the recipient was a conspecific) while they had no

preference in the non-social condition (when a toy rat was in the recipient cage). They also showed that rats became more and more prosocial over sessions, and highlighted individual differences in their preferences (prosocial or selfish) in social versus non-social conditions.

As reported by Cronin (2012), several factors can influence prosocial tendencies of a subject. An individual can modify his prosocial choices regarding the identity and the behaviour of the recipient individual.

Familiarity & Tolerance

Prosocial behaviour is highly influenced by the degree of closeness between the actor and the recipient. This involves degree of kinship, affiliation and familiarity.

Hamilton's (1964) kin-selection theory predicts that altruism will be greater with greater degree of kinship between a donor and a recipient. In many experiments (Jones & Rachlin, 2006; Rachlin & Jones, 2008a, 2008b), it was reported that humans gave more to their relatives than to anyone else. Non-human primates also present this social bias, fostering kinship. In capuchin monkeys (de Waal et al., 2008), as well as in long-tailed macaques (van Noordwijk & van Schaik, 1999), females behave more prosocially towards kin than towards non-kin. Even ants (*Cataglyphis cursor*) have been reported to help a kin (nest mate) while they did not do the same for unrelated individuals (Nowbahari et al., 2009).

In non-human primates, the closeness of social bond has also been reported to influence prosociality. Several experiments highlight that the stronger the social bond between two monkeys, the more they favoured a prosocial choice (de Waal & Suchak, 2010). For example, using a PCT procedure, de Waal et al. (2008) showed that capuchin monkeys chose more prosocial tokens on behalf of individuals with whom they shared closer social bonds (even non-kin), and that prosocial choices increased as subjects gained more experience of rewarding their partners. Former studies, like Masserman et al. (1964) also reported that macaques preferentially avoided delivering a negative stimulus to closer social partners.

The recipient could also be the reproductive partner in some experiments. For instance, Cottontop tamarins, in which the breeding pairs have strong social bonds, were tested on the prosocial choice task with their monogamous mates. They were more likely to

choose the prosocial option over the selfish option when their mate was the recipient (Cronin et al., 2009, 2010; Stevens, 2010).

The mere familiarity was also shown to impact prosociality and empathy. Experiments in chimpanzees (Campbell & de Waal, 2011), baboons (Palagi et al., 2009), dogs (Silva et al., 2012) and mice (Langford et al., 2006; Jeon et al., 2010) reported that emotional contagion is facilitated by familiarity. Using a PCT procedure, Chang et al. (2011) found that Rhesus macaques were more prosocial toward a familiar conspecific than toward a less familiar one. Ben-Ami Bartal et al. (2014) investigated how social experience shapes prosocial motivation in rats. They used a paradigm similar to the one in their previous study (Ben-Ami Bartal et al., 2011), consisting on releasing a trapped conspecific but, this time, modulating the subject affiliation and familiarity toward the conspecific. They found that rats helped trapped strangers of their strain. However, rats did not help strangers of a different strain, unless previously housed with the trapped rat. Moreover, pair-housing with one rat of a different strain prompted rats to help strangers of that strain, evidence that rats expand prosocial motivation from one individual to phenotypically similar others. The researchers even tested if genetic relatedness alone could motivate helping by housing rats from birth with another strain without exposing them to their own strain. As adults, these rats helped strangers of the housed strain but not rats of their own strain.

Dominance

The difference of hierarchical status between the subject and the recipient individual is likely to influence his prosociality. Because of inconsistency of chimpanzees' performances in prosocial tasks (being not prosocial in: Silk et al., 2005; Jensen et al., 2006; Vonk et al., 2008; being prosocial in: Warneken et al., 2007), some researchers suggested that despotic species could not fully express prosocial behaviours. It has also been argued that human egalitarianism coevolved with prosociality (Fehr et al., 2008). However, Massen et al. (2010) studied prosociality in a despotic macaque species, in which females need and provide mutual support for related conspecifics to maintain their dominance ranks (van Noordwijk & van Schaik, 1999), and found prosocial behaviours. They also reported an unexpected result: prosocial choices occurred from dominant individuals toward subordinate ones. Indeed, in most species, dominance hierarchies dictate priority of access to resources such as food, and subordinate individuals may concede resources to more dominant individuals to avoid

aggression (Preuschoft & van Schaik, 2000). Then, if resource transfer in artificial tasks reflected the patterns of resource allocation in the wild, one would predict that prosociality would be more likely to occur in favour of dominant recipients rather than subordinate ones. Many studies showed that, in prosociality tasks, benefits are transferred “up” the hierarchy. For instance, Yamamoto et al. (2009) tested unrelated female chimpanzees with known dominance relationships in a Giving Assistance Tests (GAT). The subjects required a particular tool to access the reward, but each subject’s tool was located inside the partner’s cage. Chimpanzees transferred tools that were useful to the partner more often than tools that were not and subordinate individuals transferred the tool to dominant partners more often than the reverse. In another GAT procedure, in which a donor could release a reward for a recipient, chimpanzees made more prosocial choices on behalf of their dominants than toward their subordinates (Melis et al., 2011).

Other studies reporting differences in prosocial tendencies according to hierarchical rank used PCT procedure and found that dominants could be more prosocial than subordinates. In Horner et al. (2011) prosocial task, high-ranking chimpanzees tended to be more prosocial than low-ranking ones. Similarly, Takimoto et al. (2010) tested four capuchin monkeys, each with a dominant and subordinate recipient, and found a prosocial effect when the actors were tested with subordinate but not dominant recipients. The same pattern was found by Lakshminarayanan & Santos (2008) in capuchin monkeys. The same directional effect of rank has also been reported in rhesus macaques (Chang et al., 2011; Colman et al., 1969) and in long-tailed macaques (Massen et al., 2010, 2011). Yet, the relative rank distance between actors and recipients was not as important as the absolute rank position held by the actor. Massen latter reported that rank mattered more than relationship quality (measured using time in contact and grooming; Massen et al. 2011). Again in long-tailed macaques, Schaub (1996) measured the duration of food access permitted to another individual and also found that dominants were more prosocial than subordinates, letting them access to the food a longer time. In this study, rank was found to influence prosociality whereas kinship was not.

Regarding rodent species, Hernandez-Lallement et al. (2015) showed that rats were more prosocial when the recipient was lighter. Considering that the heavier a rat is, the more dominant it is supposed to be (Smith et al., 1994), we could expect that rats would also be more prosocial toward subordinate recipients than toward dominant ones. Schneeberger et al. (2012) also showed that rats tend to help more the light conspecifics than the heavy ones.

Sex & Parental Care

According to many researchers, like Decety & Cowell (2014), difference between sexes occurs because empathy has evolved in the context of parental care and group living. Avian or mammalian parents alert to and affected by their offspring's needs were likely to out-reproduce those who remained indifferent. Therefore, in species presenting mostly maternal care, females would be more prosocial and more empathic than males to be able to respond to their young's needs more efficiently. Indeed, numerous studies, mostly involving primates, reported a difference between males and females and suggested that, in some species, females would act more altruistically and more empathically, while males seem to show greater implication in tasks involving a sense of equity or the respect of social rules (Schulte-Rüther et al., 2008; Brosnan et al., 2010; de Wall, 2010).

Freeman et al. (2013) noted that parents do not always care for their young alone and investigated the role of cooperative breeding on prosociality. They highlighted the fact that, in many studies (Burkart et al., 2007; Hauser et al., 2003), cooperative breeders, working with relatives to raise offspring (Hrdy, 2009; van Schaik & Burkart, 2010), were more prosocial than non-cooperatively breeding species. Cooperative breeders present an unusually high level of interdependence because offspring survival depends on both parents and a number of additional helpers to provide alloparental care (Koenig, 1995; Washabaugh et al., 2002). The non-breeding adult females are often anovulatory (Koenig, 1995).

Investigations of prosocial behaviour in cooperative breeders have produced many conflicting results. For instance, while Burkart et al. (2007) showed that cottontop tamarins were prosocial in a PTC procedure, even in the absence of reciprocity and genetic closeness, Cronin et al. (2009), as well as Stevens (2010), did not find prosocial tendencies in this species, as tamarins did not choose the prosocial outcome more often when there was a conspecific present to receive the food than when it was absent (non-social condition).

On the other hand, several studies showed prosociality in non-cooperative breeding primates (Jaeggi et al., 2010; Cronin, 2012), such as chimpanzees (Horner et al., 2011), bonobos (Wobber et al., 2010), macaques (Massen et al., 2010) and capuchin monkeys (de Waal, 2008; Lakshminarayanan & Santos, 2008). Moreover, cooperative breeding is not the only situation in which interdependence occurs, as it also appears in cooperative hunting, like

in chimpanzees (Boesch, 1994) and dolphins (Gazda et al., 2005). Chimpanzees even share the meat according to each hunter participation and efficiency during the hunt (Boesch, 2002).

Differences between sexes in prosocial tendencies have also been seen outside primates. For instance, it was reported in vampire bats, which are known to share blood with conspecifics that were unlucky during foraging (Wilkinson, 1984) and whose sharing pattern was shown to rely on reciprocity (they only share with a conspecific that shared before). Carter & Wilkinson (2013) reported some differences between sexes in this species: females were more often observed sharing than males. This difference could be explained by the stability of female bats relationships. Actually, male vampire bats rarely share food in the wild, where their social relationships are transient (Wilkinson, 1985), but share food in captivity (DeNault & McFarlane, 1995), where male associations are more stable. Similarly, Massen et al. (2010) noted that female macaques tend to be more prosocial than males.

Reciprocity

Animals could base the decision to help others on expected future help, which they may judge from past behaviour of their partner. Although many examples of prosocial behaviours exist in nature where reciprocity may be involved (*e.g.*, cooperative breeding), experimental evidence for strategies predicted by direct reciprocity models remains rare and mostly found in humans. Reciprocity has been found in captivity, in chimpanzees, bonobos, orang-utans, and cottontop tamarins (Jaeggi et al., 2010; Jaeggi et al., 2013; Dufour et al., 2009; Hauser et al., 2003) as well as in the wild, in which exchanges in chimpanzees were more reciprocal in long term than in short term (Gomes & Boesch, 2009; Gomes et al., 2009; Gilby et al., 2010). Recently, some studies have shown evidence of reciprocity in rodents' prosocial behaviours and highlighted two paradigms: direct reciprocity and generalised reciprocity. In direct reciprocity, prosociality is based on past behaviour of a known partner (an individual A will behave prosocially toward an individual B because B was previously prosocial toward A). In generalised reciprocity, prosociality is based on anonymous social experience where the identity of the partner is irrelevant (an individual A will behave prosocially toward any individual because B was previously prosocial toward A).

Rutte & Taborsky (2007) showed experimentally that prosocial behaviour of female Norway rats (*Rattus norvegicus*) is influenced by a generalised reciprocity mechanism. Rats,

previously trained in an instrumental prosocial task (pulling a stick in order to produce food for a partner), pulled more often for an unknown partner after they were helped than if they had not received help before. Generalised reciprocity requires no specific knowledge about the partner and may promote the evolution of prosociality among unfamiliar nonrelatives. In their next study, Rutte & Taborsky (2008) found that female Norway rats were more helpful towards a partner from which they had received help before than towards a partner that had not helped or towards a new partner (*i.e.*, direct reciprocity generated a higher prosocial propensity than generalised reciprocity).

Dolivo & Taborsky (2015) tested whether female rats distinguish between different conspecifics depending purely on the quality of their help. A recipient rat was placed in a central cage with two other caged rats (the donors) on either side; all cages being separated from the other by a wire mesh. On one side, a rat could pull a stick that provided only pieces of carrot to the rat in the central cage, while the other could pull a stick that provided banana pieces (a much more palatable food for rats). Then, they let to the recipient rat the opportunity to repay the other rats using the same stick apparatus to deliver cereal flakes. Rats pulled after a shorter delay for a conspecific that had provided them with bananas than for a conspecific that had provided them with the same amount of carrots.

Subject and recipient's sex could also impact their ability or willingness to reciprocate. Most of studies which interested in reciprocity in non-human animals used same-sex dyads (Rutte & Taborsky, 2007, 2008; Dufour et al., 2009). However, de Waal (1997) found that, in capuchin monkeys, reciprocity only occurred among females, not among males or between sexes, and that females' social relationships affected the amount of food shared.

Communication

Being unable to access the reward alone, the recipient often communicates his motivation to get the food by vocalising or making gestures or movements toward it (Burkart et al., 2007; Cronin et al., 2009). This communication about its distress or about its interest in the reward could lead the subject to become more prosocial. Indeed, communication from the recipient could let the subject access its emotional state and be affected by it through emotional contagion (Preston & de Waal, 2002; de Waal, 2008).

Several researchers tried to divide communications from the recipient in two categories: Horner et al. (2011) differentiated attention-getting (any behaviour that attracts attention without being specifically directed toward the subject in the adjacent cage) from directed requests and pressure (any behaviour directed toward the subject, like begging but also like pilo-erect displays), and considered the former to be less intense than the latter. Cronin (2012) also distinguished two types of communications from the recipient individual: interest in the reward, and direct requests for assistance.

The research reporting influence of “interest of the reward” communications have produced some conflicting results. Using a GAT paradigm in which an individual (the recipient) needs an object to get the reward, but this object is in an adjacent cage, with another individual (the donor), and out-of-reach from the recipient, recipients were expected to communicate with the donors, when he was not helping fast enough, and the donors were expected to be more prosocial (giving more often the object) when the recipients were highly communicative. In chimpanzees (Warneken et al., 2007), as well as in orang-utans (Pelé et al., 2009; Dufour et al., 2009), and in capuchin monkeys (Barnes et al., 2008), the recipient produced begging gestures or pointed directly at the object, which elicited more prosocial responses. Yet, all these studies also reported a decreasing interest in the recipient’s communications through the experiment: the individual who had the object became less and less responsive to these begging gestures (giving less and less the object). In experiments using a PCT paradigm in primates, “interest of the reward” communications had no effect on the donor prosocial tendencies in chimpanzees (Vonk et al., 2008) nor in common marmosets (Burkart et al., 2007). In cottontop tamarins, donors were even significantly less prosocial when the recipients made these communications (Cronin et al., 2009). Regarding other species than primates, still using a PCT procedure, Schwab et al. (2012) showed that jackdaws (*Corvus monedula*) made more prosocial choices when recipients approached the food compared to when they were at a distance. The authors attributed this effect to local or stimulus enhancement rather than to an increased appreciation of the partner’s need.

Sometimes, the recipient directed his gestures and vocalisations specifically toward the other subject. These “direct request for assistance” communications are thought to be more salient and are expected to elicit more prosocial responses than communications directed toward the reward (Warneken et al., 2007; Yamamoto & Tanaka, 2009a). That kind of communication has only been described in apes (especially chimpanzees). In de Waal et al.’s (2008) experiment, using a PCT procedure, prosocial choices were associated with

increased partner orientation. In Yamamoto & Tanaka (2009b), chimpanzees were also tested in a PCT procedure and recipients have been seen pushing on the donor's shoulder. This behaviour increased prosocial choices from the donor. Similarly, using a GAT procedure, Yamamoto et al. (2009, 2012) found that when the recipient made vocalisations and gestures directed toward the donor, tools transfers increased. Melis et al. (2011) also reported that when the recipient chimpanzee was making noise with a chain (involved in the food reward apparatus), the donor released this chain more often, leading to deliver food to the recipient. Nevertheless, Horner et al. (2011) did not find any influence of these communications on donor prosociality. Thus, for what we know at this point, "direct request for assistance" communications are considered to be slightly more effective than "interest of the reward" communications. However, a recent study showed that, in rats, food-seeking behaviour displayed by the recipient was sufficient but necessary to elicit the prosocial response from the subject (Márquez et al., 2015).

In our experiment, we used a PCT procedure in which subjects were presented with an apparatus that gave them a choice between three alternatives: a prosocial one, a selfish one and a null one. This last option was used as a control to let the experimenter know about individuals' learning progress. The effort required was low and the same for each choice. Our methodology was also designed to avoid complex apparatus, eliminate location biases, avoid competitive behaviours (the food reward not being visible before the subject's choice), enhance communication and make the choice and consumption of reward visible and audible for the two individuals (partners being close and facing each other in the apparatus). Not controlling these factors have been proved to be the cause of negative results in many studies (Warneken & Tomasello, 2006, 2009; Horner et al., 2011; Melis et al., 2011; Silk & House, 2011; House et al., 2014).

The PCT procedure was conducted on twelve Guinea pigs divided in three groups (males, multiparous females and nulliparous females) during three testing periods: before mating, during mating and after parturition. The identity of the recipient (kinship, sex, reproductive status, hierarchical rank and tolerance with the subject) and its behaviour (reciprocity, communication) are studied across these periods.

Regarding the influence of familiarity and tolerance on prosociality: In our experiment, no subject was a genuine stranger for the others but some relationships were closer than others: we expected a greater prosociality toward a reproductive mate and one's own offspring. We also assumed that individuals from the same group (housing mates) would be more prosocial toward each other when their dyad scored high in the tolerance measurement.

Concerning the effect of dominance on prosociality: Male Guinea pigs establish social hierarchies and are known to be extremely aggressive when competing for territory or potential mates (Ballard & Cheek, 2003; Banks, 1989; Vanderlip, 2003). Since we used a PCT procedure, we expected Guinea pigs to be more prosocial toward their subordinate than toward their dominant. We also assumed that individuals from the same group (housing mates) would be more prosocial toward each other when their dyad scored low in the dominance asymmetry measurement.

About the impact of sex and parental care on prosociality: In our experiment, in view of the foregoing literature, females were expected to be more prosocial and more reciprocal than males. Females were also expected to receive more prosocial choices than males. In our study, we also assumed that females Guinea pigs, being cooperative breeders in the wild (as every lactating female tolerate being suckled by other young than theirs), would become more prosocial during and after mating toward other multiparous females (which they are being housed with), as their interdependence would increase. We also assumed that mothers would be highly prosocial toward their young while fathers would not (considering they do not take care of the young in the wild). Nulliparous females, as they were not supposed to be directly impacted by mating and parturition, were not expected to modify their pattern during the experiment.

In regard to the influence of reciprocity on prosociality: In our study, to facilitate a possible establishment of reciprocal preferences, each session involving a dyad was immediately followed by a session involving the reverse dyad (the subject becoming recipient and the recipient then becoming subject). We expected reciprocity within dyads, especially between reproductive mates during reproduction and parturition, which may modify Guinea pigs' priorities and constraints. We assumed that females would reciprocate more than males.

About the impact of communication on prosociality: Guinea pigs communicate through a variety of noises, including chutts, squeaks, whines, whistles, purrs, and chirps

(Sachser, 1998; Terril & Clemons, 1998; Vanderlip, 2003). Whistles are used during long distance communication and to indicate the presence of food. Teeth chattering is usually used as a threat and often followed by stereotyped fights (also called duels), particularly common among males. We assumed that the more whistles would be emitted by the recipient individual before the subject's choice, the more the subject would choose the prosocial token. Similarly, teeth chattering from the recipient were expected to impact negatively the rate of prosocial choices made by the subject. We also expected that the time rate spent near recipient's dish before the subject's choice could impact positively its likelihood to choose the prosocial dish.

Materials and Methods

Subjects & housing

This experiment involved 12 Guinea pigs (*Cavia porcellus*), all born in captivity in a larger group of 75 individuals housed outdoors. Our subjects were well socialised but had no experience in cognitive or behavioural testing before the present study. The 12 individuals were divided in three groups: four males, four nulliparous females (two sister dyads) and four females which already had young before this experiment (multiparous females). These latter females became mothers during the last phase of the study (see Figure 1 for a time line of the whole experiment) and one young from each of them (two males, two females) was used as a recipient individual respect to the other subjects. All our subjects were sexually mature at the time of the experiment.

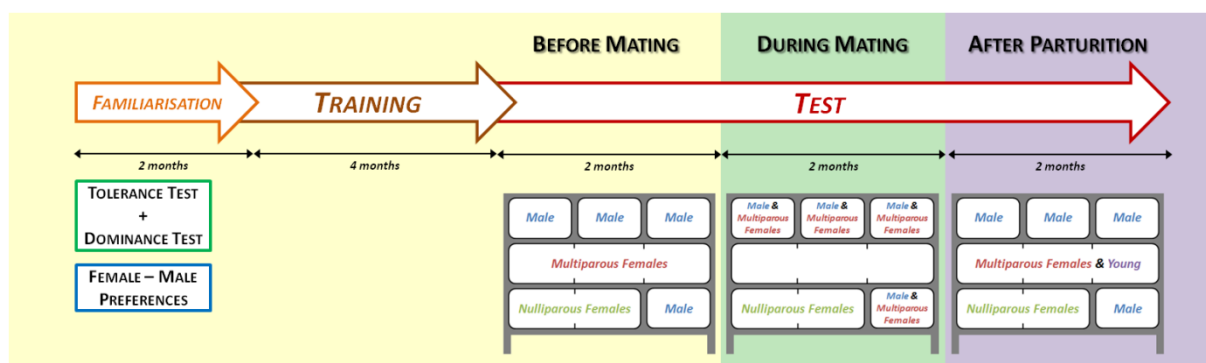


Figure 1: Time line representing the different phases of the experiment. The texts in the arrows represent the phase of the main experiment. The framed texts refer to the secondary experiments. The three diagrams show the housing of Guinea pigs according to their sex and status.

Within each group, tolerance between individuals was studied before the training phase. For each group, all possible dyads were placed in the presence of a divisible food source (10 cm long broccoli stem) so that two individuals could only feed at the same time by being close to each other. Two sessions of five minutes per dyad were conducted. For each dyad from the same group, the mean proportion of time spent eating together during the session was measured.

To assess the hierarchy within groups, both individuals were then in the presence of an indivisible food (only one individual at a time could access the small piece of salad). A first individual could access the food while the second Guinea pig was placed in the test area 10 seconds after the first one. Two sessions by dyad were conducted, alternating the individual placed first. The hierarchical rank was determined by measuring the won attack rate (aggressive behaviour that made the conspecific to flee) and using the David's score (David, 1987, 1988), considered as the most appropriate dominance ranking method for this social group structure (Gammell et al., 2003; Bang et al., 2010). Dominance asymmetry was also calculated for each dyad, by subtracting the score of the subordinate individual to the score of the dominant individual in each dyad.

Mating pairs were previously determined by studying individual preferences (see Figure 1). Each male was placed in the presence of each multiparous female twice for five minutes or until a mating attempt occurs. Preference was measured by taking into account the time spent near each other, the number of mating attempts produced toward each female, and the reactions of the females to these behaviours (fleeing, staying still, approaching the male). As, by chance, each multiparous female preferred a different male, each reproductive pair reflected their favourite choice. For three out of our four males, the pair reflected their preference as well (the fourth male did not show a strong preference).

Nulliparous females were housed together in a 140 x 70 x 50 cm hutch and multiparous ones were housed together (and with their young when they were mothers) in a

210 x 70 x 50 cm hutch. Male Guinea pigs being known to be extremely aggressive when competing for potential mates, we had to house them separately, in 70 x 70 x 50 cm hutches. During the reproductive phase, each male was housed in its own hutch with its assigned multiparous female. After the reproductive phase, multiparous females were put back in their 210 x 70 x 50 cm hutch.

All the hutches contained various enrichments, such as plastic bends. Hutches were open to the outside so neither photoperiod nor the average temperature was controlled. Guinea pigs had each day fresh fruits and vegetables (lettuce, apple, carrots, kiwi, banana, mango, sweet pepper, young wheat stalks, celery, radish, cucumber, zucchini, and leeks), pellets, and hay; they also had water *ad libitum*.

Apparatus

This study on Guinea pigs' prosociality abilities took place in a test cage out of view from conspecifics. This test cage was divided in two parts (60 x 50 x 50 cm each) separated by an iron mesh (see Figure 2) and carpeted with a lino flooring, all surfaces being completely cleaned between each session. The left side of the cage contained three empty dishes, differing in form, in colour, and texture, which were lined up along the iron mesh. In this side was studied the subject's behaviour. The other part of the test cage, in which the recipient individual's behaviour was studied, included an empty dish (different from the three other ones) placed at the centre of the "Recipient area" (area extending 15 cm around the recipient's dish). For all the phases of this experiment, no food deprivation was made and a 1 cm² of salad was used as a food reward.

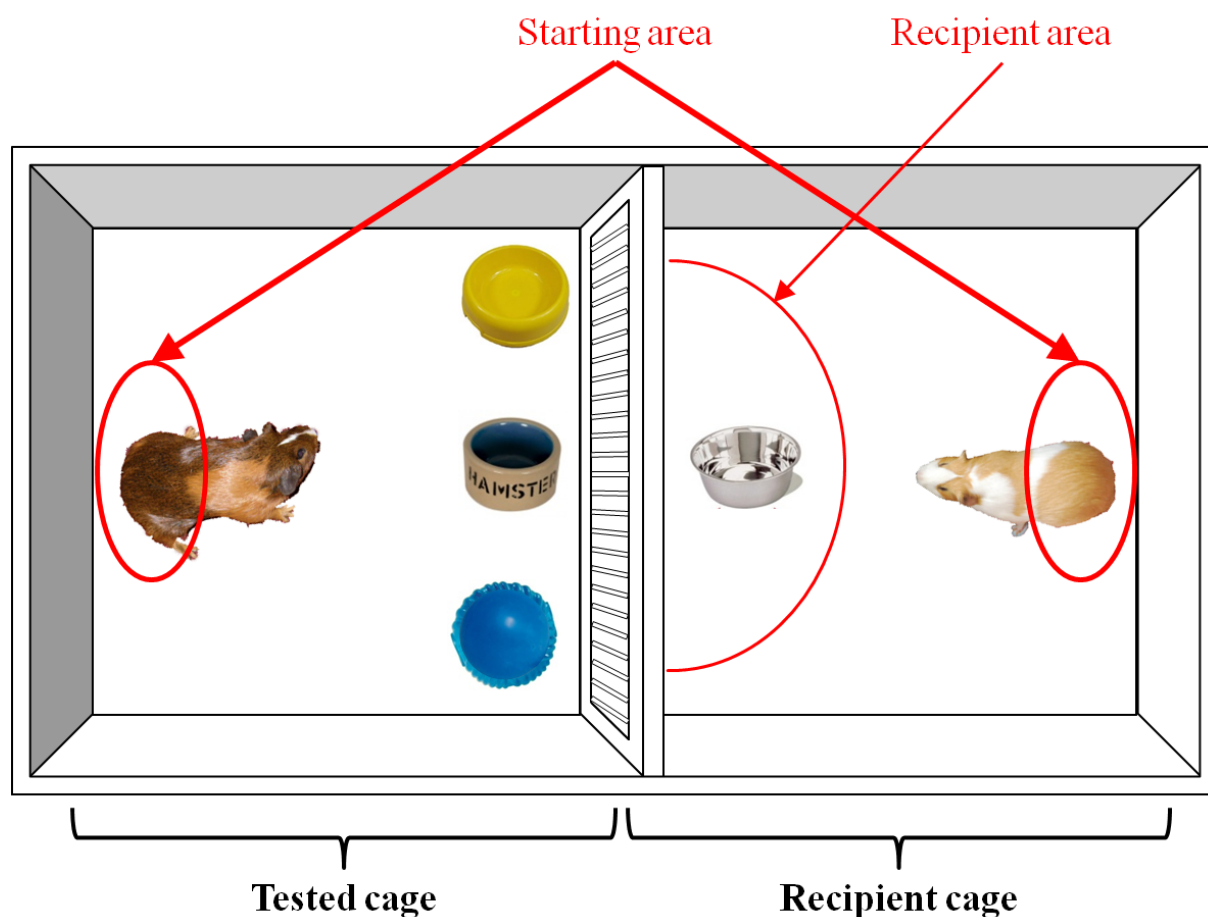


Figure 2: Apparatus to test Guinea pigs' prosociality. Presenting the subject (on the left side) and the recipient individual (on the right side).

Familiarisation phase

A familiarisation phase was conducted, placing each individual in both sides of the apparatus (the three dishes of the subject's cage containing one piece of salad and the recipient dish containing three pieces of salad). Both the subject and the recipient individual had to eat all the food available to them in less than 10 minutes to validate the trial. Validation of 9 trials in both cages allowed the Guinea pig to enter the training phase.

Training and Test phases

Each Guinea pig was tested once a day (in a session of four successive trials), and four days a week. During the training phase, a particular value was attributed to each dish (see Table 1). Before each session, two individuals were simultaneously placed in the starting area of their respective test cage (see Figure 2). The subject was placed in the left side of the cage ("Tested cage") while the recipient individual was placed in the right part of the cage ("Recipient cage"). During a trial (a session containing four successive trials), the subject had to choose between three dishes (by touching the chosen dish with its head or front paw), in less than three minutes. Choosing the "prosocial" dish (brown and terracotta) procured a similar reward distributed simultaneously to the subject and to the recipient individual (1/1 income). Choosing the "selfish" dish (yellow and plastic) involved a reward distributed to the subject only (1/0 income). Choosing the "null" one (blue and rubber) provided no food to anyone (0/0 income) and both individuals were left in the presence of the empty dishes for one minute. The relative positions of the three dishes and the order of all dyads were randomised. In the event that the subject did not choose any dish, both individuals were isolated (each one in a different basin, containing a hay mat) during 10 minutes. Absence of choices became rare over sessions.

Dish value		Food reward (1 cm ² of salad)	
		Tested individual	Recipient individual
	Null	0	0
	Selfish	1	0
	Prosocial	1	1

Table 1: Consequences attributed to each dish during the prosociality test.

Each nulliparous female was tested with: another nulliparous female (its sister), a male, and a non familiar youngster. Each multiparous female was tested with: another multiparous female, the male with which it mated during the second period of the experiment, and one of the youngsters born from this mating. Each male was tested with: a nulliparous female, another male, the multiparous with which it mated during the second period of the experiment, and one of the youngsters born from this mating. Youngsters were involved as recipients between the age of 10 days old and 4 weeks old. They were housed with their mother, within the group of multiparous females. All our tested youngsters were seen suckled (in addition to feeding on the ration) until the last day of their testing when they were in the hutch, but all of them were also seen eating the reward during testing in each of their session.

To facilitate a possible establishment of reciprocity, each session involving a dyad (except for dyads involving a youngster) was immediately followed by a session involving the reverse dyad (the subject becoming recipient and the recipient then becoming subject). In each trial, the chosen dish, vocalisations and movements of both individuals before and after the subject choice were measured. The time spent in the “Recipient area” by the recipient individual was also reported.

Each individual was considered in test phase as soon as it passed and maintained the criterion of less than 10% of null choices, through all the experiment. When all individuals passed it, they were tested in three periods: before mating, during mating, and after parturition (of the multiparous females).

Ethical note

The Guinea pigs were not food deprived during this experiment. This study complies with French and European legislation for animal care and was approved by the Committee on the Ethics of Animal Experimentation N° 5 Charles Darwin (authorization number Ce5/2012/089).

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using the program R, version 3.1.0 (R Development Core Team 2014), with the lme4 package. They were conducted on the data of subjects having passed and maintained the criterion (choosing the “null” dish less than 10% of the trials in each session) through the whole experiment. To study individual preferences upon each object, data were analysed using linear mixed-effects models for repeated-measures. For each session, the percentage of prosocial choices (among prosocial and selfish choices only) was studied using linear mixed-effects models for repeated-measures. The fitted model included subject and recipient sex, reproductive status of females (nulliparous or multiparous), testing period (before mating versus mating period versus after parturition), hierarchical rank, communication rate (whistles and teeth chattering), and their interactions as independent variables. We used Guinea pigs’ identity as random factor. Evolution of each individual's choice frequency has been studied according to previous choices of other individuals towards it when it was the recipient, to determine whether reciprocity could develop over time in some dyads. Reciprocity was measured using Spearman correlations. Spearman correlations were also used to study a possible link between tolerance score and percentages of prosocial choices for each dyad. For all tests, results were considered significant at $P < 0.05$.

Results

The subjects’ choices during the familiarisation phase confirmed the absence of any location bias as well as any preferences for a particular dish. This phase also highlights that all the tested Guinea pigs were highly motivated to obtain the food reward. After four months of training (*i.e.*, 1024 sessions), all our subjects succeeded to pass and maintain our criterion (*i.e.*, less than 10% of null choices). Analyses were made on the test-trials, representing 2350 sessions (see details in Table 2).

Tolerance

Multiparous females were more tolerant with each other than any other group; males were the least tolerant ($F_{(4, 9)} = 8.043$, $P = 0.040$).

Tolerance scores did correlate with prosociality but, unexpectedly, the direction of the correlation differed according to the testing period: before mating, subjects were less prosocial with recipients with which they shared a high score of tolerance (Spearman's $r_s = -0.793$, $P = 0.025$, $N = 12$), while after parturition, the more tolerant dyads were also the more prosocial (Spearman's $r_s = 0.808$, $P = 0.028$, $N = 12$).

Tolerance scores were negatively correlated with the proportion of attacks (Spearman's $r_s = -0.757$, $P = 0.038$, $N = 12$) within dyads.

Dominance

Dominance could not be measured in females because they did not display any attack or aggression of any kind. Males, on the other hand, showed a dominance asymmetry as they often attacked each other.

Before mating, males were more selfish (showing a mean percentage of prosocial choices below the threshold of chance) toward a dominant recipient than toward a subordinate one ($F_{(1, 148)} = 93.767$, $P = 0.010$); this difference was not significant in other periods.

Dominance asymmetry also impacted negatively males' prosocial tendencies, especially during mating: the greater the asymmetry was between two males, the more they chose the selfish token (Spearman's $r_s = -0.960$, $P = 0.040$, $N = 4$).

Sex & Parental Care

Before mating, there was no difference between groups' prosociality and the general percentage of prosocial choices for each group was neutral (neither significantly prosocial nor selfish). We reported comparison with choices that would be random in Table 2.

TESTED	PERIOD	RECIPIENT	W	P value	Number of Sessions
Nulliparous Females	Before	Males	83.0	0.205	150
	Mating	Nulliparous Females	8.0	0.865	150

	Mating	Males	21.0	0.063	70
		Nulliparous Females	0.0	1.000	70
	After Parturition	Males	-4.0	0.625	96
		Nulliparous Females	-38.0	0.151	96
		Young	-116.0	0.018	96
Multiparous Females	Before Mating	Males	249.0	0.037	150
		Multiparous Females	225.0	0.241	150
	Mating	Males	2.0	0.910	70
		Multiparous Females	3.0	0.625	70
	After Parturition	Males	-201.0	< 0.001	96
		Multiparous Females	-27.0	0.622	96
		Young	-242.0	< 0.001	96
Males	Before Mating	Males	-23.0	0.925	150
		Nulliparous Females	205.0	0.451	150
	Mating	Males	13.0	0.125	70
		Multiparous Females	-10.0	0.049	70
		Nulliparous Females	0.0	1.000	70
	After Parturition	Males	295.0	< 0.001	96
		Multiparous Females	-215.0	< 0.001	96
		Nulliparous Females	-5.0	0.927	96
		Young	-145.0	< 0.001	96

Table 2: Comparison between our results and those expected if subjects chose randomly the dishes, according to the period of testing and to the sex of both the subject and the recipient.

It appeared that being in a mating phase and, even more, being a parent, substantially influenced subjects' choices, in different ways depending on their sex and reproductive status, nulliparous or multiparous ($F_{(4, 2341)} = 8.299, P < 0.001$).

Nulliparous females became more and more prosocial throughout the testing periods ($F_{(2, 725)} = 6.125, P = 0.002$), but their choices did not differ according to the recipient sex and reproductive status (see Figure 3). However, during the mating phase, they tended to be more selfish toward males than toward other nulliparous females ($F_{(1, 138)} = 2.791, P = 0.063$).

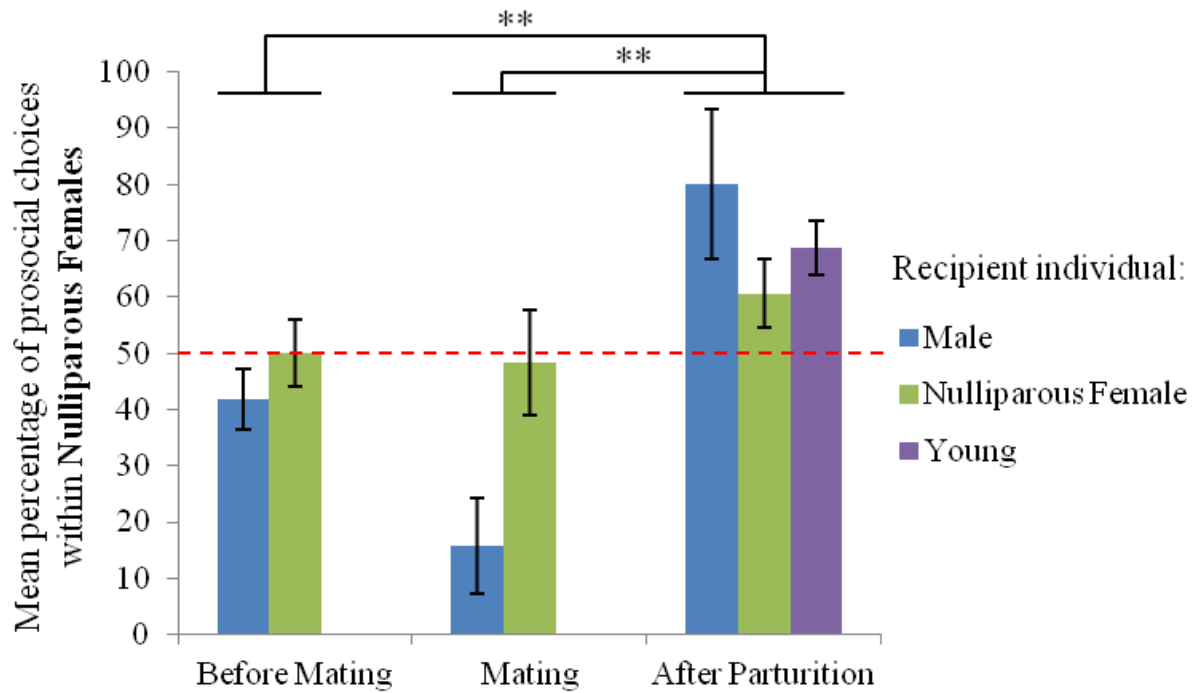


Figure 3: Mean percentage of prosocial choices of nulliparous females according to the testing period and to recipient's sex and reproductive status.

Multiparous females also became more and more prosocial throughout the testing periods) but also acted differently regarding the nature of the recipient individual ($F_{(4, 710)} = 6.701$, $P = 0.001$): they became significantly more prosocial toward males during mating and even more after parturition ($F_{(2, 313)} = 22.295$, $P < 0.001$). They did not change their behaviour toward other multiparous females through testing periods (see Figure 4).

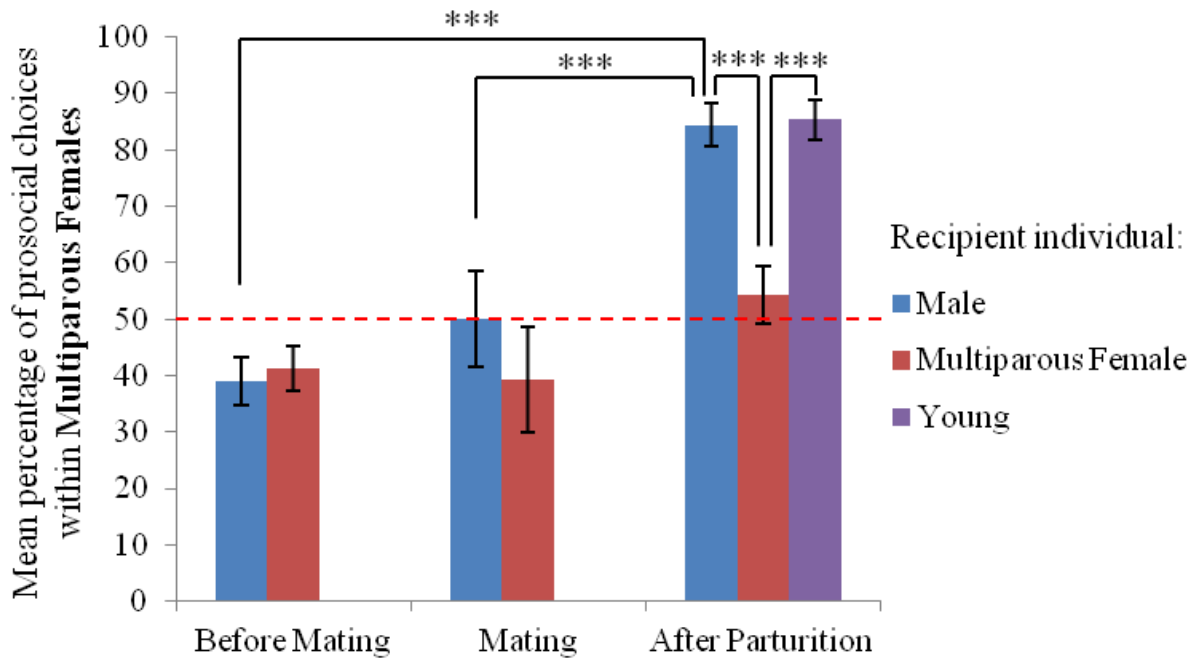


Figure 4: Mean percentage of prosocial choices of multiparous females according to the testing period and to recipient's sex and reproductive status.

In contrast, males prosociality decreased over testing periods but they also acted differently according to the recipient's status ($F_{(4, 876)} = 17.701, P < 0.001$). Their choices were at chance level toward nulliparous females and this neutral pattern did not differ throughout the testing periods (see Figure 5). Toward multiparous females, they were prosocial during mating and became significantly more prosocial after parturition ($F_{(1, 164)} = 7.811, P < 0.001$). However, they became significantly more selfish toward other males during mating and even more after parturition ($F_{(2, 313)} = 10.624, P < 0.001$).

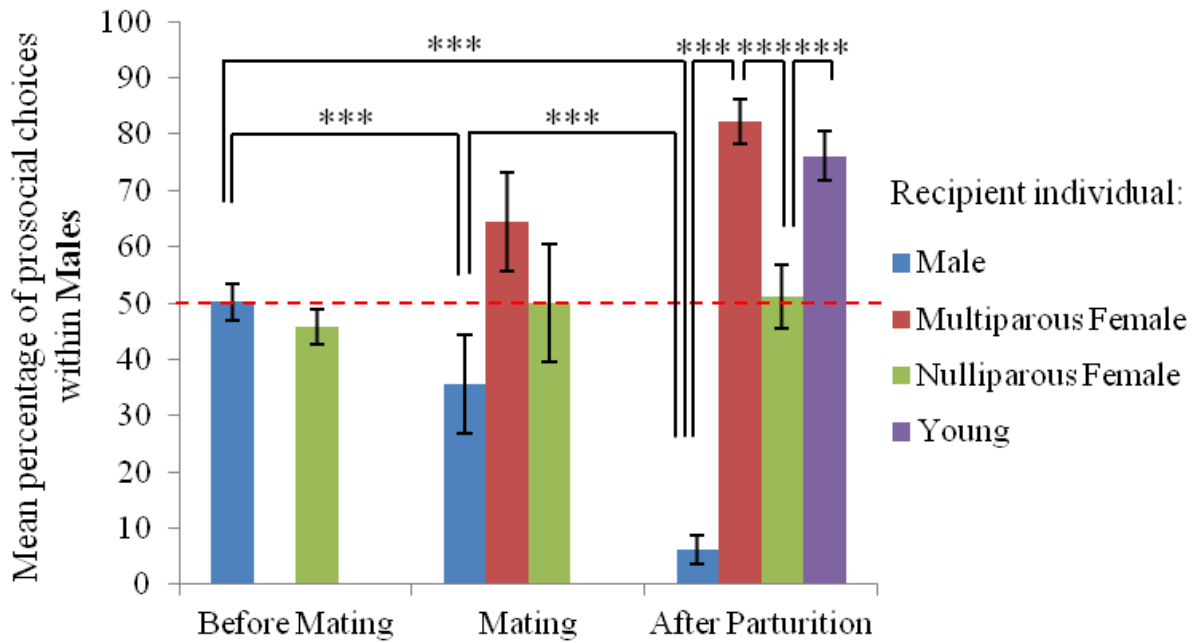


Figure 5: Mean percentage of prosocial choices of males according to the testing period and to recipient's sex and reproductive status.

After parturition, males, as well as multiparous females, were more prosocial toward their progeny ($F_{(2, 665)} = 17.610$, $P < 0.001$) than toward any other recipient, except their reproductive mate, toward which they were equally prosocial. Nulliparous females were not more prosocial toward the youngsters than toward any other recipient individual at this time.

We also noted that multiparous females were significantly more prosocial toward the youngsters than nulliparous were ($F_{(1, 188)} = 3.709$, $P = 0.021$).

Reciprocity

We tested the reverse dyads right after a dyad session (subject and recipient switching their role in the reverse dyad).

To verify if we measured reciprocity or an imitation phenomenon, we also analysed the ten first sessions of each dyad. No correlation appeared on the ten first sessions of each dyad (Spearman's $r_s = 0.202$, $P = 0.150$, $N = 52$), while significant correlations occurred on

the ten last sessions of each dyad, during the three testing periods: before mating (Spearman's $r_s = 0.474$, $P = 0.016$, $N = 32$), during mating (Spearman's $r_s = 0.804$, $P < 0.001$, $N = 12$), as well as after parturition (Spearman's $r_s = 0.689$, $P < 0.001$, $N = 32$).

Reproductive mates were not reciprocal during mating but were after parturition (Spearman's $r_s = 0.424$, $P = 0.038$, $N = 24$).

We also noted that, after parturition, reciprocity was higher within multiparous females than within any other groups ($F_{(2,9)} = 1103.226$, $P < 0.001$).

We also investigated the possible links between reciprocity within a dyad and other characteristics like tolerance and dominance (see Figure 6). Although we did not find any link with the dominance rank, we found a significant negative correlation between reciprocity and attacks rate (Spearman's $r_s = -0.889$, $P = 0.007$, $N = 12$), and a tendency to be more reciprocal toward individuals with which the Guinea pigs share a high level of tolerance (Spearman's $r_s = 0.875$, $P = 0.052$, $N = 12$).

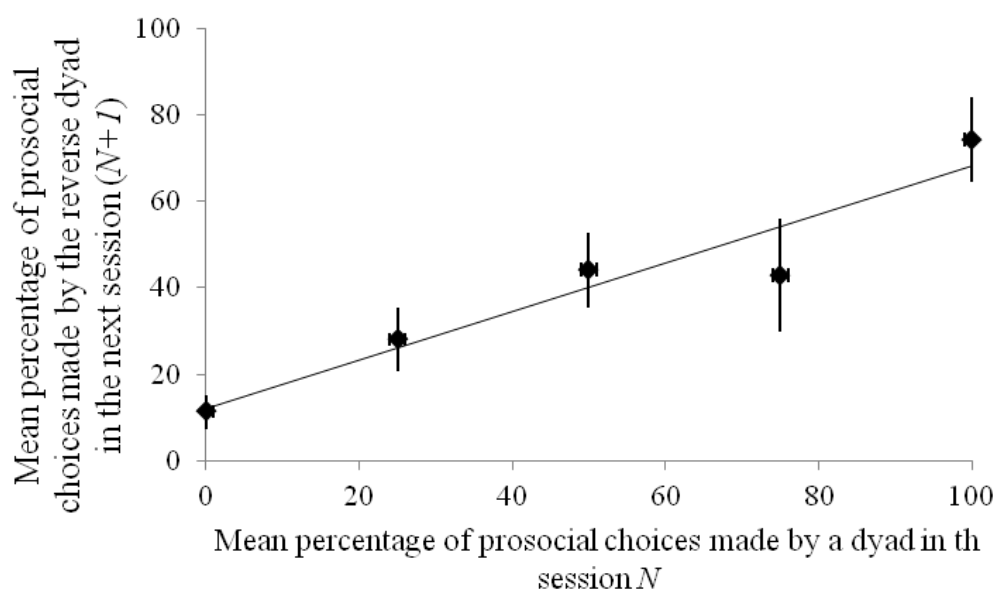


Figure 6: Mean rate of prosocial choices made by a dyad in the session ($N+1$) according to the mean rate of prosocial choices made by the reverse dyad in the previous session (N).

Communication

The behaviour of the recipient individual seemed to influence the subject's choice (see Figure 7): the subject chose more often the prosocial token when the recipient emitted more whistles ($F_{(1, 2348)} = 12.022$, $P < 0.001$), and chose more often the selfish token when the recipient emitted more teeth chattering ($F_{(1, 2348)} = 17.750$, $P < 0.001$). No other recipient's vocalisations had a significant effect on the subjects' prosocial responses.

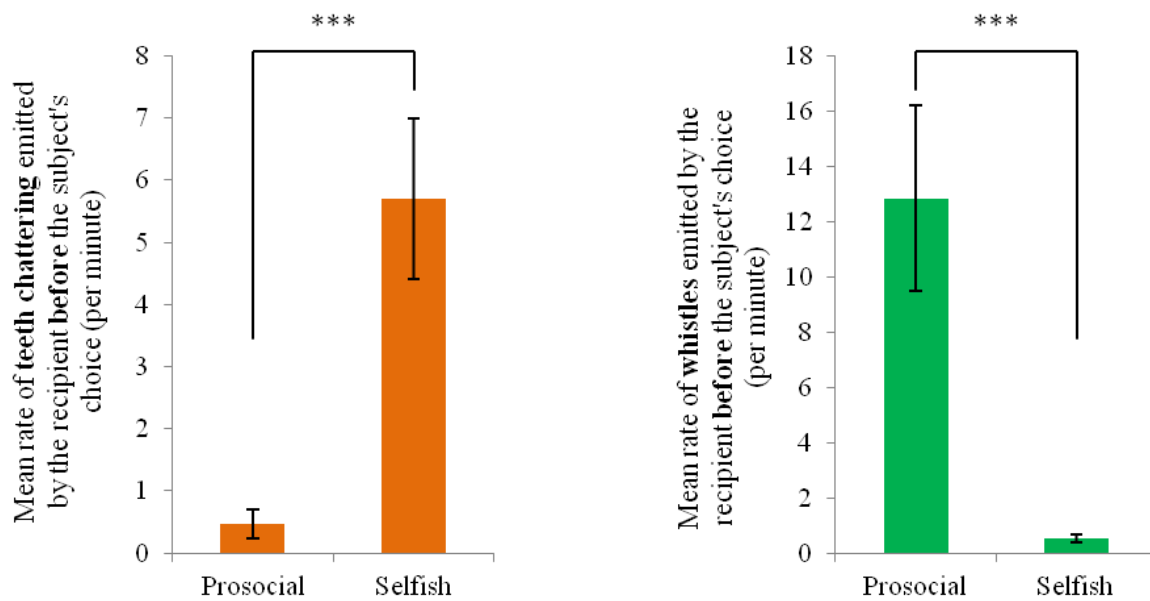


Figure 7: Mean rate of vocalisations emitted by the recipient individual before the subject's choice (per minute) according to the subject's choice. Teeth chattering (on the left) are regarded as negative sounds, associated with conflicts, while whistles (on the right) are considered as food calls.

Regarding the subject's vocalisations, the rate of whistles emitted was not linked to its choice but it made more teeth chattering before choosing the selfish token ($F_{(1, 2348)} = 18.915$, $P < 0.001$).

We also considered the status of the recipient making these vocalisations as well as the status of the subject influenced by them. The youngsters made significantly more whistles than any other groups ($F_{(3, 2346)} = 30.220$, $P < 0.001$), and there was no significant difference between the other groups. When the recipient was a youngster, the subject still chose

significantly more often the prosocial token when the recipient's whistles rate was high ($F_{(1, 286)} = 18.915, P < 0.001$). As well, when youngsters were excluded from the analysis, the influence of whistles still appeared ($F_{(1, 2060)} = 1.977, P = 0.045$). We also noted that the group the most influenced by the whistles rate of the youngsters was the multiparous females ($F_{(2, 285)} = 7.304, P < 0.001$), while males and nulliparous females were not significantly impacted. Besides, young emitted more whistles when the subject was their mother ($F_{(2, 285)} = 16.761, P < 0.001$), the multiparous female (see Figure 8).

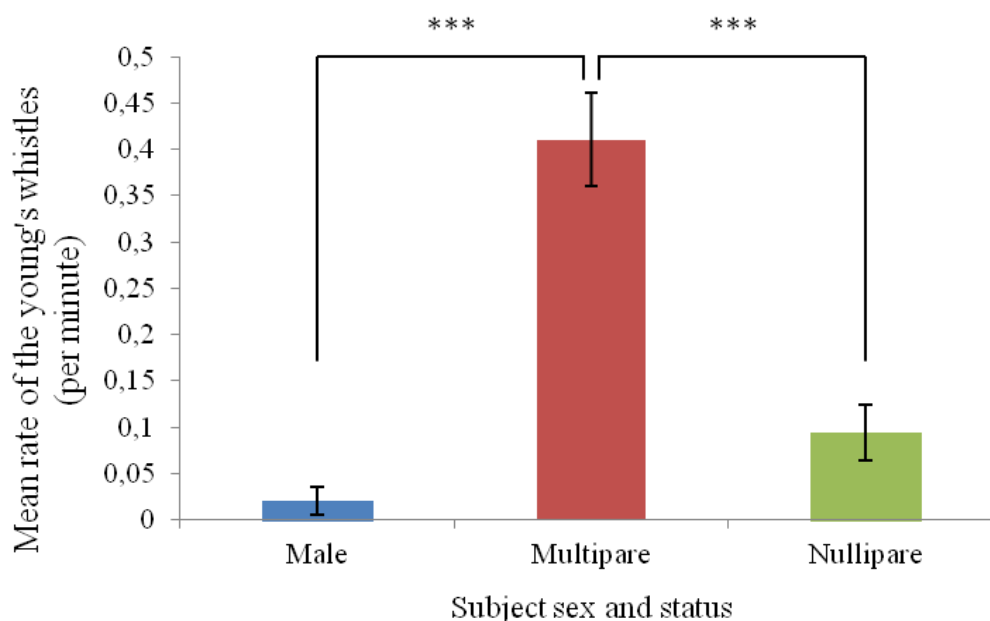


Figure 8: Mean rate of young's whistles before the choice according to the sex and status of the subject.

Teeth chattering were more emitted by males than by others ($F_{(2, 2347)} = 12.144, P < 0.001$). When the recipient was a male, the subject still chose significantly more often the selfish token when the recipient's teeth chattering rate was high ($F_{(1, 892)} = 12.381, P < 0.001$). As well, when male recipient were excluded from the analysis, the influence of teeth chattering still appeared ($F_{(1, 1454)} = 5.256, P = 0.022$). We also noted that the group the more influenced by males' teeth chattering rate was the other males ($F_{(2, 891)} = 7.781, P < 0.001$), while multiparous and nulliparous females were not affected differently.

The movements' rate of the recipient individual, nor the time spent in the "Recipient area", did not influence the subject's choice.

Discussion

Our apparatus and experimental design were simple enough for all the subjects to pass our criterion, and therefore to discriminate the three dishes and associate them with their different consequences. We found that Guinea pigs could be prosocial toward their conspecifics, especially between mates and toward the youngsters, and particularly during reproduction. We also found that many variables influenced prosociality.

Tolerance

Our tolerance score seems to be reliable as it was negatively correlated with individuals' aggressiveness.

The fact that multiparous females were the most tolerant with each other is relevant regarding their natural behaviour: females have to rely on each other, since they are cooperative breeders. Burkart et al. (2009) also reported a greater tolerance between individuals who breed in cooperation. Likewise, the fact that males were the least tolerant with each other is consistent with their aggression rate (we noted that only males attacked each other during the dominance tests) and with the idea of them supposed to be much less (if at all) involved in parental investment in the wild. Their aggressiveness is probably linked to the competitive context for access to the females and to assert their hierarchical rank.

Our tolerance score correlated with mean percentages of prosocial choices but not always in the way we expected. After parturition, the more tolerant dyads were also the more prosocial (as expected). This phenomenon could be due to the high interdependency between multiparous females, which are both the more tolerant individuals and rely on each other to breed cooperatively. This cooperative breeding is effective after parturition, when the need of help and trust within mothers is high. However, before mating, while the constraints were still low (less competition for males, no nursing for females), the more tolerant dyads were the

least prosocial. This unexpected result might be explained by a more important willingness to construct a strong relationship with less close individuals, in order to have strong affiliations in the group within each possible dyad. When the tolerance was lower with a recipient, being prosocial would let the subject the possibility to, at least, establish a relationship based on direct reciprocity. This result is consistent with Freeman et al.'s (2013), who noted that primates behaved prosocially with individuals with whom they shared different relationships.

Dominance

Dominance ranks were only available in males, since females did not make any attack during this test.

Hierarchy impacts but does not prevent prosociality, as Massen et al. (2010) found that prosociality was not restricted to egalitarian species. Dominance asymmetry has been shown to negatively influence prosociality in several species (Connor & Norris, 1982), sometimes being a more important factor in prosocial responses than relationship quality or even kinship (Massen et al., 2011; Schaub, 1996). Studies showed that humans and chimpanzees exhibited a higher rate of cooperation when cooperators were close in ranks (Suchak et al., 2014; Benenson et al., 2014), explaining this finding by the reduced amount of competitions within close ranks conspecifics. Our results confirmed that statement: a greater asymmetry between two males induced more selfish choices from each individual of the dyad.

Before mating, thus at the first testing period, males were more selfish (showing a mean percentage of prosocial choices below the threshold of chance) toward a dominant recipient than toward a subordinate one. This result is consistent with those we found studying capybaras (*Lalot et al., submitted*), in which we reported the same pattern of choice.

In PCT experiments, chimpanzees (Horner et al., 2011), as well as long-tailed macaques (Massen et al., 2010) and capuchins monkeys (Lakshminarayanan & Santos, 2008; Takimoto et al., 2010), were also more prosocial toward subordinate than toward dominant recipients. Authors suggested that dominant individuals could use prosocial behaviours to emphasise their hierarchical position, acting then as benevolent leaders rather than despots ruling by fear. This strategy could allow dominants to enhance and/or maintain a status (Moore, 1984; de Waal, 1989), as well as to advertise their dominance to others, probably to

convince subordinates to accept their high-ranking situation and inhibiting their possible rebellions (Zahavi, 1977, 2004).

In Massen et al. (2010), prosociality was predicted by the absolute dominance rank of the subject and not by its rank position relative its partner's rank whereas we found that relative hierarchical ranks influenced prosociality. Our sample is probably too small for an absolute dominance rank effect to appear.

Findings in rats could also suggest that they could be more prosocial toward subordinate than toward dominant conspecifics in PCT procedures (Schneeberger et al., 2012; Hernandez-Lallement et al., 2015).

Because the mean percentages of prosocial choices between male Guinea pigs were under the threshold of chance (50%), we might consider most of subordinate choices were selfish and that we studied how dominance influenced the selfishness of subjects rather than their prosociality. Other studies cited above reported antisocial behaviour from subordinates. In Massen et al. (2010), low-ranking individuals withhold their partner access to food, like our Guinea pigs, they were not just less prosocial. This kind of pattern has previously been interpreted as punishment in literature (Clutton-Brock & Parker, 1995; Hammerstein, 2003), especially when it involved group of individuals which repeat their interactions on a regular basis. My own hypothesis is that restraining the access to the food to a dominant individual could, eventually, decrease his physical assets and increase the probability that the subject could finally overtake his hierarchical rank. This hypothesis works only if the interactions between the subordinate and the dominant occur regularly and if the subordinate can use this strategy without suffering its consequences. Our males Guinea pigs being housed separately and being tested in two separated cages, subordinates could default their dominants with impunity. Another explanation would be that subordinates, used to compete with their dominants to access the food, would be less inclined to let them have food (since in the wild, what is consumed by one individual is lost for everyone else).

Sex & Parental Care

Since in literature, it is often assumed that prosocial behaviours would have settled in order to improve the effectiveness of parental care, we chose to focus on the impact of

effective parental care by comparing the behaviour of Guinea pigs before mating, during mating and after parturition.

Before mating, the general percentage of prosocial choices was neutral and not different between groups, while during mating and, even more, after parturition, subjects chose very differently according to their sex and reproductive status, and according to the sex and reproductive status of the recipient. This suggests that mating and nursing could bring new strong constraints that make individuals choose different strategies. Indeed, the constraints and social involvement before mating is quite low compared to those induced by reproduction and breeding.

Whereas nulliparous females became more and more prosocial through the experiment, their mean percentage of prosocial choices did not differ according to the identity of the recipient individual, except toward males during the mating phase. Hernandez-Lallement et al. (2015), as well, reported an increase of prosocial responses over time in rats and suggested that a social reinforcement could underlie this phenomenon. Indeed, our nulliparous females took into account the recipient's previous behaviours and choices (as explained in the *Reciprocity* part of this Discussion, see below). Our results suggest that their reciprocal pattern could have led to an overall enhancement of their prosocial tendencies.

Multiparous females and males, meanwhile, acted differently according to the recipient identity, during mating and after parturition. Multiparous females became particularly prosocial toward their reproductive mate and their young. Similarly, males became highly prosocial toward their reproductive mate during reproduction and after parturition, and, unexpectedly (this species being supposed to present a mostly maternal care pattern), were as much prosocial toward their young as toward their mate. They were also as much prosocial toward their young as multiparous females were. In vampire bats, as well, a species well known for sharing food according to a reciprocal pattern preventing cheating, individuals shared more blood and shared more often between reproductive mates (Carter & Wilkinson, 2013). In cottontop tamarins, a cooperative breeding species in which the males also engage in parental care, it was also shown that each member of the reproductive pair found rewarding to provide benefits to each other (Cronin et al., 2009, 2010).

In contrast, males were neutral (neither prosocial nor selfish) toward nulliparous females and kept this neutral pattern through all the experiment. They may not have considered nulliparous females as potential reproductive partners; nulliparous females were

younger, sexually inexperienced and not as sexually receptive as multiparous females, even though they were sexually mature. Indeed, at the beginning of the experiment, nulliparous females tended to flee the males and males tended to perform stereotyped threats toward them, behaviour they did not express toward multiparous females. It is also possible that males were affectively attached to their mate. Especially since, some researchers suggested that, while Guinea pigs are assumed to be polygynous in the wild, domestication could have influenced their mating pattern as both monogamous and polygynous systems appear depending on how they are housed. Domesticated Guinea pigs might be more flexible in their mating behaviours than previously expected and, when they are considered to exhibit a monogamous pattern, males are often very protective toward their mate (Banks, 1989; Terril & Clemons, 1998). This flexibility could be linked to genetical modifications that appeared through the process of domestication or could represent an example among others of mating pattern attributed too quickly and not tested according to the environmental context. Indeed, recent studies highlighted a great flexibility of mating pattern in several species of rodents. For instance, the giant kangaroo rat, *Dipodomys ingens* (Randall et al., 2002), the mound-building mouse, *Mus spicilegus* (Poteaux et al., 2008), the African striped mouse, *Rhabdomys pumilio* (Schradin et al., 2012) and many others, are known to rapidly adapt their reproductive pattern to the sex-ratio of their environment.

Even in several rodent species presenting biparental care patterns, strong individual differences in paternal investment have been observed among males (Féron & Gouat, 2007). As in some rodents, paternal care has been shown to contribute efficiently to female reproductive success by allowing females to save energy, it has been suggested that paternal investment could represent an important trait for females' sexual selection (Féron & Gouat, 2007; Ung et al., 2014).

To optimise their reproductive potential, individuals would have to make a trade-off between the frequency of reproduction, the number of pups and the energy required for their survival (Millesi et al., 1999; Koivula et al., 2003; Risch et al., 2007; Franceschini-Zink & Millesi, 2008). When energetic demands overpass the biological competences of females, reproduction may fail and individuals risk death as shown in several rodent species (*e.g.*, marmots: Hackländer & Arnold, 1999; European ground squirrels: Millesi et al., 1999; bank voles: Koivula et al., 2003). In addition, because of the limits of their metabolic capacities, females cannot compensate the reproduction costs by eating more (Rogowitz & Mc Clure, 1995; Rogowitz, 1996; Johnson et al., 2001). Therefore, females have to control their

reproductive effort. A way to prevent too much lost energy may be to mate with male prone to exhibit paternal care. It is possible that the flexibility of paternal investment among rodents might constitute a continuum that could be directly related to the cost of its absence.

Male Guinea pigs potential flexibility regarding their mating pattern could also have involved their ability and/or motivation to take part of parental care. Not only were they highly prosocial toward their youngsters, but they were as much prosocial as mothers were. These finding suggest that, in an artificial situation, when their progeny could want food and when they are the only individual able to provide this food (at least for the next twelve minutes), they are motivated to do so, at least at no cost for them.

The reproductive mate received as much prosocial responses as youngsters, presumably because feeding the mother would ultimately benefit the progeny. Other species, like common marmosets and owl monkeys, have been reported to be as much prosocial toward a mate as toward a kin in Prosocial Choice Tests (Burkart et al., 2007; Freeman et al., 2013).

Multiparous females did not become either more prosocial or more selfish toward other multiparous females across testing periods. Their choices were ruled by a direct reciprocity phenomenon (see *Reciprocity* below) that could have its importance within cooperative breeding females. Indeed, being an already familiar and tolerant group, multiparous females could have a greater interest in judging the previous behaviour of other multiparous females. Dolivo and Taborsky (2015) highlighted the impact of the quality of help received previously on female Norway rats' reciprocity and prosociality.

Males, in contrast became more selfish toward other males, during mating and, even more, after parturition. These results are consistent with the fact that males were not housed as a group and were driven by their competitive behaviours (especially for reproductive mates). They were aggressive, not tolerant, presented a linear hierarchy, and emitted threatening vocalisations toward each other (see *Communication* below). We interpreted these results as already existing competitive behaviours among males that drastically increased as the constraints and stakes of mating and parenting got more important and more concrete.

Reciprocity

Being a phenomenon known to take some time to settle (Dufour et al., 2009; Gomes & Boesch, 2009; Gomes et al., 2009; Gilby et al., 2010), individuals' direct reciprocity was measured from the ten last sessions of each dyad. Guinea pigs appeared to choose according to a direct reciprocity phenomenon: the more prosocial a subject was in a session, the more prosocial the recipient became (when becoming subject) in the next session (involving the reverse dyad). This direct reciprocity pattern occurred within each group (males, multiparous and nulliparous females), and remained significant in each testing period.

Since no reciprocity appeared during the ten first sessions of each reciprocal dyad of the experiment, it is unlikely that these results could be due to an imitation strategy (choosing the same token just because it rewarded the subject right before) or to a stimulus enhancement effect.

In direct reciprocity, individuals have to remember both the identity and the past behaviours of their potential cooperators; it requires individual recognition and social memory (Stevens et al., 2005; Milinski & Wedekind, 1998). This direct reciprocity phenomenon is known to elicit and enhance prosociality and cooperation, even more than generalised reciprocity could do (Rutte & Taborsky, 2007). Connor & Norris (1982) also highlighted that symmetrical and reciprocal relationships promoted prosociality.

Reciprocity could explain the increasing prosociality of nulliparous females through the experiment without behaving differently according to the status of the recipient. Indeed, they were reciprocal in all testing periods but were not directly impacted by mating or nursing of other groups and were probably not aware of the constraints it could cause to parents (they were housed without a visual access to other groups). Indeed, Cronin et al. (2010) showed that reciprocity facilitated prosociality, as it increased food transfers in cottontop tamarins. Burkart et al. (2009), as well, identified reciprocity as a proximate mechanism that may elicit prosocial behaviour. However, a general arousal of prosociality might also be induced by odours or pheromones emitted by multiparous females or the youngsters.

Interestingly, we reported that, after parturition, reciprocity was higher within multiparous females than in any other group. Thus, even if they appeared to be neutral toward each other during all testing periods, their strategy could rely on reciprocity more than other groups. It makes sense that the reciprocity became stronger when they were nursing because, since Guinea pigs females breed cooperatively, the previous behaviour of a cage mate and its

quality as a helper, could be useful information for our multiparous females (see *Sex & Parental Care* above).

As it was previously highlighted, males were competitors and selfish toward each other. The direct reciprocity phenomenon observed could thus be considered as reciprocal selfishness. We could also consider that in Hauser et al.'s (2003) study cottontop tamarins exhibited a reciprocal pattern as the subjects never rewarded a defector (in a prosociality task) whereas they often rewarded a prosocial partner. Cronin et al. (2010) also found reciprocal selfishness in tamarins, as subjects exhibit a significant reduction in the number of rewarding pulls (avoiding to provide reward for their partner) when their partner previously denied them rewards. Tamarins' behaviour did not appear to reflect frustration or disengagement from the task, as the latency to approach the apparatus did not differ. In addition, as tamarins did not inhibit their prosocial responses after receiving prosociality from their partner and did not inhibit their prosociality in the non-social control condition either, this pattern of behaviours has been interpreted as negative reciprocity (the matching of benefits withheld; Axelrod & Hamilton, 1981) or punishment (Clutton-Brock & Parker, 1995). Societies relying on repeated interactions between members have been considered to be more likely to involve punishments (Clutton-Brock & Parker, 1995; Hammerstein, 2003), which is consistent with the species involved in our experiments.

While reproductive mates were not reciprocal during mating, they became so after parturition. These results could be explained by the fact that multiparous females were almost neutral toward males during mating, but became highly prosocial toward males especially after parturition. Yet, males became prosocial toward multiparous females as soon as the mating period began. Therefore, during the mating phase, males were slightly more prosocial toward their mate than multiparous female were. This difference of prosociality between reproductive mates has also been found in marmosets, tamarins and owl monkeys (Neiworth et al., 2009; Freeman et al., 2013). Cronin et al. (2010), as well, highlighted that prosocial responses of pairs of cottontop tamarins appeared to be independent of reciprocity. The fact that males were more prosocial toward multiparous females than the other way exclusively during the mating phase could be interpreted as a willingness to elicit a sexual receptivity of these females. This difference of prosociality would be comparable to offering a nuptial gift. Indeed, Roberts (1998) argued that altruism from males toward potential mates could be considered as a form of nuptial gift, a strategy more often studied in birds and insects (Noë & Hammerstein, 1994; Roberts, 1998). Altruism and generosity are widely treated by females as

attractive traits for a reproductive mate (Roberts, 1998; Stavrova & Ehlebracht, 2015). In humans, several studies highlighted that altruism in men would be even more attractive than good looks and the sense of humour and would be the main factor that predict mating success (Farrelly et al., 2016; Arnocky et al., 2016; Stavrova & Ehlebracht, 2015; Farrelly, 2013). Moreover, still with the ultimate consequence of spreading its genes, males would also have interest in the female making reserves before gestation and lactation. Becoming reciprocal after parturition, on the other hand, would allow reproductive mates to strengthen their bond, as the stakes (care for the young) get higher while the interest of the males for rewarding the mother could eventually decrease, since this species is supposed to be polygynous in the wild (after parturition, the male could then become more interested in looking for a new mate than in feeding the mother). Direct reciprocity would then overcome the benefit from interested generosity (nuptial gift).

Behaviours which occurred earlier could also have their importance. Indeed, our results showed that the more individuals within a dyad attacked each other during the dominance test (conducted before the prosociality test), the less this dyad was likely to act reciprocally; suggesting subjects took less account of the recipient previous choice than of its enmity towards them. Similarly, high tolerant dyads tend to become more reciprocal in the prosociality test. Several studies highlighted the fact that the level of social tolerance within a dyad increased reciprocity, especially in highly cooperative species like capuchins monkeys (de Waal, 1997; Brosnan & de Waal, 2002), bats (Carter & Wilkinson, 2013), and Norway rats (Rutte & Taborsky, 2008).

Communication

To determine the proximate mechanisms that lead to prosociality modulations, it is necessary to study the behaviours of the subject and the recipient individual both before and after the rewarding occurred.

Unexpectedly, the time spent by the recipient near its dish (in the “Recipient area”) did not influence the subject’s choice.

However, as expected, vocalisations of the recipient influenced the choice of the subject. When the recipient emitted more whistles (a vocalisation often associated to food as it could be used to inform conspecifics about the presence of a food source as well as a begging

call to ask for food) before the subject's choice, this latter chose more often the prosocial dish. On the contrary, when the recipient emitted more teeth chattering (a vocalisation associated with aggressive behaviours) before the subject's choice, this latter chose more often the selfish dish. This effect has also been reported in chimpanzees (Horner et al., 2011) in which subjects were more prosocial after the recipient emitted attention-getting behaviour (defined as recipient's behaviours that attracted the attention of the subject without being directed specifically toward him) but were much more selfish after the recipient emitted directed requests and pressures (more threatening behaviours, directed specifically toward the subject). Even in humans, communication seems to be important to elicit prosociality. Indeed, young children (2 years old) have been reported to fail to act prosocially toward a silent partner; they behaved prosocially only if the partner showed his interest in vocalising (Brownell et al., 2009).

Nevertheless, the way the subject processes the recipient's communication and the proximate mechanisms underlying its choice remains unclear. Indeed, the subject increased prosociality following recipient's communication could be due to the subject empathy toward the recipient (taking into account the recipient's need and interest in the reward, including a simple emotional contagion). This hypothesis is likely as we reported that when teeth chattering was emitted by the recipient, the subject responded by teeth chattering as well.

However, the influence of the recipient's vocalisations could also reflect the subject willingness to cease the noise created by the recipient. In that case, the communication emitted by the recipient could be considered as harassment. Indeed, it has been reported that harassment or begging from the recipient elicited prosocial responses (House et al., 2014; Gilby, 2006). Stevens & Stephens (2002) model of tolerated scrounging predicts that if the recipient's harassment is costly enough to the subject, it may release a part of his food to make the recipient stop its harassment.

Regarding the great amount of variables we studied, we verified if effects of recipient's communication were not due to other features (like sex and status of both the subject and the recipient). While a greater rate of teeth chattering was emitted by males, their negative influence on subject prosociality still occurred when we analysed the data including only males as recipients, as well as in data excluding male recipients. It also appeared that males were the most impacted by other males teeth chattering. These results are consistent with the fact that male Guinea pigs are competitors in this situation. Males overall social

context with other males is tinged with competitive behaviours, threatening vocalisations, attacks, dominance, negative reciprocity, and selfishness.

Regarding the emission of whistles, the mother-young relationship seemed to partly shape the communication. While more whistles were made by the young, the positive influence of whistles on tested prosociality still occurred when we analysed the data including only the young as recipients, as well as in those excluding them. Moreover, the whistles emitted by the young influenced more multiparous females than any other group. Besides, young emitted more whistles when the subject was their mother, suggesting, if not intentionality, at least an arousal effect of the presence of an individual which usually feed them. While it is not rare to see a mother sharing her food with her young, some researchers highlighted that these food transfers were mostly initiated by the young, not by the mother (Nishida & Turner, 1996). In chimpanzees, mothers offer their young the unpalatable parts of their own food and are even reluctant to pass them nutritious food (Ueno & Matsuzawa, 2004). The fact that multiparous females were more likely to be influenced by their young whistles than any other subject more likely reflected an expertise from these mothers (nursing at this time of the experiment and having previously been nursing) than a natural predisposition of females, since nulliparous female did not behave differently toward a young than toward any other recipient and since nulliparous choices were not impacted by the rate of whistles of the young.

Conclusion

Our study highlighted Guinea pigs abilities to be prosocial and reciprocal, as well as their capacity to modulate their prosocial tendencies regarding partner-specific information and according to their own constraints and stakes. Our results showed that, when the stakes are low (*e.g.*, before mating for males and multiparous females, all periods for nulliparous females) our subjects chose to reward or not the recipient according to a direct reciprocity pattern that could enhance their prosociality over time. We also highlighted that Guinea pigs were particularly prosocial toward their reproductive mates and youngsters, and selfish toward male competitors, as soon as the mating phase began. We also upheld that tolerance facilitates prosociality while dominance asymmetry and aggressiveness inhibit it, and that,

regardless of each involved individual status and relationship, recipient could increase the subject prosocial tendency using communication and reciprocity. Our findings confirmed that prosociality could appear in other taxa than primate and in other species than rats, and suggest that parental care could be more flexible than previously thought, especially in rodent species.

Acknowledgments

We would particularly like to thank the students who participated in this experiment for their involvement and their enthusiasm: Solenn Penfrat, Séverine Caré, Solène Sagne, Camille Bloch, Chéïma Barhoumi, Willem Bonnaffe, and Anne-Sophie Ferret. As well, we would like to thank all the trainers for their time and care provided on weekends.

References

- Akyazi, I., & Eraslan, E. (2014). Transmission of stress between cagemates: a study in rats. *Physiology & behavior*, 123, 114-118.
- Arnocky, S., Piché, T., Albert, G., Ouellette, D., & Barclay, P. (2016). Altruism predicts mating success in humans. *British Journal of Psychology*.
- Atsak, P., Orre, M., Bakker, P., Cerliani, L., Roozendaal, B., Gazzola, V., Moita, M., & Keysers, C. (2011). Experience modulates vicarious freezing in rats: a model for empathy. *PloS one*, 6(7), e21855.
- Axelrod, R., Hamilton, W. D. (1981). The Evolution of Cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.
- Ballard, B., & Cheek, R. (2003). *Exotic animal medicine for the veterinary technician*. Ames Iowa: Blackwell Publishing Professional.

- Bang, A., Deshpande, S., Sumana, A., & Gadagkar, R. (2010). Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: a comparison of three indices. *Animal Behaviour*, 79(3), 631-636.
- Banks, R. (1989). *The Guinea Pig: biology, care, identification, nomenclature, breeding and genetics*. USAMRIID Seminar Series.
- Barnes, J. L., Hill, T., Langer, M., Martinez, M., & Santos, L. R. (2008). Helping behaviour and regard for others in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Biology Letters*, 4(6), 638-640.
- Bekoff, M., & Pierce, J. (2009). *Wild justice: The moral lives of animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ben-Ami Bartal, I., Decety, J., & Mason, P. (2011). Empathy and pro-social behavior in rats. *Science*, 334(6061), 1427-1430.
- Ben-Ami Bartal, I., Rodgers, D. A., Sarria, M. S. B., Decety, J., & Mason, P. (2014). Pro-social behavior in rats is modulated by social experience. *Elife*, 3, e01385.
- Benenson, J. F., Markovits, H., & Wrangham, R. (2014). Rank influences human sex differences in dyadic cooperation. *Current Biology*, 24(5), R190-R191.
- Bischof-Köhler, D. (1991). The development of empathy in infants. In: Lamb, M. E., & Keller, H. (Eds.), *Infant development: perspectives from German speaking countries*. Erlbaum, Hillsdale, pp 245-273.
- Boesch, C. (1994). Cooperative hunting in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, 48(3), 653-667.
- Boesch, C. (2002). Cooperative hunting roles among Tai chimpanzees. *Human Nature*, 13(1), 27-46.
- Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. (2002). A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature*, 13(1), 129-152.
- Brosnan, S. F., Talbot, C., Ahlgren, M., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2010). Mechanisms underlying responses to inequitable outcomes in chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 79(6), 1229-1237.

- Brownell, C. A., Svetlova, M., & Nichols, S. (2009). To share or not to share: When do toddlers respond to another's needs? *Infancy*, 14(1), 117-130.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19762-19766.
- Burkart, J. M., Hrdy, S. B., & Van Schaik, C. P. (2009). Cooperative breeding and human cognitive evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 18(5), 175-186.
- Campbell, M. W., & De Waal, F. B. (2011). Ingroup-outgroup bias in contagious yawning by chimpanzees supports link to empathy. *PloS one*, 6(4), e18283.
- Carter, G. G., & Wilkinson, G. S. (2013). Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1753), 20122573.
- Chang, S. W., Winecoff, A. A., & Platt, M. L. (2011). Vicarious reinforcement in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Frontiers in neuroscience*, 5, 27.
- Chen, Q., Panksepp, J. B., & Lahvis, G. P. (2009). Empathy is moderated by genetic background in mice. *PloS one*, 4(2), e4387.
- Church, R. M. (1959). Emotional reactions of rats to the pain of others. *Journal of comparative and physiological psychology*, 52(2), 132.
- Clutton-Brock, T. H., & Parker, G. A. (1995). Punishment in animal societies. *Nature*, 373(6511), 209-216.
- Colman, A. D., Liebold, K. E., & Boren, J. J. (1969). A method for studying altruism in monkeys. *The Psychological Record*, 19, 401-405.
- Connor, R. C., & Norris, K. S. (1982). Are dolphins reciprocal altruists? *American Naturalist*, 119(3), 358-374.
- Cronin, K. A. (2012). Prosocial behaviour in animals: the influence of social relationships, communication and rewards. *Animal Behaviour*, 84(5), 1085-1093.

- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., & Snowdon, C. T. (2010). Prosocial behaviour emerges independent of reciprocity in cottontop tamarins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1701), 3845-3851.
- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., Rothwell, E. S., Silk, J. B., & Snowdon, C. T. (2009). Cooperatively breeding cottontop tamarins (*Saguinus oedipus*) do not donate rewards to their long-term mates. *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 231.
- David, H. A. (1987). Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, 74(2), 432-436.
- David, H. A. (1988). *The Method of Paired Comparisons*. London: Charles Griffin.
- de Waal, F. B. (1989). Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 18(5), 433-459.
- de Waal, F. B. M. (1997). Food transfers through mesh in brown capuchins. *Journal of Comparative Psychology*, 111(4), 370-378.
- de Waal, F. B. M. (2008). Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy. *The Annual Review of Psychology*, 59, 279-300.
- de Waal, F. B. M. (2010). *The age of empathy: Nature's lessons for a kinder society*. Broadway Books.
- de Waal, F. B. M., & Suchak, M. (2010). Prosocial primates: selfish and unselfish motivations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2711-2722.
- de Waal, F. B., Leimgruber, K., & Greenberg, A. R. (2008). Giving is self-rewarding for monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36), 13685-13689.
- Decety, J., & Cowell, J. M. (2014). The complex relation between morality and empathy. *Trends in cognitive sciences*, 18(7), 337-339.
- Decety, J., & Svetlova, M. (2012). Putting together phylogenetic and ontogenetic perspectives on empathy. *Developmental cognitive neuroscience*, 2(1), 1-24.
- DeNault, L. K., & McFarlane, D. A. (1995). Reciprocal altruism between male vampire bats, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 49(3), 855-856.

- Dolivo, V., & Taborsky, M. (2015). Norway rats reciprocate help according to the quality of help they received. *Biology letters*, 11(2), 20140959.
- Dufour, V., Pelé, M., Neumann, M., Thierry, B., & Call, J. (2009). Calculated reciprocity after all: computation behind token transfers in orang-utans. *Biology letters*, 5, 172-175.
- Farrelly, D. (2013). Altruism as an indicator of good parenting quality in long-term relationships: Further investigations using the mate preferences towards altruistic traits scale. *The Journal of social psychology*, 153(4), 395-398.
- Farrelly, D., Clemson, P., & Guthrie, M. (2016). Are Women's Mate Preferences for Altruism Also Influenced by Physical Attractiveness? *Evolutionary Psychology*, 1, 6.
- Fehr, E., & Fischbacher, U. (2003). The nature of human altruism. *Nature*, 425(6960), 785-791.
- Fehr, E., Bernhard, H., & Rockenbach, B. (2008). Egalitarianism in young children. *Nature*, 454(7208), 1079-1083.
- Féron, C., & Gouat, P. (2007). Paternal care in the mound-building mouse reduces inter-litter intervals. *Reproduction, Fertility and Development*, 19(3), 425-429.
- Franceschini-Zink, C., & Millesi, E. (2008). Reproductive performance in female common hamsters. *Zoology*, 111(1), 76-83.
- Freeman, H. D., Sullivan, J., Hopper, L. M., Talbot, C. F., Holmes, A. N., Schultz-Darken, N., Williams, L. E., & Brosnan, S. F. (2013). Different responses to reward comparisons by three primate species. *PloS one*, 8(10), e76297.
- Gammell, M. P., Vries, H. D., Jennings, D. J., Carlin, C. M., & Hayden, T. J. (2003). David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal behaviour*, 66(3), 601-605.
- Gazda, S. K., Connor, R. C., Edgar, R. K., & Cox, F. (2005). A division of labour with role specialization in group-hunting bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Cedar Key, Florida. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1559), 135-140.

- Gilby, I. C. (2006). Meat sharing among the Gombe chimpanzees: harassment and reciprocal exchange. *Animal Behaviour*, 71(4), 953-963.
- Gilby, I. C., Thompson, M. E., Ruane, J. D., & Wrangham, R. (2010). No evidence of short-term exchange of meat for sex among chimpanzees. *Journal of human evolution*, 59(1), 44-53.
- Glavin, G. B., Paré, W. P., Sandbak, T., Bakke, H. K., & Murison, R. (1994). Restraint stress in biomedical research: an update. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 18(2), 223-249.
- Gomes, C. M., & Boesch, C. (2009). Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. *PLoS One*, 4(4), e5116.
- Gomes, C. M., Mundry, R., & Boesch, C. (2009). Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1657), 699-706.
- Hackländer, K., & Arnold, W. (1999). Male-caused failure of female reproduction and its adaptive value in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Behavioral Ecology*, 10(5), 592-597.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 17-52.
- Hammerstein, P. (2003). Why is reciprocity so rare in social animals? A protestant appeal. In: Hammerstein, P. (Ed.), *The genetic and cultural evolution of cooperation*, (pp. 83–93). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hauser, M. D., Chen, M. K., Chen, F., & Chuang, E. (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1531), 2363-2370.
- Hernandez-Lallement, J., van Wingerden, M., Marx, C., & Kalenscher, T. (2015). Rats prefer mutual rewards in a prosocial choice task. *Frontiers in Neuroscience*, 8, 1-9.

- Horner, V., Carter, J. D., Suchak, M., & de Waal, F. B. (2011). Spontaneous prosocial choice by chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(33), 13847-13851.
- House, B. R., Silk, J. B., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2014). Task design influences prosociality in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PloS one*, 9(9), e103422.
- Hrdy, S. B. (2009). Mothers and others. *The Evolutionary Origins of Mutual Understanding*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Jaeggi, A. V., Burkart, J. M., & Van Schaik, C. P. (2010). On the psychology of cooperation in humans and other primates: combining the natural history and experimental evidence of prosociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2723-2735.
- Jensen, K., Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2006). What's in it for me? Self-regard precludes altruism and spite in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1589), 1013-1021.
- Jeon, D., Kim, S., Chetana, M., Jo, D., Ruley, H. E., Lin, S. Y., Rabah, D., Kinet, J. P., & Shin, H. S. (2010). Observational fear learning involves affective pain system and Cav1.2 Ca²⁺ channels in ACC. *Nature neuroscience*, 13(4), 482-488.
- Johnson, M. S., Thomson, S. C., & Speakman, J. R. (2001). Limits to sustained energy intake. III. Effects of concurrent pregnancy and lactation in *Mus musculus*. *Journal of Experimental Biology*, 204, 1947-1956
- Jones, B., & Rachlin, H. (2006). Social discounting. *Psychological science*, 17(4), 283-286.
- Knapska, E., Mikosz, M., Werka, T., & Maren, S. (2010). Social modulation of learning in rats. *Learning & memory*, 17(1), 35-42.
- Koenig, A. (1995). Group size, composition, and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 35(4), 311-317.
- Koivula, M., Koskela, E., Mappes, T., & Oksanen, T. A. (2003). Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in the bank vole. *Ecology*, 84(2), 398-405.

- Lakshminarayanan, V. R., & Santos, L. R. (2008). Capuchin monkeys are sensitive to others' welfare. *Current Biology*, 18(21), R999-R1000.
- Lalot, M., Liévin-Bazin, A., Bourgeois, A., Saint Jalme, M., & Bovet, D. (submitted). Revenge is a dish best served cold! Prosocial and selfish strategies in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in a non-reproductive context.
- Langford, D. J., Crager, S. E., Shehzad, Z., Smith, S. B., Sotocinal, S. G., Levenstadt, J. S., Chanda, M. L., Levitin, D. J., & Mogil, J. S. (2006). Social modulation of pain as evidence for empathy in mice. *Science*, 312(5782), 1967-1970.
- Márquez, C., Rennie, S. M., Costa, D. F., & Moita, M. A. (2015). Prosocial choice in rats depends on food-seeking behavior displayed by recipients. *Current Biology*, 25(13), 1736-1745.
- Massen, J. J., Luyten, I. J., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2011). Benefiting friends or dominants: prosocial choices mainly depend on rank position in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates*, 52(3), 237-247.
- Massen, J. J., Van Den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2010). Generous leaders and selfish underdogs: pro-sociality in despotic macaques. *PLoS One*, 5(3), e9734.
- Masserman, J. H., Wechkin, S., & Terris, W. (1964). "Altruistic" behavior in rhesus monkeys. *The American Journal of Psychiatry*, 121, 584-585.
- Melis, A. P., Warneken, F., Jensen, K., Schneider, A. C., Call, J., & Tomasello, M. (2011). Chimpanzees help conspecifics obtain food and non-food items. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278, 1405-1413.
- Milinski, M., & Wedekind, C. (1998). Working memory constrains human cooperation in the Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(23), 13755-13758.
- Millesi, E., Huber, S., Everts, L. G., & Dittami, J. P. (1999). Reproductive decisions in female European ground squirrels: factors affecting reproductive output and maternal investment. *Ethology*, 105(2), 163-175.

- Mogil, J. S. (2012). The surprising empathic abilities of rodents. *Trends in cognitive sciences*, 16(3), 143-144.
- Mohr, C., Rowe, A. C., & Blanke, O. (2010). The influence of sex and empathy on putting oneself in the shoes of others. *British Journal of Psychology*, 101(2), 277-291.
- Moore, J. (1984). The evolution of reciprocal sharing. *Ethology and Sociobiology*, 5(1), 5-14.
- Neiwirth, J. J., Johnson, E. T., Whillock, K., Greenberg, J., & Brown, V. (2009). Is a sense of inequity an ancestral primate trait? Testing social inequity in cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, 123(1), 10.
- Nishida, T., & Turner, L. A. (1996). Food transfer between mother and infant chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *International journal of primatology*, 17(6), 947-968.
- 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), 1-11.
- Nowbahari, E., Scohier, A., Durand, J. L., & Hollis, K. L. (2009). Ants, *Cataglyphis cursor*, use precisely directed rescue behavior to free entrapped relatives. *PLoS One*, 4(8), e6573.
- Palagi, E., Leone, A., Mancini, G., & Ferrari, P. F. (2009). Contagious yawning in gelada baboons as a possible expression of empathy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(46), 19262-19267.
- Panksepp, J. B., & Lahvis, G. P. (2011). Rodent empathy and affective neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35(9), 1864-1875.
- Panksepp, J., & Panksepp, J. B. (2013). Toward a cross-species understanding of empathy. *Trends in neurosciences*, 36(8), 489-496.
- Paré, W. P., & Glavin, G. B. (1986). Restraint stress in biomedical research: a review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 10(3), 339-370.

- Pelé, M., Dufour, V., Thierry, B., & Call, J. (2009). Token transfers among great apes (*Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*, *Pan paniscus*, and *Pan troglodytes*): species differences, gestural requests, and reciprocal exchange. *Journal of Comparative Psychology*, 123(4), 375-384.
- Poteaux, C., Busquet, N., Gouat, P., Katona, K., & Baudoin, C. (2008). Socio-genetic structure of mound-building mice, *Mus spicilegus*, in autumn and early spring. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(4), 689-699.
- Preston, S. D. (2013). The origins of altruism in offspring care. *Psychological bulletin*, 139(6), 1305-1341.
- Preston, S. D., & De Waal, F. B. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and brain sciences*, 25(1), 1-20.
- Preuschoft, S., & van Schaik, C. P. (2000). Dominance and communication: conflict management in various social settings. In: Aureli, F., & F. B. M. de Waal, F. B. M. (Eds.), *Natural Conflict Resolution*. (pp. 77-105). Berkeley: University of California Press.
- Rachlin, H., & Jones, B. A. (2008a). Social discounting and delay discounting. *Journal of Behavioral Decision Making*, 21(1), 29-43.
- Rachlin, H., & Jones, B. A. (2008b). Altruism among relatives and non-relatives. *Behavioural Processes*, 79(2), 120-123.
- Randall, J. A., Hekkala, E. R., Cooper, L. D., & Barfield, J. (2002). Familiarity and flexible mating strategies of a solitary rodent, *Dipodomys ingens*. *Animal Behaviour*, 64(1), 11-21.
- Rice, G. E., & Gainer, P. (1962). "Altruism" in the albino rat. *Journal of comparative and physiological psychology*, 55(1), 123-125.
- Risch, T. S., Michener, G. R., & Dobson, F. S. (2007). Variation in litter size: a test of hypotheses in Richardson's ground squirrels. *Ecology*, 88(2), 306-314.
- Roberts, G. (1998). Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1394), 427-431.

- Rogowitz, G. L. (1996). Trade-offs in energy allocation during lactation. *American Zoologist*, 36(2), 197-204.
- Rogowitz, G. L., & McClure, P. A. (1995). Energy export and offspring growth during lactation in cotton rats (*Sigmodon hispidus*). *Functional Ecology*, 143-150.
- Romero, T., Castellanos, M. A., & de Waal, F. B. (2010). Consolation as possible expression of sympathetic concern among chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(27), 12110-12115.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2007). Generalized reciprocity in rats. *PLoS Biology*, 5(7), e196.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2008). The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 499-505.
- Sachser, N. (1998). Of domestic and wild guinea pigs: studies in sociophysiology, domestication, and social evolution. *Naturwissenschaften*, 85(7), 307-317.
- Sato, N., Tan, L., Tate, K., & Okada, M. (2015). Rats demonstrate helping behavior toward a soaked conspecific. *Animal cognition*, 18(5), 1039-1047.
- Schaub, H. (1996). Testing kin altruism in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in a food-sharing experiment. *International journal of primatology*, 17(3), 445-467.
- Schneeberger, K., Dietz, M., & Taborsky, M. (2012). Reciprocal cooperation between unrelated rats depends on cost to donor and benefit to recipient. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 41.
- Schneeberger, K., Dietz, M., & Taborsky, M. (2012). Reciprocal cooperation between unrelated rats depends on cost to donor and benefit to recipient. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 41.
- Schradin, C., Lindholm, A. K., Johannesen, J. E. S., Schoepf, I., YUEN, C. H., Koenig, B., & Pillay, N. (2012). Social flexibility and social evolution in mammals: a case study of the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Molecular Ecology*, 21(3), 541-553.

- Schulte-Rüther, M., Markowitsch, H. J., Shah, N. J., Fink, G. R., & Piefke, M. (2008). Gender differences in brain networks supporting empathy. *Neuroimage*, 42(1), 393-403.
- Schwab, C., Swoboda, R., Kotrschal, K., & Bugnyar, T. (2012). Recipients affect prosocial and altruistic choices in jackdaws, *Corvus monedula*. *PLoS One*, 7(4), e34922.
- Silk, J. B., & House, B. R. (2011). Evolutionary foundations of human prosocial sentiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(Supplement 2), 10910-10917.
- Silk, J. B., Brosnan, S. F., Vonk, J., Henrich, J., Povinelli, D. J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Mascaró, J., & Schapiro, S. J. (2005). Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members. *Nature*, 437(7063), 1357-1359.
- Silva, K., Bessa, J., & de Sousa, L. (2012). Auditory contagious yawning in domestic dogs (*Canis familiaris*): first evidence for social modulation. *Animal cognition*, 15(4), 721-724.
- Smith, P., Berdoy, M., & Smith, R. H. (1994). Body weight and social dominance in anticoagulant-resistant rats. *Crop Protection*, 13(4), 311-315.
- Smith, P., Berdoy, M., & Smith, R. H. (1994). Body weight and social dominance in anticoagulant-resistant rats. *Crop Protection*, 13(4), 311-315.
- Stavrova, O., & Ehlebracht, D. (2015). A Longitudinal Analysis of Romantic Relationship Formation, The Effect of Prosocial Behavior. *Social Psychological and Personality Science*, 6(5), 521-527.
- Stevens, J. R. (2010). Donor payoffs and other-regarding preferences in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Animal cognition*, 13(4), 663-670.
- Stevens, J. R., & Stephens, D. W. (2002). Food sharing: a model of manipulation by harassment. *Behavioral Ecology*, 13(3), 393-400.
- Stevens, J. R., Cushman, F. A., & Hauser, M. D. (2005). Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 499-518.

- Suchak, M., Eppley, T. M., Campbell, M. W., & de Waal, F. B. (2014). Ape duos and trios: spontaneous cooperation with free partner choice in chimpanzees. *PeerJ*, 2, e417.
- Takimoto, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2010). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) are sensitive to others' reward: an experimental analysis of food-choice for conspecifics. *Animal cognition*, 13(2), 249-261.
- Terril, L. A., & Clemons, D. J. (1998). *The Laboratory Guinea Pig*. Boca Raton, Florida: CRC Press LLC.
- Tsoory, M. M., Youdim, M. B., & Schuster, R. (2012). Social-cooperation differs from individual behavior in hypothalamic and striatal monoamine function: evidence from a laboratory rat model. *Behavioural brain research*, 232(1), 252-263.
- Ueno, A., & Matsuzawa, T. (2004). Food transfer between chimpanzee mothers and their infants. *Primates*, 45(4), 231-239.
- Ung, D., Féron, C., Gouat, M., Demouron, S., & Gouat, P. (2014). Maternal energetic investment in a monogamous mouse. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 79(3), 221-224.
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, 40(1), 105-130.
- van Schaik, C. P., & Burkart, J. M. (2010). Mind the gap: cooperative breeding and the evolution of our unique features. In: Kappeler, P. M., & Silk, J. B. (Eds.), *Mind the Gap*. (pp. 477-496). Springer Berlin Heidelberg.
- Vanderlip, S. L. (2003). *The Guinea Pig Handbook*. China: Barron's Education Series, Inc.
- Viana, D. S., Gordo, I., Sucena, E., & Moita, M. A. (2010). Cognitive and motivational requirements for the emergence of cooperation in a rat social game. *PloS one*, 5(1), e8483.
- Vonk, J., Brosnan, S. F., Silk, J. B., Henrich, J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Povinelli, D. J. (2008). Chimpanzees do not take advantage of very

- low cost opportunities to deliver food to unrelated group members. *Animal Behaviour*, 75(5), 1757-1770.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2006). Altruistic helping in human infants and young chimpanzees. *Science*, 311(5765), 1301-1303.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2009). The roots of human altruism. *British Journal of Psychology*, 100(3), 455-471.
- Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. (2007). Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biology*, 5(7), 1414-1420.
- Washabaugh, K. F., Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2002). Variations in care for cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Animal Behaviour*, 63(6), 1163-1174.
- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308(5955), 181-184.
- Wilkinson, G. S. (1985). The social organization of the common vampire bat I and II. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(2), 111-134.
- Wills, G. D., Wesley, A. L., Moore, F. R., & Sisemore, D. A. (1983). Social interactions among rodent conspecifics: a review of experimental paradigms. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 7(3), 315-323.
- Wobber, V., Wrangham, R., & Hare, B. (2010). Bonobos exhibit delayed development of social behavior and cognition relative to chimpanzees. *Current Biology*, 20(3), 226-230.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2009a). How did altruism and reciprocity evolve in humans? Perspectives from experiments on chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Interaction Studies*, 10(2), 150-182.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2009b). Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) spontaneously take turns in a reciprocal cooperation task? *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 242-249.

- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2009). Chimpanzees help each other upon request. *PLoS One*, 4(10), e7416.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2012). Chimpanzees' flexible targeted helping based on an understanding of conspecifics' goals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(9), 3588-3592.
- Zahavi, A. (2004). The details of food-sharing interactions - their cost in social prestige. *Behavioral and Brain Sciences*, 27(04), 570-571.
- Zahavi, A. 1977. Reliability in communication systems and the evolution of altruism. In: Stonehouse, B., & Perrins, C. (Eds.), *Evolutionary Ecology*, (pp. 253-259). London: Macmillan Press.
- Zahn-Waxler, C., Radke-Yarrow, M., Wagner, E., & Chapman, M. (1992). Development of concern for others. *Developmental psychology*, 28(1), 126-136.

CHAPITRE II

**ARTICLE SUR L'ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES
CAPYBARAS (*HYDROCHOERUS HYDROCHAERIS*)**

Prosocial and selfish strategies in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in a non-reproductive context.

Mathilde Lalot^{1*}, Agatha Liévin-Bazin¹, Aude Bourgeois², Michel Saint Jalme², & Dalila Bovet¹

¹ Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Nanterre, Nanterre, France

² Ménagerie du Jardin des Plantes, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

* Corresponding author

E-mail: mathilde.lalot@gmail.com (ML)

<http://orcid.org/0000-0003-3375-4194>

Abstract

Prosocial behaviours (providing benefits to a recipient with or without cost for the donor) have been found to be highly influenced by sex and by hierarchy. Rodents, in particular, are good model for studying prosocial responses, as they were found to exhibit intentional prosocial behaviours to reward a conspecific, and are very sensitive to reciprocity. In our study, we conducted a Prosocial Choice Test (PCT) in which four capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) living in a social group could choose between three tokens: choosing the prosocial token rewarded simultaneously the subject and a recipient, while choosing the selfish token only rewarded the subject; finally, choosing the null token provided no reward to anyone. Dominance within each dyad was also studied, both before and during the PCT experiment. Our results showed a difference between sexes regarding prosocial tendencies: females were more prosocial than males. We also found a great influence of hierarchy. Indeed, subjects were prosocial toward their subordinate but were not toward their dominant. These results were interpreted as a desire of strengthening a hierarchical rank regarding the subordinate, of punishing aggressive conspecifics (usually the subject's direct dominant), and of weakening dominant individuals in order to modify the pre-existing hierarchy. In addition, our results highlighted a direct reciprocity phenomenon, a subject being more likely to be prosocial toward a prosocial recipient. Finally, we found that the more recipient individuals there were, the more prosocial the subject was. All these findings suggest that prosociality could be well developed in other taxa than primates and that, in long enough PCT experiments, subtle rules could influence each individual prosocial strategies.

Key-words: Prosociality – Sex – Dominance – Reciprocity – Capybaras – *Hydrochoerus hydrochaeris*

Introduction

Since prosocial behaviours, which are defined as behaviours providing benefits to a recipient with or without cost for the donor (Jensen et al., 2014) have been proved to exist outside humans (Preston & de Waal, 2002; Preston, 2004; Warneken & Tomasello, 2006; Burkart et al., 2007; de Waal, 2008), the number of studies researching prosocial abilities in non-human primates rapidly grew (de Waal et al., 2008; Lakshminarayanan & Santos, 2008; Cronin et al., 2009; Warneken & Tomasello, 2009; Stevens, 2010; Decety, 2011; Hatfield et al., 2011; Melis et al., 2011; Decety & Svetlova, 2012; Yamamoto et al., 2012; Clay & de Waal, 2013).

Most of literature studying prosocial abilities in primates involved Giving Assistance Tests (GAT) or Prosocial Choice Tests (PCT). In GAT procedures, a recipient individual needs the subject to give him a token or a tool, and the subject can choose either to do this action or not. In PCT procedures, subject could choose between several tokens associated with different outcomes, usually a prosocial one and a selfish one. Choosing the prosocial token induce to simultaneously reward the subject and the recipient individual (1/1 option), while choosing the selfish token only reward the subject (1/0 option).

Recently, more and more findings showed that prosociality occurred in more distant species from humans. Rodents, in particular, were found to be prosocial in experiments using paradigms comparable to those used with primates. Indeed, because of their developed sociality, rodents are considered as good candidates to study prosociality. Many studies highlighted their great skills in social behaviour and communication (Decety & Svetlova, 2012; Mogil, 2012; Panksepp & Panksepp, 2013; Preston, 2013), in emotional contagion (Paré & Glavin, 1986; Glavin et al., 1994; Langford et al., 2006; Chen et al., 2009; Jeon et al., 2010; Romero et al., 2010; Knapska et al., 2010; Mohr et al., 2010; Panksepp & Lahvis, 2011; Atsak et al., 2011; Akyazi & Eraslan, 2014), in cooperation (Rutte & Taborsky, 2007; Viana et al., 2010; Tsoory et al., 2012), and in helping behaviours (Church, 1959; Rice & Gainer, 1962; Ben-Ami Bartal et al., 2011, 2014; Sato et al., 2015).

Hernandez-Lallement et al. (2015) used a spatial PCT procedure (using a T-maze setup) and showed that rats preferred choosing the prosocial option (rather than the selfish one) in the social condition (*i.e.*, when the recipient was a conspecific) while they had no preference in the non-social condition (when a toy rat was in the recipient cage). They also

showed that rats became more and more prosocial over sessions, and highlighted individual differences in their preferences (prosocial or selfish in social versus non-social conditions). Hernandez-Lallement et al. (2015) showed that rats were more prosocial when the recipient was lighter. Considering that the heavier a rat is, the more dominant it is supposed to be (Smith et al., 1994), we could expect that rats would also be more prosocial toward subordinate recipients than toward dominant ones. Schneeberger et al. (2012) also showed that rats tend to help more the light conspecifics than the heavy ones.

Ben-Ami Bartal et al. (2011) reported that rats behave prosocially when they perceive a conspecific experiencing non-painful psychological restraint stress (Lavery & Foley, 1963; Silk, 2007), acting to end that distress through deliberate action: rats opened the door to free their cagemate but did not open the door when the tube was empty or when the cagemate was replaced by an object. They also freed cagemates even when social contact was prevented. In addition, when liberating a cagemate was pitted against chocolate contained within a second restrainer, rats opened both restrainers and shared the chocolate. This study showed that rats exhibited spontaneous prosocial behaviour to eliminate distress in a conspecific, suggesting an empathically motivated helping behaviour. Sceptics suggested that the rodents help because they crave companionship, not because their conspecifics were in distress. Sato et al. (2015) also used an aversive situation for the conspecific rat. They used an experimental box with two compartments divided by a transparent partition. On one side of the box, a rat was forced to swim in a pool of water and the only way for it to escape was if a second rat (the tested individual), on the other side of the box, pushed open a small round door separating the two sides, letting it climb onto dry side. Tested rats liberated soaked conspecifics from the water but did not open the door when the conspecific area was dry (and opened the door less quickly if the pool was empty or containing objects), confirming the idea that the rats were helping in response to a conspecific's distress, rather than because they wanted social contacts. Moreover, rats that had previously experienced a soaking were quicker to learn how to help a cagemate than those that had never been soaked, suggesting that empathy drove their behaviour. In another experiment from the same study, rats had the choice between opening the door to help a distressed cagemate and opening a different door to obtain a food reward. In most test trials, rats chose to help the cagemate before obtaining the food reward.

Several studies also suggested that rodents' prosocial responses could be modulated by the same factors that affect primates' prosociality, *i.e.*: subject and recipient individual's sex and dominance rank, as well as reciprocal pattern between them (Cronin, 2012; Rutte &

Taborsky, 2007, 2008; Ben-Ami Bartal et al., 2011, 2014; Sato et al., 2015; Dolivo & Taborsky, 2015). Therefore, we chose to study prosocial abilities in a highly sociable rodent species: capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). They are the largest rodent species in the world and present a developed and complex sociality (Burton & Burton, 2002).

Capybaras live in stable groups of around 10 adults of both sexes, and because they are polygynous and breed cooperatively the young (Courchamp et al., 1999; Herrera et al., 2011), they could constitute a good model to study the influence of subject's sex and recipient's sex on prosociality. Indeed, most of the previously mentioned studies on rodents' prosocial abilities only involved females and used species in which only the female invests in parental cares. Besides, numerous studies involving primates of both sexes reported a difference between males and females, suggesting that females would act more prosocially.

In human, the first signs of a difference between sexes appears early before the child's socialisation (de Waal, 2010), as baby-girls were shown to be more sensitive to emotional contagion and cry more than baby-boys when they hear another baby crying. In addition, many studies found out better performances in women than in men in emotion recognition tasks (Hall, 1978; Schwartz et al., 1980; Dimberg & Lundquist, 1990; Kring et al., 1994; Kring & Gordon, 1998; Brody & Hall, 2000; Hall et al., 2000; McClure, 2000) and in empathy tasks (Davis, 1994; Baron-Cohen & Wheelwright, 2004; Chakrabarti & Baron-Cohen, 2006; Singer et al., 2006). The sex of the recipient could also represent an important factor in the expression of prosociality. In Dufwenberg & Muren's (2002) study, as well as in Bolton & Katok's (1995), women received significantly larger allocations than men.

In non-human species, the same differences between sexes have been reported. For example, in vampire bats, a species known to share food (blood) with conspecifics which were unlucky during foraging (Wilkinson, 1984), females shared more often than males. Similarly, Massen et al. (2010) found that female macaques tend to be more prosocial than males.

According to many researchers (Eibl-Eibesfeldt, 1973; MacLean, 1985; Decety & Cowell, 2014), this difference between sexes would occur because empathy evolved in a context of parental care. The selection pressures to emotionally connect with others, especially the young, would have shaped the caregivers' prosocial and empathic abilities

(Bowlby, 1958; Acebo & Thoman, 1995), the indifferent ones being more likely to see their reproductive success decrease if the young needs to be fed, cleaned and warmed to survive. This paradigm induces that, in species presenting mostly maternal care, females would be more prosocial and more empathic than males to be more efficient in their awareness of their young emotional state and, finally, to be able to response to their young needs more rapidly.

Capybaras are polygynous and cooperative breeders: the young could be seen being suckled by other females than their mother, but unexpectedly, the involvement of males also seems to be necessary for the breeding to be successful. In capybaras, males, which are typically not considered important in other demographic models of rodents, were shown to protect young and play an important role in young's survival (Greene et al., 1998; Swenson, 2003). Indeed, it was shown that groups of less than four adult capybaras always failed to raise pups (Courchamp et al., 1999). Besides, because of the precocial state of the young and the system of cooperative parenting, the time and resources spent by each parent after birth are considered as minimal (Burton & Burton, 2002; Wolff & Sherman, 2008). In our experiment, we studied prosocial tendencies in two male and two female capybaras. Thus, we assumed that females would be more prosocial than males, and that females would receive more prosocial responses than males. Because our experiment was conducted in a non-reproductive context, these differences are not expected to be very large.

Prosociality is also highly influenced by hierarchy (see Cronin, 2012 for a review). Among capybaras, there is a strict dominance hierarchy enforced by chasing and, rarely, fights (Herrera & Macdonald, 1989, 1993; Maldonado-Chaparro & Blumstein, 2008). Asymmetrical relationships hierarchies are thought to be a factor decreasing the likelihood for prosociality to occur (Connor & Norris, 1982). Because of inconsistency of chimpanzees' performances in prosocial tasks (being not prosocial in: Silk et al., 2005; Jensen et al., 2006; Vonk et al., 2008; being prosocial in: Warneken et al., 2007; Horner et al., 2011), some suggested that despotic species could not fully express prosocial behaviours. It has also been argued that human egalitarianism coevolved with prosociality (Fehr et al., 2008). However, Massen et al. (2010) studied prosociality in a despotic macaque species, in which females need and provide mutual support for related conspecifics to maintain their dominance ranks (van Noordwijk & van Schaik, 1999), and found prosocial behaviours. Thus, they showed that prosociality could appear in despotic species but they also reported an unexpected result:

prosocial choices occurred from dominant individuals toward subordinate ones. In most species, dominance hierarchies dictate priority of access to resources such as food, and subordinate individuals may concede resources to more dominant individuals to avoid aggression (Preuschoft & van Schaik, 2000). Then, if resource transfer in artificial tasks reflected the patterns of resource allocation in the wild, one would predict that prosociality would be more likely to occur in favour of dominant recipients rather than subordinate ones.

Indeed, many studies showed that, in prosociality tasks, benefits are transferred “up” the hierarchy. For instance, Yamamoto et al. (2009) tested unrelated female chimpanzees with known dominance relationships in a Giving Assistance Tests (GAT). The subjects required a particular tool to access the reward, but each subject’s tool was located inside the partner’s cage. Chimpanzees transferred tools that were useful to the partner more often than tools that were not and subordinate individuals transferred the tool to dominant partners more often than the reverse. In another GAT procedure, in which a donor could release a reward for a recipient, chimpanzees made more prosocial choices on behalf of their dominants than toward their subordinates (Melis et al., 2011). Even in cooperation tasks in birds, benefits come to dominant individuals. Tebbich et al., (1996) studied keas’ (*Nestor notabilis*) abilities to cooperate in an instrumental task in which one bird had to push down a lever to open a box (containing food) and allow a conspecific to feed. The higher ranking individual always obtained the reward and each bird changed its role according to dominance status. Due to the non-linear hierarchy in the group, each bird had at least one submissive partner. Thus, each bird playing the two roles, cooperation was persistent in a group situation. In dyadic test situations, some keas aggressively manipulated their respective subordinate partners to open the apparatus. Their dominance status enabled them to force cooperation. All these studies showed that dominant individuals benefited from prosocial behaviours from subordinate ones involved in a GAT-like procedure.

Other studies reporting differences in prosocial tendencies according to hierarchical rank used PCT procedure and found that dominants could be more prosocial than subordinates. In Horner et al. (2011) prosocial task, high-ranking chimpanzees tended to be more prosocial than low-ranking ones. Similarly, Takimoto et al. (2010) tested four capuchin monkeys, each with a dominant and subordinate recipient and found a prosocial effect when the actors were tested with subordinate but not dominant recipients. The same pattern was found by Lakshminarayanan & Santos (2008) in capuchin monkeys. The same directional effect of rank has also been reported in rhesus macaques (Colman et al., 1969; Chang et al.,

2011) in prosocial tasks. Massen et al. (2010, 2011), as well, found prosociality directed down the hierarchy in long-tailed macaques, using a prosocial choice task. Dominant macaques made more prosocial choices than did subordinate ones. Yet, they reported that the relative rank distance between actors and recipients was not as important as the absolute rank position held by the actor. Massen latter reported that rank mattered more than relationship quality (measured using time in contact and grooming; Massen et al., 2011). Still in macaques, Schaub (1996) measured the duration of food access permitted to another individual and also found that dominants were more prosocial than subordinates, letting them access the food a longer time. In this study, rank was found to influence prosociality whereas kinship was not.

Considering the stable and linear hierarchy within our subjects and the fact that we used a PCT procedure, we assumed that each individual would be more prosocial toward their subordinate than toward their dominant.

Because we conducted a long experiment relying on repeated interactions and tests, a reciprocal pattern was likely to settle. While studies have reported reciprocity in primates (Jaeggi et al., 2010; Jaeggi et al., 2013; Dufour et al., 2009; Hauser et al., 2003), some recent findings highlighted that rodents could constitute a good model for studying reciprocity in their prosocial tendencies.

Rutte & Taborsky (2007) trained female Norway rats (*Rattus norvegicus*) in an instrumental prosocial task in which subjects could pull a stick to produce food for a partner, and showed that prosocial behaviour of rats was influenced by prior receipt of help, irrespective of the identity of the partner. Rats acted according to a generalised reciprocity mechanism (defined as a mechanism in which an individual A rewarded an individual B because an unknown individual rewarded A before). This mechanism requires no specific knowledge about the partner and is thought to promote the evolution of prosociality among unfamiliar nonrelatives. In another study, Rutte & Taborsky (2008) showed that their rats could also act according to a direct reciprocity mechanism (defined as a mechanism in which an individual A rewarded an individual B because B rewarded A before), and that direct reciprocity generated a higher prosocial propensity than generalised reciprocity did. Rats' prosocial responses were thus influenced by partner-specific information.

Capybaras fulfil the conditions proposed by Trivers (1971) to be likely to favour reciprocity. Indeed, they present a long lifespan and a low dispersal rate. Their society is relatively stable over time; group membership changes rarely and a territory can be maintained by one group for over three years. This social context allows many repeated interactions and, thus, is ideal to study prosociality and to expect reciprocal behaviours to appear.

In this study, we conducted a Prosocial Choice Test (PCT) in which four capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) living in a social group could choose between three alternatives: a prosocial one, a selfish one and a null one (providing no reward). This last option was used as a control to let the experimenter know about individuals' learning progress.

Materials and Methods

Subjects & housing

This experiment involved four capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*): two males (three and seven years old) and two females (three and five years old), all born in captivity and not castrated. They were all sexually mature and their social group was stable for more than two years before the experiment. Our subjects were well socialised but had no experience in cognitive or behavioural testing before the present study. They were housed outdoors, in a 600 m² enclosure in the Paris' Ménagerie of Jardin des Plantes. Capybaras being a sub-aquatic species (especially regarding reproductive behaviours, as copulation usually occurs in the water), their enclosure presented a 10 m² x 30 cm deep pool. A food ration composed of fruits and vegetables (apples, carrots, celery, broccoli, and zucchini), bread, and pellets (Mazuri® Zoo A) was distributed daily in the morning. During the experiment, portions of fruits and vegetables from this ration were used as food rewards (the rest of it being distributed after the testing session).

We assessed the hierarchical rank of each individual before and during the experiment, measuring the rate of won attacks (aggressive behaviour that made the conspecific to flee) in each dyad and using the David's score (David, 1987, 1988), considered as the most appropriate dominance ranking method for this social group structure (Gammell et al., 2003; Bang et al., 2010). Dominance asymmetry was also calculated for each dyad, by subtracting the score of the subordinated individual to the score of the dominant individual.

Apparatus

At the beginning of each session, the apparatus was placed in the capybaras' enclosure. This apparatus was made of a 200 x 50 cm wooden board, crossed by three wooden levers. On each lever, a token was fixed; the three tokens had an equal area but differed in shape and colour to be easily distinguishable by capybaras (see Figure 1). At each phase of this experiment, the relative location of the tokens on the levers was randomised between sessions. Each lever was retained by a spring attached to the back of the board; therefore, after a capybara's push down on the token, the lever would get back up to its previous position. The board was set against the grid of the capybaras' enclosure. The experimenter, from behind the grid outside the enclosure, distributed food rewards (portion of fruits and vegetables usually provided as the morning food ration) according to the capybara's choice, through one of three pipes placed behind the board and reaching an opening below each item. A fourth pipe was placed at two metre from the board, always at the same spot, and was used to provide food to the recipient individual in case of prosocial choice of the subject.

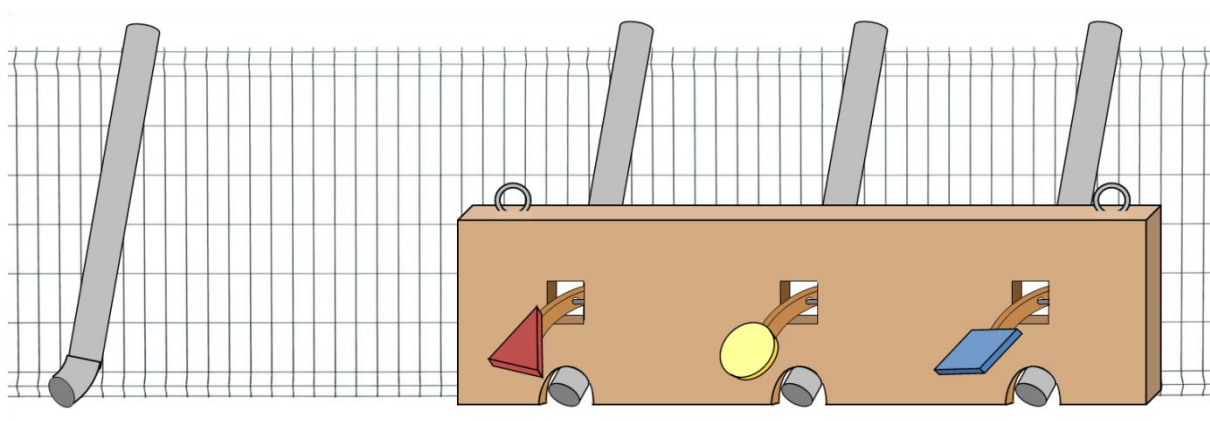


Figure 1: Apparatus to test Capybaras' prosociality.

In all phases of this experiment, rewards were always the same (same fruit or vegetable, same volume of reward) for a subject and a recipient, to avoid any inequity aversion effect.

Familiarisation phase

A familiarisation phase was conducted before the training phase, to let capybaras explore the apparatus and learn to push the lever. The aim of this phase was also to teach our subjects to push the lever thoroughly, to ensure that choosing involves an effort. Tokens' relative positions were randomised but all tokens provided a food reward. It took 30 sessions of 20 minutes for the four individuals to approach the apparatus in less than 5 seconds and to learn to push the lever frankly and explicitly to receive food.

Training and Test phases

During the training phase, different consequences were associated to each token (see Table 1). The subject could then choose between the “prosocial” token (a blue square), which induced a similar reward distributed simultaneously to the subject and to the recipient individuals (1/1 income), the “selfish” token (a red triangle), which involved a reward distributed only to the subject (1/0 income), and the “null” one (a yellow disk), which provided no food to anyone (0/0 income). The order of the three tokens was randomised between sessions.

	Food reward (portion of fresh fruit)	
	Tested individual	Recipient individual
Token value		

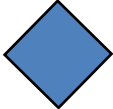
	Null	0	0
	Selfish	1	0
	Prosocial	1	1

Table 1: Consequences attributed to each lever during the prosociality experiment.

An individual was considered as a recipient when his head was less than 50 cm from the bottom of the “recipient pipe”. Individuals having free access to the apparatus, it happened that no individual was in the recipient area, this condition allowed us to study subjects’ choices when no recipient were around.

We conducted one session of 20 minutes per day, five days per week. In each session, the identity of both subject and recipient, the token chosen by the subject and the attacks and other behaviours of the subject and the recipient both before and after the choice were reported. Training phase and test phase only differed for the analyses. Each individual was considered in test phase as soon as it passed and maintained the criterion of less than 10% of null choices.

Ethical note

The capybaras were not food deprived during this experiment. This study complies with French and European legislation for animal care and was approved by the Committee on the Ethics of Animal Experimentation N° 5 Charles Darwin (authorization number Ce5/2012/089).

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using the program R, version 3.1.0 (R Development Core Team 2014), with the lme4 package. They were conducted on the data of subjects having passed and maintained the criterion (choosing the “null” dish less than 10% of the trials in each session) through the whole experiment. To study individual preferences upon each object, data were analysed using linear mixed-effects models for repeated-measures. For each session, the percentage of prosocial choices (among prosocial and selfish choices only) was studied using linear mixed-effects models for repeated-measures. The fitted model included subject and recipient sex (male versus female), recipient hierarchical rank regarding the subject (dominant versus subordinate), and their interactions as independent variables. We used copybaras’ identity as random factor. Reciprocity was measured using Spearman correlations between both individual percentages of prosocial choices in each dyad. Spearman correlations were also used to study a possible link between learning speed and prosociality. For all tests, results were considered significant at $P < 0.05$.

Results

The subjects’ choices during the familiarisation phase confirmed the absence of any location bias ($F_{(4, 9)} = 0.878$, $P = 0.448$), as well as any preferences for a particular token ($F_{(2, 9)} = 0.310$, $P = 0.741$). After four months of training, all our subjects succeeded to pass and maintain our criterion (*i.e.*, less than 10% of null choices). Our test data represented 55 test-sessions (including 112 trials per session on average and 6040 trials in total).

The sex of the subject influenced the prosocial response (see Figure 2), females being more prosocial than males ($F_{(1, 190)} = 10.450$, $P = 0.001$). However, recipient sex did not seem to impact the subjects prosocial choices ($F_{(1, 190)} = 2.264$, $P = 0.106$). Females were considered prosocial, as they chose the prosocial token significantly more often than expected if they chose randomly ($W = -241.00$, $P = 0.020$). On the other hand, males (regarding all data taken together) were neither particularly prosocial nor selfish ($W = -568.00$, $P = 0.538$).

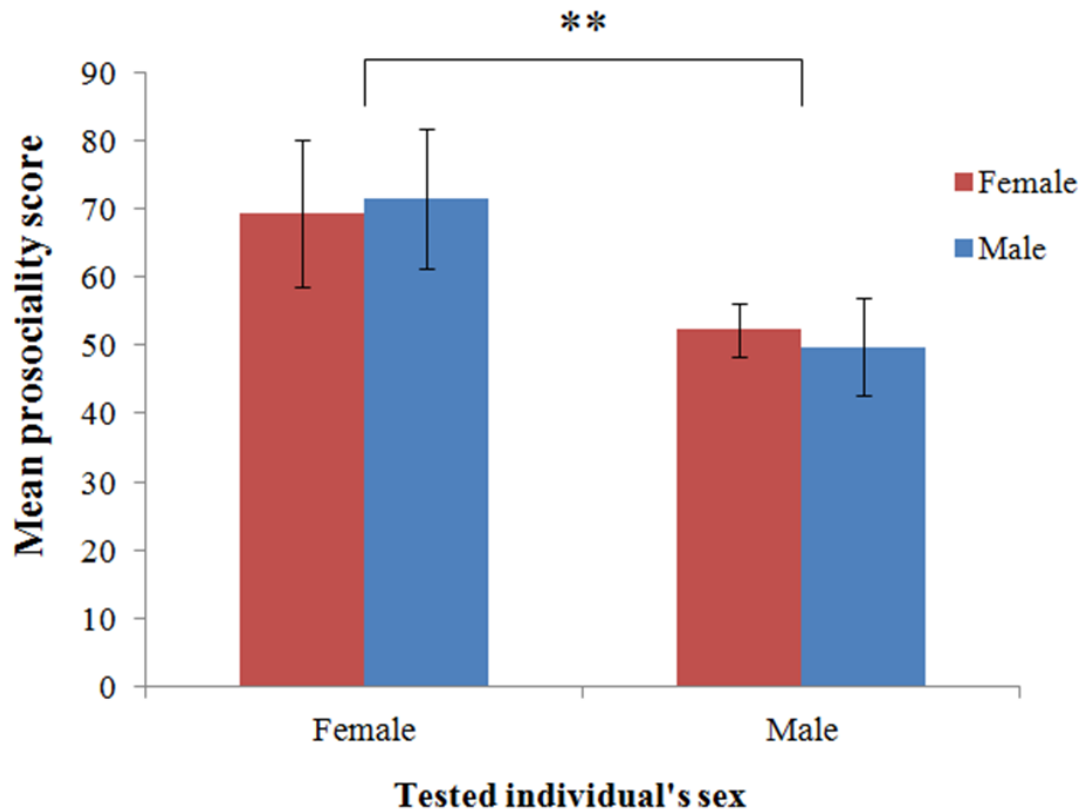


Figure 2: Capybaras' mean percentage of prosocial choices according to the sex of both the subject and the recipient individual.

Capybaras' hierarchical ranks were linear and highly constant over sessions. Individuals' David's scores are reported in the Table 2.

Individual	Sex	Age	David's Score	Number of Sessions (and trials) as Subject	Number of Sessions (and trials) as Recipient
MA6175	Male	7 years old	5.25	51	55
MA7234	Female	5 years old	2.19	53	55
MB0047	Female	3.5 years old	-2.29	38	55
MA9156	Male	3 years old	-5,15	50	55

Table 2. Capybaras' identity, hierarchical rank (represented by individual's David's score), **and level of participation in the experiment.**

Hierarchy appeared to greatly influence their prosociality (see Figure 3). Indeed, subjects were prosocial toward their subordinates but were not toward their dominants ($F_{(1, 190)} = 4.604$, $P = 0.034$). Comparing their percentages of prosocial responses to those expected if capybaras chose randomly, we found that subjects' choices did not differ from chance toward dominant recipient ($W = -87.00$, $P = 0.699$), while they were significantly prosocial toward subordinate recipients ($W = -148.00$, $P = 0.038$).

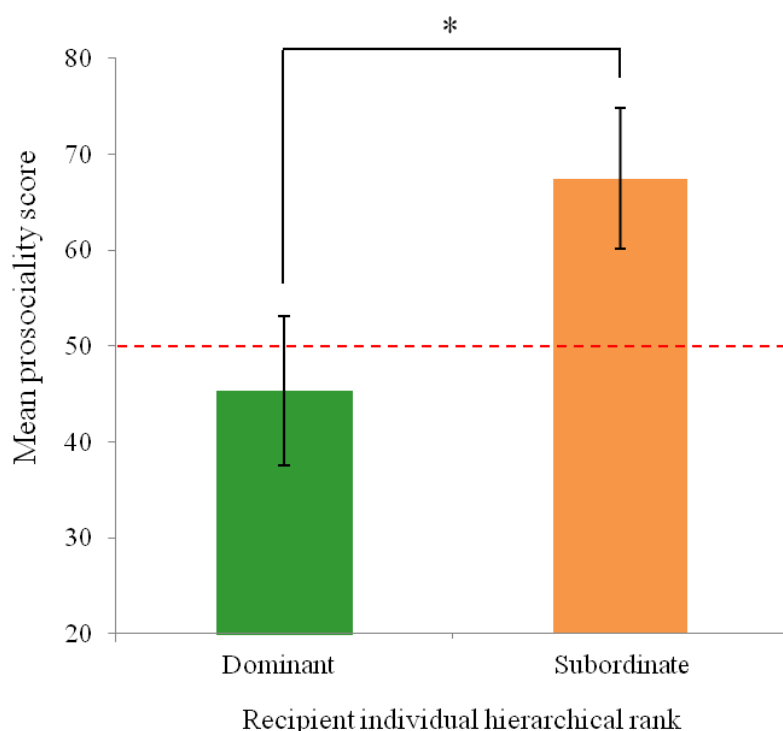


Figure 3: Capybaras' mean percentage of prosocial choices according to the hierarchical status of the recipient individual.

We aimed to verify if this effect could be linked to individual aggressiveness and found that all capybaras were much more aggressive toward their subordinates than toward their dominants ($F_{(1, 190)} = 546.404, P < 0.001$).

Dominance asymmetry (which is the difference between the subject's rank and the recipient's rank) was, as well, related to the aggressions rate within the dyad (which is the percentage of the aggressions in the dyad, initiated by the subject): the greater the asymmetry, the greater the aggression rate within the dyad (Spearman's $r_s = 0.944, P < 0.001, N = 12$).

We did not find any interaction between sex and hierarchy.

Capybaras also chose according to a direct reciprocity phenomenon. Subjects were more likely to reciprocate a prosocial choice if the recipient was prosocial as well during the session (Spearman's $r_s = 0.534, P = 0.00891, N = 30$).

We verified if this result could be related to a stimulus enhancement effect (*i.e.*, choosing the same token by mere imitation) in analysing the training data. No correlation appeared on the training data (Spearman's $r_s = 0.170, P = 0.365, N = 30$), suggesting this phenomenon would not be due to imitation.

This reciprocity did not seem to be influenced by subject or recipient sex or dominance rank.

While all the previous analyses focused on data in which there was only one recipient individual, it happened sometimes that an individual chose a token when there was no recipient (66 times) or several individuals (two individuals: 84 times and even the three individuals: 5 times) in the recipient area. We chose to analyse these data independently of the others. We found a positive effect of the number of recipients individuals on subject prosociality (see Figure 4): the more recipient individuals there were, the more the subject was prosocial ($F_{(3, 188)} = 4.591, P = 0.004$).

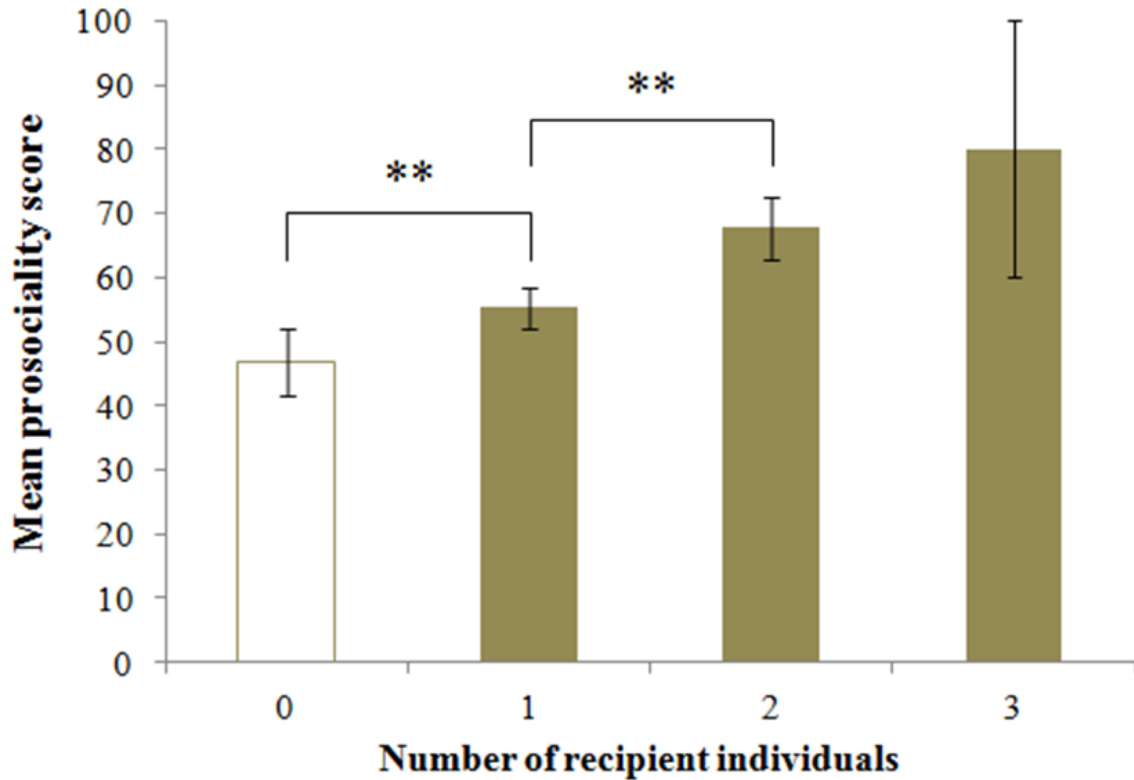


Figure 4: Capybaras' mean percentage of prosocial choices according to the number of recipient individuals.

Discussion

In our experiment, we used the null token as a control, allowing the experimenter to follow individuals learning progress, as stop choosing it suggested that the subject began to distinguish the three tokens and to associate them different consequences. All of our subjects succeeded to choose it less than 10% of the time.

We designed our task in order to avoid complex apparatus, eliminate location biases, avoid competitive behaviours (the food reward not being visible before the subject's choice, a feature well known to inhibit prosociality), and make the choice and consumption of reward visible and audible for other individuals; not controlling these factors having been proved to cause negative results in many studies (Warneken & Tomasello, 2006, 2009; Horner et al., 2011; Melis et al., 2011; Silk & House, 2011; House et al., 2014).

Our experiment was also designed to be as naturalistic as possible, capybaras being tested with unconstrained access to their social group, having a free access to the apparatus and having the possibility to participate to the test or not. Other studies tested animals in their home social group (Chalmeau, 1994; Chalmeau & Gallo, 1996; Cronin et al., 2014), and it was often reported that letting the subject choose their partner was important for these kinds of tasks (Nishida & Turner, 1996; de Waal, 1997; Mitani, 2006; Melis et al., 2006; Boesch et al., 2006; Langergraber et al., 2007; Mitani, 2009). Whereas more controlled conditions are a better way of separating variables, free access represents a much more ecologically relevant setting in which individuals can choose themselves with whom they want to cooperate, as shown in Massen et al.'s (2015) experiment.

However, in Massen et al.'s (2015) experiment, studying cooperation in ravens, it sometimes appeared that one of the two subjects (usually the highest ranking one) displaces its collaborator and grabs both rewards. This “cheating” behaviour induced an unequal reward division, creating an asymmetrical situation which could decrease willingness to cooperate. Indeed, authors reported that birds became less likely to cooperate after being cheated on. Furthermore, those “being cheated on” started to defect, to cheat as well, while the “cheaters” did not change their behaviour. This social pattern of interaction resulted in a growing amount of two behaviours: decreased tendency to cooperate with cheaters and/or trying to steal both rewards after successful cooperations. This strategy is consistent with ravens’ sensitivity to inequity aversion (Wascher & Bugnyar, 2013; Schwing et al., 2016). In our experiment, we observed a few food stealing (in 28 out of our 6040 trials). However, these behaviours were rarely active (displacing the subject), and were much more passive (grabbing the food when the subject did not found it soon enough). Even though, these behaviours did not induce any decrease of participation in the task in any individuals. Inequity aversion has not been reported in Capybaras (not having been tested in this species), but, anyway, these steals happens too rarely in our experiment to be a reliable explanation to Capybaras’ prosocial tendencies.

Despite the small sample of individuals in our study, some factors seemed to affect prosociality and a few patterns appeared.

While females did not receive more prosocial responses when in the recipient position, they did exhibit more prosocial choices when acting as subjects. Wilkinson (1984), as well,

reported that female vampire bats shared more often than males. He explained this difference arguing that females were more stable in their relationships in his study. Indeed, other studies found that male vampire bats rarely shared food in the wild, where their social relationships are transient (Wilkinson, 1985), but shared food in captivity (DeNault & McFarlane, 1995), where male associations are more stable. In addition, Massen et al. (2010) found that female long-tailed macaques were more prosocial than males. In this species, females remain in the same group for their whole life (van Noordwijk & van Schaik, 1987), and have “family ranks”, since they inherit their rank from their mother (Hill & Okayasu, 1996), in contrast to males. Females would thus be more prosocial to sustain their hierarchical rank, in case of family turnover (Chance et al., 1977).

Even if capybaras social groups are known to be stable (Maldonado-Chaparro & Blumstein, 2008), dispersal patterns have been studied in this species. It appears that when capybaras group size exceeds 16 individuals (usually when the proportion of unaffiliated individuals increases in the group), males disperse more and females become philopatric, while dispersal occurs in both sexes when density is low (Herrera et al., 2011). Our four capybaras individuals are housed in a 600 m² enclosure (which would represent 6667 individuals/km²). This high density situation could trigger the male dispersal pattern as well as the philopatric females patterns, making females propensity to build relationships with conspecifics stronger than males’ ones. This hypothesis would assume that the density would trigger this behavioural pattern without eliciting a conscious and thoughtful decision, considering the subjects do not have the possibility to leave the enclosure. Besides, our low number of subjects makes it hard to prove just with our experiment. Yet, it still remains interesting to consider it as a line of thought.

Another explanation would be that differences between males and females prosociality would be due to females’ prevalence in Mammals to be in charge of parental care. Indeed, according to many researchers, like Decety & Cowell (2014), difference between sexes occur because empathy has evolved in the context of parental care and group living. This hypothesis could be tested by studying capybaras prosocial tendencies in various conditions, comparing, for instance, our data with their prosociality in reproductive context, with and without young, as it was done in Guinea pigs, another rodent species from the *Caviidae* Family (Lalot et al., *submitted*).

Wild capybaras are known for their very stable and strictly linear hierarchy, which settles through stereotyped agonistic interactions (Herrera & Macdonald, 1993; Salas, 1999). Males, in particular, queue for dominance (Herrera et al., 2011). Our capybaras were no exception, their hierarchy being highly consistent over the seven months we studied them. Therefore, we were not surprised to see that these features modulated their prosociality.

The capybaras we tested were prosocial toward their subordinates and selfish toward their dominants. This result is consistent with those we found studying Guinea pigs (Lalot et al., *submitted*), in which we reported the same pattern of choice.

The effect of hierarchical rank we found is not likely to be linked to a predisposal from the dominant subjects to approach the apparatus, by being less anxious for instance, because all individuals interacted with the apparatus with no significantly different latencies.

In literature, two possible ways for dominance to affect prosociality were reported. Either the subordinate individuals were particularly prosocial toward their dominants, in which case their behaviour was interpreted as a seeking of dominance tolerance or future support (Seyfarth, 1977; Noë et al., 1991), or the dominant individuals were especially prosocial toward their subordinates, in which case their prosociality was interpreted as a strategy to enhance and maintain their status (Moore, 1984; de Waal, 1989). The latter strategy is the most observed in PCT experiment.

In PCT experiments, chimpanzees (Horner et al., 2011), as well as in long-tailed macaques (Massen et al., 2010) and capuchin monkeys (Lakshminarayanan & Santos, 2008; Takimoto et al., 2010), were also more prosocial toward subordinate than toward dominant recipient. Authors suggested that dominant individuals could use prosocial behaviours to emphasise their hierarchical position, acting then as benevolent leaders rather than despots ruling by fear. In humans, some studies also showed a greater prosociality from dominants toward subordinates (Dovidio & Gaertner, 1981; Mast & Bischof, 1999). As in other primates, this result was thought to be a strategy made by the dominants to enhance and/or maintain a status (Moore, 1984; de Waal, 1989), as well as to advertise their dominance to others, probably to convince subordinates to accept their high-ranking situation and inhibiting their possible rebellions (Zahavi, 1977, 2004).

Other findings in rats also suggested that they would be more prosocial toward subordinate than toward dominant conspecifics in PCT procedures (Schneeberger et al., 2012; Hernandez-Lallement et al., 2015).

Regardless of the sex and dominance effect, capybaras exhibited a direct reciprocal pattern in their prosocial responses. This is a phenomenon known to take some time to settle (Dufour et al., 2009; Gomes & Boesch, 2009; Gomes et al., 2009; Gilby et al., 2010). Since no reciprocity appeared during the training phase, it is unlikely that this result could be due to an imitation strategy (choosing the same token just because it rewarded the subject right before).

This direct reciprocity did not seem to be linked to neither the subject's sex nor the recipient's sex. This result was consistent with the fact that all member of the group, males as much as females, could potentially be needed for future breeding. Capybaras are cooperative breeders in which males are thought to participate to parental care (in their own way) as they were proved to play an important role in infant survival (Greene et al., 1998; Swenson, 2003). Courchamp et al. (1999) highlighted that, in this species, all individuals of a small group are needed. They also reported that when a group counted less than four adults capybaras, they failed to raise their young.

For some trials, there was no or, in contrast, more than one individual in the recipient area. We analysed these data according to the number of recipients and found that subjects were more prosocial when there was one or several recipients compared to none, and that they were even more prosocial when there were two "recipients" (compared to one and to none).

The data in which no recipient was present informed us about subject tendencies when their choice did not have any consequence for a conspecific. These data could be related to those obtained in the non-social condition (also called the empty-cage condition) that occurred in some PCT studies conducted in primates (Silk et al., 2005; Horner et al., 2011). Our capybaras chose the prosocial option significantly more often when there was a recipient. In our experiment, as in Horner et al.'s (2011), subjects were less prosocial when no one was in the recipient area, suggesting that subject chose prosocially in order to reward the recipient individual rather than to go take the reward for itself.

The fact that our subjects were more and more prosocial as the number of individual in the recipient area increased could be interpreted as a prosocial enhancement due to greater stakes and social constraints. They might have more to lose not showing prosociality to several members of their social group. Moreover, a greater number of “recipients” enhanced the likelihood for one of them to elicit prosociality from the subject (being a subordinate) or to elicit reciprocal prosocial response (in having been prosocial before).

In conclusion, like primates and rats, capybaras seemed to succeed to show prosociality and to modulate their prosocial responses according to the identity, status and past behaviour of the recipients. However, regarding our small sample size, it is difficult to draw firm conclusions about the influence of sex and rank on Capybaras’ prosocial tendencies.

Acknowledgments

I would like to thank the trainers for their time, and the students who participated in this experiment: Anne-Sophie Feret, Sophie Le Ray and Chloé Serrÿn.

References

- Acebo, C., & Thoman, E. B. (1995). Role of infant crying in the early mother-infant dialogue. *Physiology & behavior*, 57(3), 541-547.
- Akyazi, I., & Eraslan, E. (2014). Transmission of stress between cagemates: a study in rats. *Physiology & behavior*, 123, 114-118.
- Atsak, P., Orre, M., Bakker, P., Cerliani, L., Roozendaal, B., Gazzola, V., Moita, M., & Keysers, C. (2011). Experience modulates vicarious freezing in rats: a model for empathy. *PloS one*, 6(7), e21855.

- Bang, A., Deshpande, S., Sumana, A., & Gadagkar, R. (2010). Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: a comparison of three indices. *Animal Behaviour*, 79(3), 631-636.
- Baron-Cohen, S., & Wheelwright, S. (2004). The empathy quotient: an investigation of adults with Asperger syndrome or high functioning autism, and normal sex differences. *Journal of autism and developmental disorders*, 34(2), 163-175.
- Ben-Ami Bartal, I., Decety, J., & Mason, P. (2011). Empathy and pro-social behavior in rats. *Science*, 334(6061), 1427-1430.
- Ben-Ami Bartal, I., Rodgers, D. A., Sarria, M. S. B., Decety, J., & Mason, P. (2014). Pro-social behavior in rats is modulated by social experience. *Elife*, 3, e01385.
- Boesch, C., Boesch, H., & Vigilant, L. (2006). Cooperative hunting in chimpanzees: kinship or mutualism? In: Schaik, C. P., & Kappeler, P. M. (Eds), *Cooperation in primates and humans*. (pp. 139-150). Springer Berlin Heidelberg.
- Bolton, G. E., & Katok, E. (1995). An experimental test for gender differences in beneficent behavior. *Economics Letters*, 48(3), 287-292.
- Bowlby, J. (1958). The nature of the child's tie to his mother. *The International journal of psycho-analysis*, 39, 350-373.
- Brody, L. R., & Hall, J. A. (2000). Gender, emotion and expression. In: M. Lewis, M., & Haviland-Jones, J. M. (Eds.), *Handbook of Emotions* (pp. 265–280). New York: Guilford Press.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19762-19766.
- Burton, M., & Burton, R. (2002). *International Wildlife Encyclopedia: Index volume* (Vol. 22). Marshall Cavendish.
- Chakrabarti, B., & Baron-Cohen, S. (2006). Empathizing: Neurocognitive developmental mechanisms and individual differences. *Progress in brain research*, 156, 403-417.

- Chalmeau, R. (1994). Do chimpanzees cooperate in a learning task? *Primates*, 35(3), 385-392.
- Chalmeau, R., & Gallo, A. (1996). What chimpanzees (*Pan troglodytes*) learn in a cooperative task. *Primates*, 37(1), 39-47.
- Chance, M. R. A., Emory, G. R., & Payne, R. G. (1977). Status referents in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): Precursors and effects of a female rebellion. *Primates*, 18(3), 611-632.
- Chang, S. W., Winecoff, A. A., & Platt, M. L. (2011). Vicarious reinforcement in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Frontiers in neuroscience*, 5, 27.
- Chen, Q., Panksepp, J. B., & Lahvis, G. P. (2009). Empathy is moderated by genetic background in mice. *PloS one*, 4(2), e4387.
- Church, R. M. (1959). Emotional reactions of rats to the pain of others. *Journal of comparative and physiological psychology*, 52(2), 132.
- Clay, Z., & de Waal, F. B. (2013). Bonobos respond to distress in others: consolation across the age spectrum. *PLoS One*, 8(1), e55206.
- Colman, A. D., Liebold, K. E., & Boren, J. J. (1969). A method for studying altruism in monkeys. *The Psychological Record*, 19, 401-405.
- Connor, R. C., & Norris, K. S. (1982). Are dolphins reciprocal altruists? *American Naturalist*, 119(3), 358-374.
- Courchamp, F., Grenfell, B., & Clutton-Brock, T. (1999). Population dynamics of obligate cooperators. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1419), 557-563.
- Cronin, K. A. (2012). Prosocial behaviour in animals: the influence of social relationships, communication and rewards. *Animal Behaviour*, 84(5), 1085-1093.
- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., Rothwell, E. S., Silk, J. B., & Snowdon, C. T. (2009). Cooperatively breeding cottontop tamarins (*Saguinus oedipus*) do not donate rewards to their long-term mates. *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 231.

- Cronin, K. A., Van Leeuwen, E. J., Vreeman, V., & Haun, D. B. (2014). Population-level variability in the social climates of four chimpanzee societies. *Evolution and Human Behavior*, 35(5), 389-396.
- David, H. A. (1987). Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, 74(2), 432-436.
- David, H. A. (1988). *The Method of Paired Comparisons*. London: Charles Griffin.
- Davis, M. H. (1994). *Empathy: A social psychological approach*. Boulder, CO: Westview Press.
- de Waal, F. B. (1989). Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 18(5), 433-459.
- de Waal, F. B. (1997). The chimpanzee's service economy: food for grooming. *Evolution and Human Behavior*, 18(6), 375-386.
- de Waal, F. B. M. (2008). Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy. *The Annual Review of Psychology*, 59, 279-300.
- de Waal, F. B. M. (2010). *The age of empathy: Nature's lessons for a kinder society*. Broadway Books.
- de Waal, F. B., Leimgruber, K., & Greenberg, A. R. (2008). Giving is self-rewarding for monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36), 13685-13689.
- Decety, J. (2011). The neuroevolution of empathy. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1231(1), 35-45.
- Decety, J., & Cowell, J. M. (2014). The complex relation between morality and empathy. *Trends in cognitive sciences*, 18(7), 337-339.
- Decety, J., & Svetlova, M. (2012). Putting together phylogenetic and ontogenetic perspectives on empathy. *Developmental cognitive neuroscience*, 2(1), 1-24.
- DeNault, L. K., & McFarlane, D. A. (1995). Reciprocal altruism between male vampire bats, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 49(3), 855-856.

- Dimberg, U., & Lundquist, L. O. (1990). Gender differences in facial reactions to facial expressions. *Biological psychology*, 30(2), 151-159.
- Dolivo, V., & Taborsky, M. (2015). Norway rats reciprocate help according to the quality of help they received. *Biology letters*, 11(2), 20140959.
- Dovidio, J. F., & Gaertner, S. L. (1981). The effects of race, status, and ability on helping behavior. *Social Psychology Quarterly*, 44, 192-203.
- Dufour, V., Pelé, M., Neumann, M., Thierry, B., & Call, J. (2009). Calculated reciprocity after all: computation behind token transfers in orang-utans. *Biology letters*, 5, 172-175.
- Dufwenberg, M., & Muren, A. (2002). *Discrimination by gender and social distance*. Department of Economics, Stockholm University.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1973). *Love and hate: On the natural history of basic behaviour patterns*. Aldine Transaction.
- Fehr, E., Bernhard, H., & Rockenbach, B. (2008). Egalitarianism in young children. *Nature*, 454(7208), 1079-1083.
- Gammell, M. P., Vries, H. D., Jennings, D. J., Carlin, C. M., & Hayden, T. J. (2003). David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal behaviour*, 66(3), 601-605.
- Gilby, I. C., Thompson, M. E., Ruane, J. D., & Wrangham, R. (2010). No evidence of short-term exchange of meat for sex among chimpanzees. *Journal of human evolution*, 59(1), 44-53.
- Glavin, G. B., Paré, W. P., Sandbak, T., Bakke, H. K., & Murison, R. (1994). Restraint stress in biomedical research: an update. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 18(2), 223-249.
- Gomes, C. M., & Boesch, C. (2009). Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. *PLoS One*, 4(4), e5116.

- Gomes, C. M., Mundry, R., & Boesch, C. (2009). Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1657), 699-706.
- Greene, C., Umbanhowar, J., Mangel, M., & Caro, T. (1998). Animal breeding systems, hunter selectivity and consumptive use in wildlife conservation. In: Caro, T. (Ed.), *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. (pp. 271-305). Oxford University Press, New York.
- Hall, J. A. (1978). Gender effects in decoding nonverbal cues. *Psychological bulletin*, 85(4), 845.
- Hall, J. A., Carter, J. D., & Horgan, T. G. (2000). Gender differences in nonverbal communication of emotion. In: Fischer, A. H. (Ed.), *Gender and emotion: Social psychological perspectives*, (pp. 97-117). Paris: Cambridge University Press.
- Hatfield, E., Rapson, R. L., & Le, Y. C. L. (2011). Emotional Contagion and Empathy. In: Decety, J., & Ickes, W., (Eds.), *The Social Neuroscience of Empathy*. (pp. 19-30). Cambridge, MA: MIT Press
- Hauser, M. D., Chen, M. K., Chen, F., & Chuang, E. (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1531), 2363-2370.
- Hernandez-Lallement, J., van Wingerden, M., Marx, C., & Kalenscher, T. (2015). Rats prefer mutual rewards in a prosocial choice task. *Frontiers in Neuroscience*, 8, 1-9.
- Herrera, E. A., & Macdonald, D. W. (1989). Resource utilization and territoriality in group-living capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *The Journal of Animal Ecology*, 58(2), 667-679.
- Herrera, E. A., & Macdonald, D. W. (1993). Aggression, dominance, and mating success among capybara males (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Behavioral Ecology*, 4(2), 114-119.

- Herrera, E. A., Salas, V., Congdon, E. R., Corriale, M. J., & Tang-Martínez, Z. (2011). Capybara social structure and dispersal patterns: variations on a theme. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 12-20.
- Hill, D. A., & Okayasu, N. (1996). Determinants of dominance among female macaques: demography nepotism and danger. In: Fa, J. E., & Lindburg, D. G. (Eds.), *Evolution and Ecology of Macaque Societies*. (pp. 459-472). Cambridge University Press.
- Horner, V., Carter, J. D., Suchak, M., & de Waal, F. B. (2011). Spontaneous prosocial choice by chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(33), 13847-13851.
- House, B. R., Silk, J. B., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2014). Task design influences prosociality in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PloS one*, 9(9), e103422.
- Jaeggi, A. V., Burkart, J. M., & Van Schaik, C. P. (2010). On the psychology of cooperation in humans and other primates: combining the natural history and experimental evidence of prosociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2723-2735.
- Jaeggi, A. V., De Groot, E., Stevens, J. M., & Van Schaik, C. P. (2013). Mechanisms of reciprocity in primates: testing for short-term contingency of grooming and food sharing in bonobos and chimpanzees. *Evolution and Human Behavior*, 34(2), 69-77.
- Jensen, K., Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2006). What's in it for me? Self-regard precludes altruism and spite in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1589), 1013-1021.
- Jensen, K., Vaish, A., & Schmidt, M. F. (2014). The emergence of human prosociality: aligning with others through feelings, concerns, and norms. *Frontiers in psychology*, 5(822).
- Jeon, D., Kim, S., Chetana, M., Jo, D., Ruley, H. E., Lin, S. Y., Rabah, D., Kinet, J. P., & Shin, H. S. (2010). Observational fear learning involves affective pain system and Cav1.2 Ca²⁺ channels in ACC. *Nature neuroscience*, 13(4), 482-488.
- Knapska, E., Mikosz, M., Werka, T., & Maren, S. (2010). Social modulation of learning in rats. *Learning & memory*, 17(1), 35-42.

- Kring, A. M., & Gordon, A. H. (1998). Sex differences in emotion: expression, experience, and physiology. *Journal of personality and social psychology*, 74(3), 686-703.
- Kring, A. M., Smith, D. A., & Neale, J. M. (1994). Individual differences in dispositional expressiveness: development and validation of the Emotional Expressivity Scale. *Journal of personality and social psychology*, 66(5), 934-949.
- Lakshminarayanan, V. R., & Santos, L. R. (2008). Capuchin monkeys are sensitive to others' welfare. *Current Biology*, 18(21), R999-R1000.
- Lalot, M., Bourgeois, A., Saint Jalme, M., & Bovet, D. Family first! Influence of parental investment in Guinea pigs (*Cavia porcellus*) prosocial choices. *Submitted*.
- Langergraber, K. E., Mitani, J. C., & Vigilant, L. (2007). The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(19), 7786-7790.
- Langford, D. J., Crager, S. E., Shehzad, Z., Smith, S. B., Sotocinal, S. G., Levenstadt, J. S., Chanda, M. L., Levitin, D. J., & Mogil, J. S. (2006). Social modulation of pain as evidence for empathy in mice. *Science*, 312(5782), 1967-1970.
- Lavery, J. J., & Foley, P. J. (1963). Altruism or Arousal in the Rat? *Science*, 140(3563), 172-173.
- MacLean, P. D. (1985). Brain evolution relating to family, play, and the separation call. *Archives of General Psychiatry*, 42(4), 405-417.
- Maldonado-Chaparro, A., & Blumstein, D. T. (2008). Management implications of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) social behavior. *Biological Conservation*, 141(8), 1945-1952.
- Massen, J. J., Luyten, I. J., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2011). Benefiting friends or dominants: prosocial choices mainly depend on rank position in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates*, 52(3), 237-247.
- Massen, J. J., Ritter, C., & Bugnyar, T. (2015). Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Scientific reports*, 5.

- Massen, J. J., Van Den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2010). Generous leaders and selfish underdogs: pro-sociality in despotic macaques. *PLoS One*, 5(3), e9734.
- Mast, M. S., & Bischof, N. (1999). An experimental study of altruism in rank relationships. *Journal of Psychology*, 207, 1-34.
- McClure, E. B. (2000). A meta-analytic review of sex differences in facial expression processing and their development in infants, children, and adolescents. *Psychological bulletin*, 126(3), 424-453.
- Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science*, 311(5765), 1297-1300.
- Melis, A. P., Warneken, F., Jensen, K., Schneider, A. C., Call, J., & Tomasello, M. (2011). Chimpanzees help conspecifics obtain food and non-food items. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278, 1405-1413.
- Mitani, J. C. (2006). Reciprocal exchange in chimpanzees and other primates. In: van Schaik, C. P. & Kappeler P. M. (Eds.), *Cooperation in primates and humans*. (pp. 107-119). Springer Berlin Heidelberg.
- Mitani, J. C. (2009). Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*, 77(3), 633-640.
- Mogil, J. S. (2012). The surprising empathic abilities of rodents. *Trends in cognitive sciences*, 16(3), 143-144.
- Mohr, C., Rowe, A. C., & Blanke, O. (2010). The influence of sex and empathy on putting oneself in the shoes of others. *British Journal of Psychology*, 101(2), 277-291.
- Moore, J. (1984). The evolution of reciprocal sharing. *Ethology and Sociobiology*, 5(1), 5-14.
- Nishida, T., & Turner, L. A. (1996). Food transfer between mother and infant chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *International journal of primatology*, 17(6), 947-968.

- Noë, R., Schaik, C. P., & Hooff, J. A. (1991). The market effect: An explanation for pay-off asymmetries among collaborating animals. *Ethology*, 87(1-2), 97-118.
- Panksepp, J. B., & Lahvis, G. P. (2011). Rodent empathy and affective neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35(9), 1864-1875.
- Panksepp, J., & Panksepp, J. B. (2013). Toward a cross-species understanding of empathy. *Trends in neurosciences*, 36(8), 489-496.
- Paré, W. P., & Glavin, G. B. (1986). Restraint stress in biomedical research: a review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 10(3), 339-370.
- Preston, S. D. (2004). In: Bekoff, M. (Ed.), *Encyclopedia of Animal Behavior*. (pp. 565-574). Westport, Connecticut, London: Greenwood Press.
- Preston, S. D. (2013). The origins of altruism in offspring care. *Psychological bulletin*, 139(6), 1305-1341.
- Preston, S. D., & De Waal, F. B. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and brain sciences*, 25(1), 1-20.
- Preuschoft, S., & van Schaik, C. P. (2000). Dominance and communication: conflict management in various social settings. In: Aureli, F., & F. B. M. de Waal, F. B. M. (Eds.), *Natural Conflict Resolution*. (pp. 77-105). Berkeley: University of California Press.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rice, G. E., & Gainer, P. (1962). "Altruism" in the albino rat. *Journal of comparative and physiological psychology*, 55(1), 123-125.
- Romero, T., Castellanos, M. A., & de Waal, F. B. (2010). Consolation as possible expression of sympathetic concern among chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(27), 12110-12115.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2007). Generalized reciprocity in rats. *PLoS Biology*, 5(7), e196.

- Rutte, C., & Taborsky, M. (2008). The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 499-505.
- Salas, V. (1999). *Social organisation of capybaras in the Venezuelan Llanos*. Doctoral dissertation, University of Cambridge.
- Sato, N., Tan, L., Tate, K., & Okada, M. (2015). Rats demonstrate helping behavior toward a soaked conspecific. *Animal cognition*, 18(5), 1039-1047.
- Schaub, H. (1996). Testing kin altruism in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in a food-sharing experiment. *International journal of primatology*, 17(3), 445-467.
- Schneeberger, K., Dietz, M., & Taborsky, M. (2012). Reciprocal cooperation between unrelated rats depends on cost to donor and benefit to recipient. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 41.
- Schwartz, G. E., Brown, S. L., & Ahern, G. L. (1980). Facial muscle patterning and subjective experience during affective imagery: Sex differences. *Psychophysiology*, 17(1), 75-82.
- Schwing, R., Jocteur, E., Wein, A., Noë, R., & Massen, J. J. (2016). Kea cooperate better with sharing affiliates. *Animal cognition*, 19(6), 1093-1102.
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of theoretical Biology*, 65(4), 671-698.
- Silk, J. B. (2007). Empathy, sympathy, and prosocial preferences in primates. In: Dunbar, R. I. M., & Barrett, L. (Eds.), *Oxford handbook of evolutionary psychology*. (pp. 115-126). Oxford: Oxford University Press.
- Silk, J. B., & House, B. R. (2011). Evolutionary foundations of human prosocial sentiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(Supplement 2), 10910-10917.
- Silk, J. B., Brosnan, S. F., Vonk, J., Henrich, J., Povinelli, D. J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Mascaró, J., & Schapiro, S. J. (2005). Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members. *Nature*, 437(7063), 1357-1359.

- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J. P., Stephan, K. E., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2006). Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others. *Nature*, 439(7075), 466-469.
- Stevens, J. R. (2010). Donor payoffs and other-regarding preferences in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Animal cognition*, 13(4), 663-670.
- Swenson, J. E. (2003). Implications of sexually selected infanticide for the hunting of large carnivores. In: Festa-Bianchet, M., Apollonio, M. (Eds.), *Animal Behavior and Wildlife Conservation*. (pp. 171-189). Island Press, Washington, DC.
- Takimoto, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2010). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) are sensitive to others' reward: an experimental analysis of food-choice for conspecifics. *Animal cognition*, 13(2), 249-261.
- Tebbich, S., Taborsky, M., & Winkler, H. (1996). Social manipulation causes cooperation in keas. *Animal Behaviour*, 52(1), 1-10.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly review of biology*, 46, 35-57.
- Tsoory, M. M., Youdim, M. B., & Schuster, R. (2012). Social-cooperation differs from individual behavior in hypothalamic and striatal monoamine function: evidence from a laboratory rat model. *Behavioural brain research*, 232(1), 252-263.
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1987). Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 35(2), 577-589.
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, 40(1), 105-130.
- Viana, D. S., Gordo, I., Sucena, E., & Moita, M. A. (2010). Cognitive and motivational requirements for the emergence of cooperation in a rat social game. *PloS one*, 5(1), e8483.
- Vonk, J., Brosnan, S. F., Silk, J. B., Henrich, J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Povinelli, D. J. (2008). Chimpanzees do not take advantage of very

- low cost opportunities to deliver food to unrelated group members. *Animal Behaviour*, 75(5), 1757-1770.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2006). Altruistic helping in human infants and young chimpanzees. *Science*, 311(5765), 1301-1303.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2009). The roots of human altruism. *British Journal of Psychology*, 100(3), 455-471.
- Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. (2007). Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biology*, 5(7), 1414-1420.
- Wascher, C. A., & Bugnyar, T. (2013). Behavioral responses to inequity in reward distribution and working effort in crows and ravens. *PLoS One*, 8(2), e56885.
- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308(5955), 181-184.
- Wilkinson, G. S. (1985). The social organization of the common vampire bat I and II. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(2), 111-134.
- Wolff, J. O., & Sherman, P. W. (Eds.). (2008). *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*. University of Chicago Press.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2009). Chimpanzees help each other upon request. *PLoS One*, 4(10), e7416.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2012). Chimpanzees' flexible targeted helping based on an understanding of conspecifics' goals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(9), 3588-3592.
- Zahavi, A. (2004). The details of food-sharing interactions - their cost in social prestige. *Behavioral and Brain Sciences*, 27(04), 570-571.
- Zahavi, A. 1977. Reliability in communication systems and the evolution of altruism. In: Stonehouse, B., & Perrins, C. (Eds.), *Evolutionary Ecology*, (pp. 253-259). London: Macmillan Press.

CHAPITRE III

ARTICLE SUR L'ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES DAUPHINS SOUFFLEURS (*TURSIOPS TRUNCATUS*)

Influence of sex, cognition and audience effect on bottlenose dolphins' (*Tursiops truncatus*) prosocial and reciprocal strategies.

Mathilde Lalot^{1*}, Fabienne Delfour^{2, 3}, Birgitta Mercera², Dalila Bovet¹

¹ Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Nanterre, Nanterre, France

² Delphinarium du Parc Astérix, Plailly, France

³ Laboratoire Ethologie Expérimentale et Comparée, Université Paris Nord, Villetaneuse, France

* Corresponding author

E-mail: mathilde.lalot@gmail.com (ML)

Abstract

Some moral behaviours, often regarded as reflecting high cognitive abilities (such as empathy, cooperation, targeted helping) are known to be present in very few species, like great apes, elephants and cetaceans. Prosocial behaviours (producing a benefit for the recipient without necessarily involving a cost for the actor) have been mostly found in primates and, more recently, in elephants, and even in rodents. Despite their reputation for helping their conspecifics, studies on dolphins' prosocial and empathic abilities in captivity are very rare. We conducted Prosocial Choice Test (PCT) in which the subject had to choose between three objects: choosing the prosocial object induced rewarding simultaneously the subject and a recipient individual; choosing the selfish object induced a reward only for the subject; choosing the null one did not reward anyone. Our results highlighted bottlenose dolphins' abilities to modulate their prosocial tendencies according to partner-specific information. Subjects were more prosocial toward the other sex but more reciprocal within same-sex dyads. The direct reciprocity pattern found in same sex dyads could be explained by the fact that, in the wild, females are cooperative breeders and males cooperate with each other to access females. This reciprocity seemed to be underpinned by the same features that rules their behaviours in the wild (cooperate with same sex conspecifics). We interpreted the greater prosociality toward potential reproductive mates as a strategy to increase chances of mating. Our results also highlighted that the fast learners were the most prosocial. Moreover, an audience effect was reported within female-female dyads, in which the presence of an adult witness decreased subject likelihood of prosocial response while the presence of her young as a witness enhanced it. Our findings suggested that prosociality could appear in other taxa than primates, suggesting a convergent Evolution phenomenon.

Key-words: Prosociality – Reciprocity – Sex – Audience effect – Cognition – Learning speed – Bottlenose dolphins – *Tursiops truncatus*

INTRODUCTION

The question of the existence of morality in non-human animals is not new but is far to be solved. Even though morality is traditionally considered as purely human and cultural, recent research show in animals some behaviours similar to those described as moral in humans (de Waal, 1997a). A moral system is then supposed to promote prosocial behaviours (Flack & de Waal, 2000), which are defined as behaviours producing a benefit for a recipient with or without inducing a cost for the donor.

This area of researches mainly involves species known for their high cognitive abilities (particularly in the Theory of Mind area) and for the complexity of their social structure, such as apes and elephants. Some apes and elephants are, for example, able to recognize themselves in the mirror, which could be linked to Theory of Mind abilities (chimpanzees: Gallup, 1970; elephants: Plotnik et al., 2006).

Apes and elephants, although distant phylogenetically between each other, seem to share other moral traits, as defined by Flack & de Waal (2000), they form coalitions to dismiss a dominant individual, and hunt, protect their group and/or provide parental care in cooperation (chimpanzees: Boesch & Boesch, 1989; elephants: Lee & Moss, 1986; Lee, 1987; Poole & Moss, 2008). They are even able to cooperate in artificial tasks (chimpanzees: Melis et al., 2006; elephants: Plotnik et al., 2011) and to communicate to increase their efficiency during their cooperation (chimpanzees: Warneken et al., 2007). They show a great amount of consolation and reconciliation behaviours after conflicts (chimpanzees: de Waal & van Roosmalen, 1979; de Waal, 1993; elephants: Plotnik & de Waal, 2014).

Regarding prosocial behaviours, observations of targeted helping and evidence of empathic abilities have been reported in these mammals. Many qualitative studies of targeted helping are counted in wild and in captive chimpanzees (Warneken & Tomasello, 2006; Warneken et al., 2007; de Waal, 2008; Yamamoto et al., 2009, 2012; Greenberg et al., 2010; Melis et al., 2011). Elephants have also been seen reassuring distressed conspecifics (Poole, 1996; Payne, 1998), supporting or lifting up conspecifics too weak to stand (Joubert, 1991; Schulte, 2000; Douglas-Hamilton et al., 2006; Hart et al., 2008); some authors even suggest that elephants could show more empathy than some primate species (Bates et al., 2008). For many researchers, these kinds of helping behaviours involve empathic abilities (Kuczaj et al.,

2001) that are considered to reach beyond their evolutionary origins (*i.e.*, parental-care context), as these prosocial behaviour occurred with no warranty of any reciprocity (Decety, 2011).

These similarities in morality and in self-recognition suggest a convergent Evolution between these species. A convergent Evolution occurs, for example, when different neuro-anatomic path lead to similar levels of cognitive complexity, and is considered to be due to similar societal demands (Marino et al., 2007).

Controlled experiments on prosociality mostly involved primates, and mainly used two procedures: Giving Assistance Tests (GAT) and Prosocial Choice Tests (PCT). In GAT procedure, a recipient individual needs the subject to give him a token or a tool, and the subject can choose either to do this action or do nothing. In PCT procedure, a subject can choose between several tokens associated with different outcomes, usually a prosocial one and a selfish one. Choosing the prosocial token induces to simultaneously reward the subject and the recipient individual (1/1 option), while choosing the selfish token only rewards the subject (1/0 option). In these procedures, chimpanzees were shown to be prosocial (Yamamoto et al., 2009; Horner et al., 2011) and to modulate their prosocial tendencies according to the status and the behaviour of the recipient individual (see Cronin, 2012 for a review).

The prosocial act involves no cost for the donor individual, but it can provide future benefits, such as expectations of returning the favour, establishing a direct reciprocity pattern between the two individuals.

Direct reciprocity induces that a subject would be more prosocial toward a partner because this partner was more prosocial toward the subject before (Axelrod & Hamilton, 1981). Although many examples of prosocial behaviours exist in nature in which reciprocity would be likely to have an influence (*e.g.*, cooperative breeding), experimental evidence of direct reciprocity remains rare outside humans, even among large-brained birds and mammals (Connor, 2010). Direct reciprocity requires specific cognitive abilities (Stevens & Hauser, 2004), especially to access information about a partner's likelihood to reciprocate. Indeed, in reciprocal interaction, an animal must recognise its social partner and recall what this individual had done in a previous interaction (Axelrod & Hamilton, 1981), which could be

difficult or costly in large groups or when time intervals between mutual interactions are long (Milinski & Wedekind, 1998). This may explain why direct reciprocity in animals is much more limited than expected from some theoretical considerations (Stevens et al., 2005).

Recently, some evidences of reciprocal patterns have been found in apes, like wild and captive chimpanzees, bonobos, and orang-utans (de Waal, 1977b; Koyama et al., 2006; Gomes & Boesch, 2009; Gomes et al., 2009; Gilby et al., 2010; Jaeggi et al., 2010, 2013; Dufour et al., 2009). For instance, Dufour et al. (2009) tested two orang-utans in a token-exchange paradigm, in which each individual could exchange a token for food with the experimenter but only after first obtaining the token from the other orang-utan. Each orang-utan possessed tokens valuable to their partner but useless to themselves. They reported evidence of calculated reciprocity both between and within trials. This reciprocity took time to settle, as it appeared late in the experiment. Similarly, evidences of reciprocity in wild chimpanzees suggest that there may be more evidence for long-term reciprocal exchanges (Gomes & Boesch, 2009; Gomes et al., 2009) than for short-term exchanges (Gomes et al., 2009, Gilby et al., 2010).

Reciprocity has also been observed more distant primates species from humans, like baboons (Cheney et al., 2010), capuchin monkey (de Waal & Berger, 2000), vervet monkeys (Fruteau et al., 2009), and cotton-top tamarins (Hauser et al., 2003). Reciprocal exchange of services and commodities among conspecifics have also been observed outside the primate taxa (Dugatkin, 1997), such as in rodents (Rutte & Taborsky, 2007, 2008; Schneeberger et al., 2012), in vampire bats (Carter & Wilkinson, 2013), and even in fish species (Zöttl et al., 2013; Bshary & Grutter, 2006). In food donating vampire bats, for example, individuals shared preferentially with conspecifics which have shared before (Wilkinson, 1984, 1988). Trivers (1971) proposed some conditions that species in which reciprocity would be likely to appear should satisfy: a long lifespan and a low dispersal rate (allowing many repeated interactions), mutual dependence among group members, parental care, a non-linear dominance hierarchy and aid in combat.

In our study, we also interested in the possible influence of sexes on our subjects prosocial tendencies. Several studies reported a difference between sexes regarding the conception and the use of morality's precursors. Overall, these studies suggested that, in some species, females would act more altruistically, would be more empathetic, and involved more

in conflict mediation (showing a greater amount of consolation), while males would involve more in cooperative tasks, would be more sensitive to the respect of social rules and to inequity. According to many researchers (Eibl-Eibesfeldt, 1973; MacLean, 1985; Decety & Cowell, 2014), this difference between sexes would occur because prosociality would have evolved in a context of parental care. The selection pressures to emotionally connect with others, especially the young, would have shaped the caregivers' prosocial and empathically abilities (Acebo & Thoman, 1995; Bowlby, 1958), the indifferent ones being more likely to see their reproductive success decrease if the young need to be fed, cleaned and warmed to survive. This paradigm induce that, in species presenting mostly maternal care, females would become more prosocial and more empathic than males to be more efficient in their awareness of their young emotional states and, finally, to be able to response to their young needs more rapidly.

Regarding prosocial behaviours (in the larger sense, including altruism, food sharing and helping), some differences between males and females have been reported. Massen et al. (2010), for instance, noted that female macaques tend to be more prosocial than males using a Prosocial Choice Test (PCT). In vampire bats, as well, a species known to share food (blood) with conspecific which were unlucky during foraging (Wilkinson, 1984) and to adapt their sharing behaviour to the possibility of reciprocity (they only share with the one which shared before), females were more often seen sharing than males were (Carter & Wilkinson, 2013). The sex of the recipient could also influence prosociality. Several studies reported that prosociality was greater toward women than toward men (Eckel & Grossman, 2001; Dufwenberg & Muren, 2002; Bolton & Katok, 1995).

Findings on sex differences in reciprocal behaviours are very consistent across studies, showing that women are more likely to reciprocate than men (Croson & Buchan, 1999; Chaudhuri & Gangadharan, 2003; Buchan et al., 2008; Snijders & Keren, 2001; Schwieren & Sutter, 2008; Ben-Ner et al., 2004). A few studies interested about reciprocity in non-human animals, but they often used same-sex dyads (Rutte & Taborsky, 2007, 2008; Dufour et al., 2009). However, de Waal (1997c) found that, in capuchin monkeys, only females shared in an exact reciprocal way, and that their social relations affect the amount of food shared.

Furthermore, in many studies (Burkart et al., 2007; Hauser et al., 2003), cooperative breeders were more prosocial than non-cooperatively breeding species, including being more likely to actively share food. Cooperative breeders, working with other members of the group

(often relatives) to raise offspring (Hrdy, 2009; van Schaik & Burkart, 2010), present an unusually high level of interdependence because offspring survival depends on each helper (Koenig, 1995; Washabaugh et al., 2002). The non-breeding adult females are often anovulatory and instead of leaving to form their own breeding groups they stay with the group and help to raise infants (Koenig, 1995). The cooperative breeding hypothesis proposed that these species should show more prosocial behaviour to non-kin than non-cooperative breeders do, even those that cooperate in other contexts, due to selective pressures related to breeding cooperatively (Hrdy, 2009; van Schaik & Burkart, 2010; Brosnan et al., 2010). Burkart et al. (2007, 2009) argued that cooperative breeders are motivated and psychologically predisposed to act prosocially, even in artificial situations like PCT.

However, cooperative breeding is not the only situation in which interdependence occurs. Indeed, several studies also showed prosociality in non-cooperative breeding primates (Jaeggi et al., 2010; Cronin, 2012), such as capuchin monkeys (de Waal, 2008; Lakshminarayanan & Santos, 2008), macaques (Massen et al., 2010) and bonobos (Wobber et al., 2010). Besides, while some cooperative breeders such as African wild dogs (*Lycaon pictus*) are also cooperative hunters (Creel & Creel, 1995), most cooperative breeders are not. Moreover, the occurrence of cooperative hunting among, for example, chimpanzees (Boesch, 1994) and dolphins (Gazda et al., 2005) illustrates that such coordination is not restricted to cooperative breeders.

As we conducted this experiment in a pool in which all members of the social group could have an access to our testing area, it would be possible that another individual than those involved in the session approached the subject or the recipient. These “witnesses”, as we called them, could have an influence on the subject’s choice. The mere presence of these witnesses, called “audience effect”, as well as their social status, could impact the subject prosociality. An audience effect is defined as the modification of a subject’s behaviour by the perceived presence of conspecifics observing him (Tennie et al., 2010). This phenomenon was first described by Zajonc (1965), who reported an improvement of performance, interpreted as an increase of arousal, when an audience was present.

Morality’s components have been shown to be sensitive to social presence (Fessler & Haley, 2003; Carpenter, 2007; Carpenter & Matthews, 2004). For instance, Kurzban et al. (2007) found that the presence of an audience induced an increase in moralistic punishment.

The presence of an audience has also been reported to increase generosity (Chevallier et al., 2012), even in 5 year old children (Engelmann et al., 2012; Leimgruber et al., 2012). Still in humans, the (perceived) presence and size of an audience has long been known to increase prosocial behaviours (Latane, 1970; Smith & Bliege Bird, 2005; Bateson et al., 2006; Jaeggi et al., 2010), and decrease antisocial ones (Diener et al., 1976). Audience effect has also been found in fishes, showing that perceiving an audience increased their prosociality (Bshary & Grutter, 2006), and decreased their likelihood to cheat (Pinto et al., 2011).

In cooperative breeders, it has been suggested that helping could be considered as a signal susceptible to be modulated by an audience effect (McDonald et al., 2008). Indeed, in sociable weavers (a cooperative breeding species of birds), helpers (individuals investing in the care of young of which they are not parents) have been found to help more and to spend more time helping when an audience was present (Doutrelant & Covas, 2007). Some influences of the audience have been reported in vervet monkeys, in a context of interactions between parents: males were less aggressive and friendlier towards infants when the mother was in sight (Hector et al., 1989). In chimpanzees, only anecdotal observations have been made, showing that individuals signalling the whole group their generosity each time they shared food raised their dominance rank (de Waal, 1982).

The fact that the presence of an audience increased generosity was interpreted as a concern for reputation or reciprocation (Bshary & Grutter, 2006; Chevallier et al., 2012; Engelmann et al., 2012; Leimgruber et al., 2012).

Kaplan et al. (2009) argued that, since cooperation produces more benefits than doing the same activity alone, inducing a strong interdependence between cooperators, and since living in a fission-fusion society allows individuals to choose the partner with which they want to cooperate, each cooperator should have a “cooperative reputation”. In addition, fission-fusion dynamics (like bottlenose dolphins’) enable these reputations to spread rapidly (Dunbar, 2004). The willingness of maintaining a cooperative reputation may induce a greater sensitivity to the (perceived) presence and size of an audience (Trivers, 1971; Milinski et al., 2002; Smith & Bliege Bird, 2005; DeScioli & Kurzban, 2009; Earley, 2010; Tennie et al., 2010). Indeed, a strong sensitivity to the presence and size of an audience could be explained by the potentially high costs that cheaters could produce in a social group of interdependent members (Boehm, 1999; Gurven, 2004; Kaplan et al., 2009; Marlowe, 2009). The presence of an audience have been found to increase prosocial and cooperative tendencies, as signalling

these qualities might enhance their chances of being chosen as a partner of cooperation or as a reproductive mate (Smith & Bliege Bird, 2005).

Audience effect and the desire to maintain a good cooperative reputation could also be considered as a feature of an indirect reciprocity phenomenon. Indirect reciprocity induces that a subject would base his prosociality on past behaviour of a partner toward others (an individual A will behave prosocially toward an individual B because B was previously prosocial toward C); it involves reputation (Nowak & Sigmund, 1998, 2005; Leimar & Hammerstein, 2001). For instance, clients of cleaner fishes have been reported eavesdropping on cleaning sessions and then choosing to spend more time next to cleaners seen to be the most cooperative. Moreover, cleaners were found to behave more cooperatively when they were observed (Bshary & Grutter, 2006).

Since the task we used needed to be learned before measuring any prosocial or selfish tendency, we assessed subjects learning speed. Some studies suggested that individuals showing the greatest cognitive abilities could also be the most prosocial. Indeed, some links between social and non social performances in cognitive tasks have been shown. Wentzel (1991) found relations between cognitive performances (IQ) and several aspects of social competence (socially responsible behaviour, socio-metric status, and self-regulatory processes as goal setting, interpersonal trust, and problem-solving styles) on 426 students (of 12 to 13 years old). Each aspect of social competence also appeared to be related to students' grades. Recent findings in neuroscience highlight striking interactions between memory and social cognitive processes like empathy and prosociality (Spreng, 2013). Furthermore, the Social Brain Hypothesis (Dunbar, 1998) states that the development of brain size was driven by the complexity of species sociality during Evolution. Then, we could expect to find more empathy and more prosociality, in individuals exhibiting the greatest cognitive abilities.

Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) seem to be a good candidate to study morality. Indeed, this area of researches mainly involves species known for their high cognitive abilities and for the complexity of their social structure.

Like apes and elephants, dolphins form coalitions to dismiss a dominant individual, and hunt, protect their group and/or provide parental care in cooperation (Gazda et al., 2005;

Connor, 2007; Connor, 2010; Mann & Smuts, 1998); they are also able to cooperate in artificial tasks (Kuczaj et al., 2015a) and to communicate to increase their efficiency during their cooperation (Eskelinen et al., 2016). They show, as well, a great amount of consolation and reconciliation behaviours after conflicts (Holobinko & Waring, 2010; Cords & Mann, 2014). Again like apes and elephants, bottlenose dolphins succeeded in the self-recognition test (Reiss & Marino, 2001; Delfour & Marten, 2001; Delfour, 2006).

Tursiops truncatus are well known for their complex social life and their skills in communication. They appeared to be the only known non-human mammals using learned signals as individually specific labels for different social companions in their own natural communication system; they “call each other by their name” (King & Janik, 2013). In addition, other studies have demonstrated the ability of these animals to understand the referential nature of gestures scores and human eyes (Herman et al., 1999; Pack & Herman, 2004, 2007). Their high cognitive abilities, coupled with their communication skills, enable them to create and maintain a complex network of relationships with their conspecifics (Connor et al., 1999; Krützen et al., 2003; Tsai & Mann, 2013).

Dolphins are also well known for their propensity to help conspecifics (Kuczaj et al., 2015b): biting through harpoon lines or pulling them out when they are trapped in fishnets, supporting sick individuals near the surface to keep them from drowning, staying close to a female in labour, interposing themselves between a hunter’s boat and an injured conspecific, or even capsizing the boat (Caldwell & Caldwell, 1966; Connor & Norris, 1982). Targeted helping have also been observed in captive dolphins (Connor & Norris, 1982).

Food sharing was also observed once in this species. Federowicz et al. (2003) reported the first case of food sharing in bottlenose dolphins. A male and female, accompanied by her young, repeatedly exchanged a fish without attempting to steal it or escape with it. Consumption of the fish did not commence until possession of the fish had changed several times.

To our knowledge, the only experiment on prosociality in dolphins conducted in controlled conditions, has been recently published by Nakahara et al. (2016). They investigated prosocial abilities in captive *Tursiops truncatus* using water shower devices in a Prosocial Choice Task (PCT), in which the subject could choose between two options. The prosocial option (pushing a button) provided a shower (which constitutes a reward) to both the subject and the recipient, while the selfish option (pushing the other button) provided the

shower only to the subject. They also conducted a Giving Assistance Task (GAT) in which the subject could provide a reward (shower) to the recipient or do nothing. In both paradigms, subjects chose more often the prosocial option, without recorded requests from the partner, suggesting that dolphins could show spontaneous other-regarding preferences. This study involved only two females which performed only five sessions (of 30 minutes) for each task. A questionable feature of their experiment was that, in the PCT experiments, pushing both the prosocial and the selfish buttons (simultaneously or successively within two seconds) was measured as a prosocial choice (and rewarded both the subject and the recipient). This happened 60 times in total (for the two subjects). We can argue about dolphins understanding of the task (discriminating the consequences attributed to each button), and wonder if this feature could have maximised subjects prosociality scores.

As bottlenose dolphins live in a fusion-fission society (Connor et al., 2000; Maze-Foley & Würsig, 2002), they have the opportunity of creating several types of alliances. The features of these alliances greatly depend of the sex of the involved cooperators.

Long and stable patterns of association have been observed between both related and unrelated female bottlenose dolphins (Wells et al., 1987). Indeed, in this species, females breed cooperatively the young (Mann & Smuts, 1998; Reynolds III et al., 2000; Reynolds III & Wells, 2003; Jefferson et al., 2008). Therefore, maintaining good relationships with a network of cooperators could be the most effective strategy.

Male bottlenose dolphins are known to synchronise their cooperative behaviours during their coalitions to isolate a female from her pod (to mate with her), for cooperative hunting, and when defending the group (Connor et al., 1992, 2000, 2006; Möller et al., 2001). These alliances between males were reported to sometimes combine into super-alliances in disputes with rival coalitions over access to females (Connor, 2007, 2010). These coalitions between males were reported to form early in their lives. Stanton et al. (2011) showed that even when they are calves, males often develop stronger relationships with other males than with their mother. These relationships influence future long lasting male alliances (Connor et al., 2001).

Our study aimed to investigate the existence of prosocial and reciprocal tendencies in bottlenose dolphins, according to involved individuals' sexes, to the presence of witnesses, and to the subjects' ability to learn the task quickly.

Regarding the cognitive abilities and social complexity of bottlenose dolphins, we expected prosociality to happen in our experiment. Because of some features of our methods (repeated interactions, a dyad being followed by the reverse dyad), and because this species meet Trivers's conditions (1971), we also expected direct reciprocity to appear.

Regarding the literature reporting differences between sexes, we assumed that females would be more prosocial than males, and that prosociality would be greater toward females. However, since in bottlenose dolphins, males cooperate to get females and females are cooperative breeders, we expected reciprocity to occur in both sexes and to be greater in same-sex dyads.

Considering the possible presence of an audience of conspecifics around the apparatus, an audience effect could occur and would increase the subject prosocial tendency. In our study, as we measured each dolphins learning speed, fast learners were expected to be the most prosocial individuals.

In our experiment, we used a PCT procedure in which subjects were presented with an apparatus that gave them a choice between three alternatives. If the subject chose the "Prosocial" option, both the subject and a recipient individual obtained simultaneously an identical food reward. If he chose the "Selfish" option, the subject obtained the same reward, but no reward was delivered to the recipient individual. If he chose the "Null" option, no reward was delivered to any individual. This option was used as a control to let the experimenter know about individuals' learning progress.

MATERIALS AND METHODS

Subjects & housing

This study involved six individuals, two males and four females, (see Figure 1), living under human care within a social group of nine bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). We did not test the youngest dolphins of the group, and involved the oldest one (called “Beauty”, 39 years old) late in the experiment. Our subjects were all housed at the Parc Astérix Dolphinarium, into a complex of three interconnected saltwater pools (outside and inside pools, the complex holding a total of 3790 m³ of water). The water of the pools was constantly filtered and fully renewed in four hours. Dolphins received their daily ration of fish in the morning, in the evening and during their five daily trainings. Our experiment was conducted during these trainings and involved the same rewards. During the trainers’ lunch break and at night, as part of an enrichment program, the dolphins had objects to explore (regularly renewed) at their disposal. They also could interact freely with each other, as well as with the trainers. Since the experiment was conducted during winter, the pools temperature was maintained at 15 ± 1 °C.

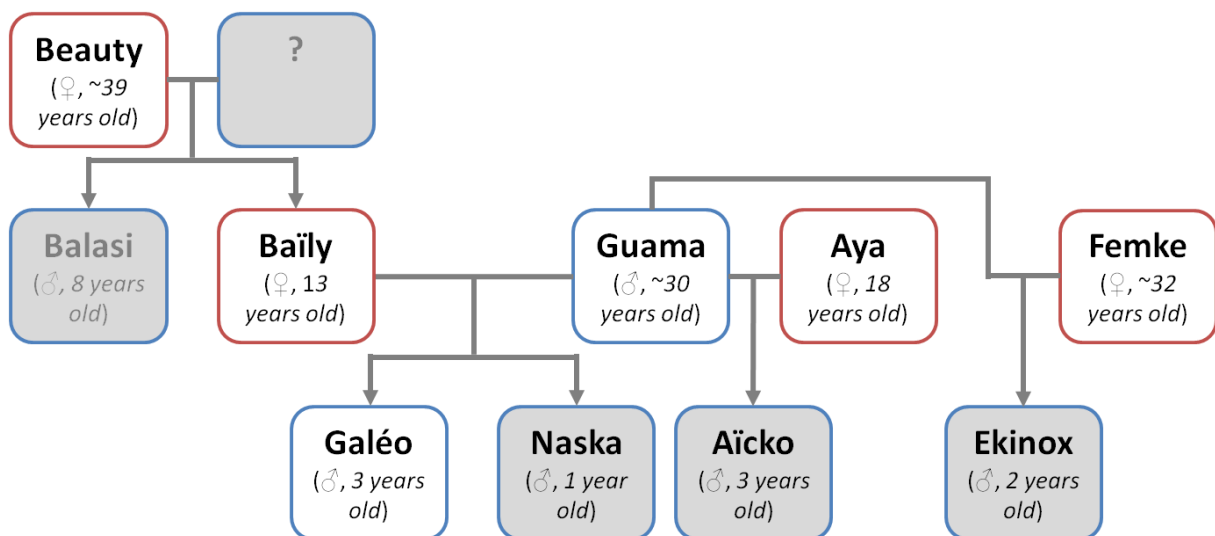


Figure 1: Genealogical tree of the studied social group.

Apparatus

Our experiment took place in the largest pool of the Dolphinarium. The apparatus was placed in a specific area of this pool, and included four 100 x 66.6 x 2 cm plates: three plates

in the “Tested” area and one plate in the “Recipient” area (see Figure 2). All plates, made of expanded PVC (KOMACEL[®]), were presented vertically to individuals and immersed in water (the top of the plate being at 50 cm under the water surface). They were secured to the pool edge with large flat angle bracket of stainless steel. Upon each flat angle bracket (two per plate, fixed to the plate by stainless steel screws) a bag of salt weighing 25 kg was placed, and each plate was weighted using two diving ballast of 2 kg, placed on the back of the plate and attached to the flat angle brackets by hose clamps (Colson[®]) to further stabilise the device. A rope was attached to the ends of the flat angle brackets and to a pole (one pole per plate) to secure it. The corners of the plates were rounded and the tip of the screws were cut, filed down and covered with silicone sealant to ensure that no part of the apparatus could constitute a source of injury to the subjects.

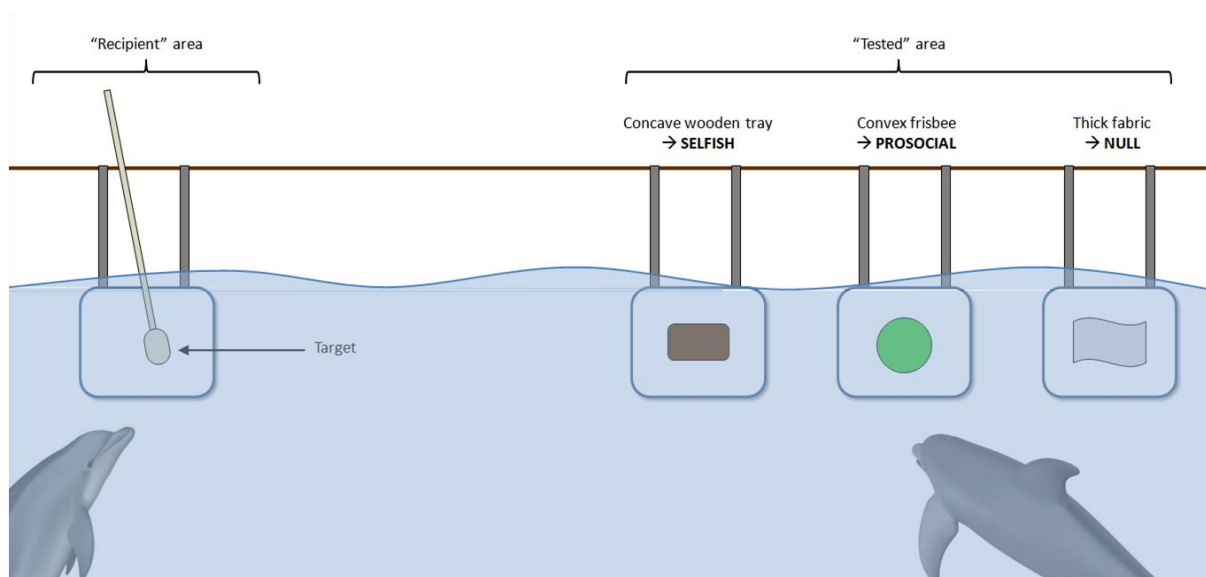


Figure 2: Apparatus to test prosociality in dolphins.

We used a Prosocial Choice Test procedure (PCT), involving three objects. To compensate potential visual problems of discrimination between objects (Fourdan & Delfour, 2011), they differed from each other not only by their colour (using contrasting and not absorbed in the aquatic environment colours), but also by their shape in three dimensions and by their texture (smooth or spongy), to let dolphins be able to discriminate them also by echolocation rather by mere vision only. We used a green convex Frisbee made of smooth plastic, a brown concave wooden tray and a light grey flat thick fabric. In the

“Tested” area, the subject had to choose one object among the three. The objects were fixed on the centre of the plates (one object per plate) by stainless steel screws. Plates were placed at 40 cm from each other. In the “Recipient” area, an empty plate (without any object) was always put at the same location, at two metres from the left side of the “Tested” area. A target (well known by these dolphins) was used and placed against the empty plate to motivate the recipient individual to stay still in front of the “Recipient” plate.

During the entire experiment, no food deprivation was made and one or two fishes were used as a food reward. The order of the plates’ location within the “Tested” area was randomised, as the sequence of dyads and as the order of individuals within each dyad, during all phases.

Familiarisation phase

A familiarisation phase was conducted during two weeks, in which the dolphins were rewarded for approaching and then touching any plate with their rostrum. This familiarisation to the apparatus enabled us to verify the absence of location bias or any preferences for a particular object for all the subjects.

Training and Test phases

After the familiarisation phase, a particular value was attributed to each object. Before each session, a trainer came with two dolphins in front of the apparatus, one in the “Recipient” area, and the other one in the “Tested” area. During this experiment, we tested our subjects on an average rate of two days a week; each day involving four sessions. A session consisted of four to five successive trials. The entire experiment included 96 sessions (18 sessions for each individual, but only 6 sessions for Beauty). During a trial, the subject had 15 seconds to choose one of the three objects of the “Tested” area (touching the plate on which the chosen object was fixed), while the recipient individual had to stay still in front of the “Recipient” plate. Not choosing any object led to proceed to the next trial. Choosing the prosocial object involved for the trainer to reward simultaneously the subject and the recipient individual (“1/1 option”). Choosing the selfish object induced a reward only for the subject (“1/0 option”). Choosing the null one did not reward anyone and resulted in a lack of response

from trainers for 10 seconds (“0/0 option”). Stop choosing this object indicated that the subject was able to discriminate the three objects and to associate them with different consequences. We used the green convex Frisbee as the prosocial object, the brown concave wooden tray as the selfish object, and the light grey flat thick fabric as the null one (see Figure 2). The order of the three plates, as well as the order of all dyads, was randomised. One or two fishes were used as a food reward (same reward for the subject and for the recipient individual, to avoid an “inequity aversion” effect).

The trainer remained in the “Recipient” area during the trial, sending the tested dolphin toward the “Tested” area, letting him choose and waiting for him to return next to the recipient individual, to reward them or not, according to the tested dolphin’s choice. Being closed to the recipient during the rewarding (or non-rewarding) moment increased the probability for the subject to learn the difference between a selfish and a prosocial choice. Because of the tight schedule of the Parc Astérix (the dolphins being involved in other activities and other experiments after this one), the dyads involved were more often the ones involving two individuals who worked together at that time during the shows (see Figure 1 for subjects’ age, sex, and relationships): Guama and Baily were more often tested together (66% of their sessions), Aya was more often tested with Femke (54% of their sessions), and Galéo was more often tested with Beauty (47% of their sessions).

To facilitate a possible establishment of reciprocity, each session involving a given dyad was immediately followed by a session involving the reverse dyad (the subject becoming recipient and the recipient then becoming subject). Training phase and test phase only differed for the experimenter. Each individual was considered in test phase as soon as it passed and maintained the criterion of less than 10% of null choices. Each individual learning speed was measured by counting the number of sessions required before reaching and maintaining this criterion.

Ethical note

All the experiments adhered to the current French laws concerning animal testing and were approved by the French ethical committee “Comité d’Ethique pour l’Expérimentation Animale Charles Darwin” (Authorisation Number: Ce5/2012/89). The entire apparatus (*i.e.*, plates, flat angle brackets, objects, nuts, hose clamps, ballast, and silicone sealant) was

specially designed to be immersible in salt water without causing any risk to dolphins' safety. All parts of the apparatus were approved to be "dolphin proof" by the trainers.

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using the program R, version 3.1.0 (R Development Core Team 2014), with the lme4 package. They were conducted on the data of subjects having passed and maintained the criterion (choosing the "null" dish less than 10% of the time in each session) all through the experiment. For each session (after reaching the criterion), the percentage of prosocial choices (among prosocial and selfish choices only) was studied using linear mixed-effects models for repeated-measures. The fitted model included subject and recipient sex (male versus female), the presence and status of any "witness" (none versus adult versus young), and their interactions as independent variables. We used dolphins' identity as random factor. Reciprocity was measured using Spearman correlations between both individual percentages of prosocial choices in each dyad. Spearman correlations were also used to study a possible link between learning speed and prosociality. For all tests, results were considered significant at $P < 0.05$.

RESULTS

Five individuals passed and maintained the criterion of less than 10% of null choices. Only Beauty, which joined the experiment later than the other ones, did not pass it. Moreover, the training phase let us verify that no location bias and no preference for any object occurred.

We found great inter-individual differences (see Figure 3), some of our subjects being highly prosocial (Baïly: $W = -932.0$, $P = 0.002$; Galéo: $W = -538.0$, $P < 0.001$), some of them being selfish (Femke: $W = 55.0$, $P = 0.002$), and others seeming to choose randomly when all data (with no witness) were taken together (Guama: $W = -30.0$, $P = 0.825$; Aya: $W = 35.0$, $P = 0.244$).

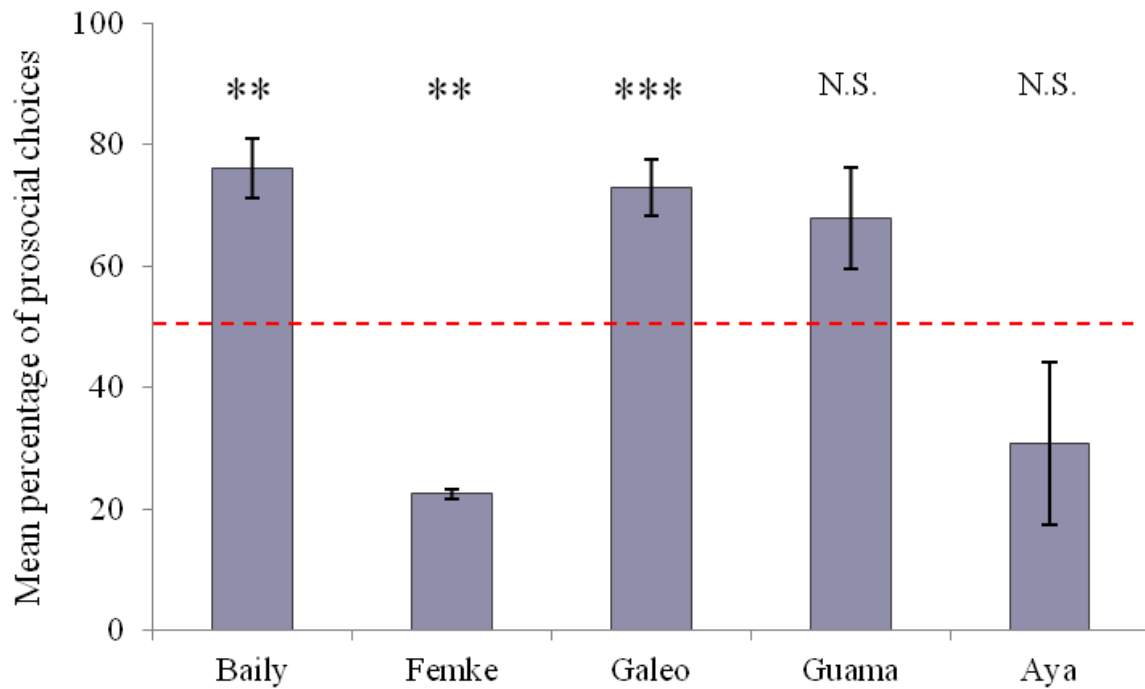


Figure 3: Individuals mean percentage of prosocial choices.

Our results suggested that females would be more prosocial than males ($F_{(1, 160)} = 5.664$, $P = 0.018$). We did not find a greater prosociality toward females, but we reported an interaction of both the influence of the subject's sex and the influence of the recipient's sex on the subject mean percentage of prosocial choices: all individuals were more prosocial toward a recipient of the opposite sex but this effect was greater in males than in females ($F_{(3, 157)} = 18.606$, $P < 0.001$).

We also looked for any reciprocal pattern within each dyad. While no reciprocity appeared in male-female dyads, a direct reciprocity phenomenon occurred in same sex dyads. In male-male and in female-female dyads, the more prosocial the subject was, the more prosocial the recipient became in the reverse dyad (Spearman's $r_s = 10.882$, $P < 0.001$, $N = 7$). No correlation appeared on the training data. Thus, we did find reciprocity to appear in both sexes and to be significant in same-sex dyads.

Conducting this experiment in a pool in which all members of the social group were able to wander, it sometimes happened (in 15 trials) that another individual than those involved in the session approached the subject or the recipient (the young of one of them for 9 trials, another adult for 6 trials). These “witnesses”, as we called them, had an important effect on subject choice (see Figure 4), and this effect was different according to the status of the witness, especially in female-female dyads ($F_{(2, 25)} = 14.152$, $P < 0.001$). In female-female dyads, the presence of another adult decreased the subject likelihood of being prosocial compared to his absence ($F_{(1, 17)} = 2.931$, $P = 0.007$), whereas in the presence of her young, females became more prosocial than when no witness was around ($F_{(1, 20)} = 3.089$, $P = 0.010$).

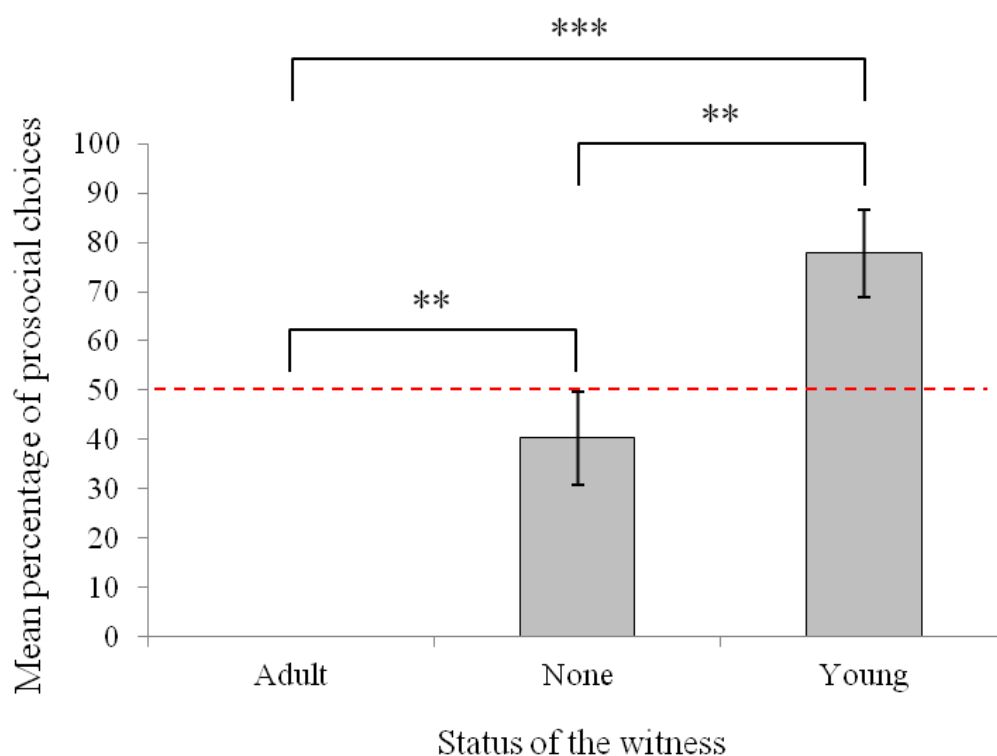


Figure 4: Mean percentage of prosocial choices according to the presence and status of a witness within female-female dyads.

We also found a correlation between learning speed and individual’s mean percentage of prosocial choices (see Figure 5). Dolphins which reached and maintained the criterion the

fastest during the training phase (in the least number of sessions) were also the more prosocial individuals during the test phase (Spearman's $r_s = -0.966$, $P = 0.007$, $N = 5$).

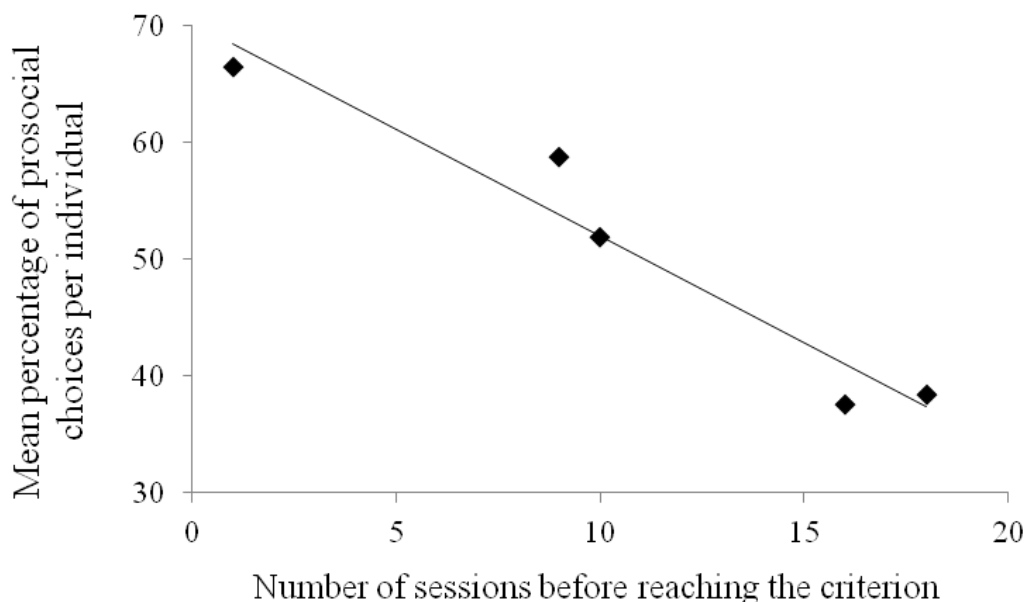


Figure 5: Individuals mean percentage of prosocial choices according to their learning speed.

DISCUSSION

We designed our task in order to avoid complex apparatus, eliminate location biases, avoid competitive behaviours (the food reward not being visible before the subject's choice), and make the choice and consumption of reward visible for other individuals; not controlling these factors having been proved to cause negative results in many studies (Warneken & Tomasello, 2006, 2009; Horner et al., 2011; Melis et al., 2011; Silk & House, 2011; House et al., 2014). Our experiment was also designed to be as naturalistic as possible. As some other researchers did before us (Cronin et al., 2014; Chalmeau & Gallo, 1996; Chalmeau, 1994), we

tested our subjects with access to their social group, and having the possibility to participate to the test or not.

Since only six dolphins were involved in our experiment, we have to be careful with our findings. Our discussion should be regarded as suggestions of possible explanations if we found them at a larger scale. Our subjects were highly familiar with each other and their relationships were different from a dyad to another. When a result could be explained only using their relationship specificities, we noted it. However, when a result appeared in several dyads sharing different relationships but being consistent with other variables (sex of the subject, sex of the recipient, status and sex of the witness), we allowed ourselves to look for wider explanations and interpretations of their behaviours.

Our results showed that females were generally more prosocial than males. This difference of prosociality between sexes has also been found in humans (Schulte-Rüther et al., 2008). A greater prosociality in females has also been shown in long-tailed macaques (Massen et al., 2010), as well as in vampire bats (Wilkinson, 1984). In both studies, this difference between sexes has been explained by the females' propensity to stay in the group their whole life and to be more stable in their relationships in these species (van Noordwijk & van Schaik, 1987).

According to Decety & Cowell (2014), difference between sexes occurs because empathy has evolved in the context of parental care and group living. Since in bottlenose dolphins, females take care of the young, their maternal care pattern could indeed have influenced their prosocial abilities.

Our results show that dolphins also chose according to a direct reciprocity phenomenon: the more prosocial a subject was in a session, the more prosocial the recipient became (when subject) in the following session (involving the reverse dyad). Since no correlation appeared on the training data, this phenomenon is unlikely to be due to a stimulus enhancement effect (*i.e.*, choosing the same object by mere imitation). In direct reciprocity, individuals based their choices on knowledge about a conspecific previous choice toward

themselves: “A helps B because B has helped A before” (Axelrod & Hamilton, 1981). Individuals have to remember both the identity and the past behaviours of their potential cooperators; it requires individual recognition and specific social memory (Stevens et al., 2005; Milinski & Wedekind, 1998).

This direct reciprocity pattern occurred within same sex dyads but not between males and females. These results seemed to reflect bottlenose dolphins' social pattern since, in the wild, they cooperate with same sex conspecifics: males cooperating to access females (Connor et al., 2001) and females cooperating to nurse the young (Jefferson et al., 2008).

Already in 1982, this species was suspected to be reciprocal altruist (Connor & Norris, 1982). Symmetrical relationships have been proved to promote reciprocity and prosociality (Connor & Norris, 1982). But, because of their fission-fusion society, dolphin pods could be considered containing transient and asymmetrical relationships. Yet, while the whole pod could be considered as asymmetrical, some symmetrical relationships appear inside it: male-male dyads and female-female dyads. Therefore, the fact that, in our experiment, reciprocity occurred within same sex dyads while not appearing between sexes could be interpreted as the reflection of the symmetry of individuals' relationships.

Direct reciprocity could constitute a more relevant strategy than mere prosociality in dyads that cooperate in the wild, as it would increase and maintain the motivation of both subject and recipient to be prosocial each time. Reciprocity has been shown to overcome prosociality when it is important to estimate the quality of a cooperator (Dolivo & Taborsky, 2015).

Females, as well as males, responded differently according to the recipient sex. Both were more prosocial toward individuals of the opposite sex, which could be considered as a potential reproductive mate. This pattern has also been reported in other Mammals. In cottontop tamarins, for instance, another cooperative breeding species, it was also shown that each member of the reproductive pair found rewarding to provide benefits to each other (Cronin et al., 2009, 2010). Even in vampire bats, a species well known for reciprocally sharing food, individuals shared more blood and shared more often with reproductive mates (Carter & Wilkinson, 2013).

Within dyads of different sexes, dolphins were prosocial but were not reciprocal toward each other. Cronin et al. (2010), as well, highlighted that prosocial responses of pairs of cottontop tamarins appeared to be independent of reciprocity. In addition, Kenward et al. (2015) reported that attempting to elicit reciprocation correlated negatively with children's prosociality. These results suggested that, with a conspecific of the opposite sex, dolphins could be more interested in eliciting an interest in a reproductive mate than in building strong reciprocal relationship with an individual with whom they were not supposed to cooperate in the wild. Within male subjects, this explanation would be more suitable to the dominant and reproductively active male, Guama, than to Galéo, regarding its relatively young age (3 years old).

The effect of being more prosocial toward the opposite sex was greater in males. It might be because males would be more motivated to arouse females and to enhance their sexual receptivity (Fabre, 2014). Indeed, Roberts (1998) argued that altruism from males toward potential mates could be considered as a form of nuptial gift, a strategy more often studied in birds and insects (Noë & Hammerstein, 1994; Roberts, 1998). In addition, altruism and generosity are widely treated by females as attractive traits for a reproductive mate (Roberts, 1998; Stavrova & Ehlebracht, 2015).

Besides, the food offering observed in wild bottlenose dolphins by Fedorowicz et al. (2003) was reported between a male and a female bottlenose dolphins which were reproductive mates (as they were seen performed mating behaviours during the day before sharing food was reported).

However, in our experiment, no food sharing happened between the subjects. According to Jaeggi & van Schaik (Jaeggi & van Schaik, 2011), every animal species able to create social bonds should potentially share food. Although other species tested using a PCT procedure had a tendency to share food in the wild, it should be emphasised that most of all were primate species and that primates usually consume items prone to be shared (*i.e.*, divisible food) (Harding, 1981). Thus, even if dolphins form alliances and have long-lasting social relationships (Connor et al., 1998; Connor, 2007), there are few reports of food sharing in *Delphinidae* (Johnson, 1982; Hoelzel, 1991; Guinet et al., 2000), and even less in bottlenose dolphins (Fedorowicz et al., 2003); maybe because the majority of consumed items (fishes) are too small to be shared.

Within female-female dyads, two different audience effects occurred: the mere presence of her young around the apparatus highly enhanced the mother prosociality, while the presence of an adult causes the dropping of prosocial responses.

In some studies, audience effects have been reported to be modulated by the identity of the bystander, sometimes showing that identity of the audience influenced more the subject than its size (Slocombe et al., 2010). The influence of an audience could be modified by the audience's species (Plath et al., 2008), sex (Matos & McGregor, 2002), reproductive status (Vignal et al., 2004), familiarity (Dziewieczynski & Perazio, 2012), affiliation (Slocombe et al., 2010), and dominance rank (Townsend & Zuberbuhler, 2009). For instance, chimpanzees were found to produce more food-associated calls if an "important" conspecific (a partner with which they performed coalitions and reciprocal grooming) was nearby.

The presence of her young increased the mother's prosociality in female-female dyads. Its mere presence could induce a production of oxytocin in mothers, which would elicit prosocial responses. Moreover, since female bottlenose dolphins are cooperative breeders (Jefferson et al., 2008), being around their young while building a reciprocal pattern with another female could elicit more prosociality by the mere fact of being in a situation more ecologically close to their natural behaviours. Other experiments suggested an increase of prosociality toward young when females are surrounded by other females. Even in humans, women were found to be more attentive to children when in group constituted exclusively by women; in contrast men were more attentive to children when alone with them rather than surrounded by other men (Berman, 1976). In vervet monkeys, females performed more alarm-calls when they were with their offspring (Cheney & Seyfarth, 1985).

The drop of prosociality in presence of an adult witness might be interpreted as a strategy to prevent conflicts. Indeed, when rewarded individuals are more likely to be harassed (here, to steal the reward), audience effect is expected to decrease the proportion of rewarding acts (Peake et al., 2001). In our study, the recipient individual had not the possibility to influence their likelihood to be rewarded; only the subject could modulate that. We hypothesised that our female subjects had a sufficient understanding of the task and of the consequences of their choices to be able to avoid rewarding the recipient individual in the presence of a potential competitor. An alternative hypothesis could be that the presence of another adult conspecific would decrease the subject attention to the task, causing errors of choices, as Oviatt (2005) suggested in his study on audience effect in motor performance in

humans. In this hypothesis, the fact that this negative effect did not occur when young are around are more difficult to explain. In addition, errors of choices would have led the mean percentage of prosocial choices not to be different from a random choice (*i.e.*, 50% of prosocial choices) Moreover, since bottlenose dolphins have been shown to regulate and manage conflict within the social group (Holobinko & Waring, 2010; Cords & Mann, 2014), our previous hypothesis, even if it seemed more cognitively demanding, appear to be more relevant to us.

Our results showed that the faster a subject learns to associate different consequences to the three objects (*i.e.*, passing and maintaining the criterion of less than 10% of null choices), the more prosocial he was likely to be. This result could suggest that features underlying social interactions could also interact with those involved in non-social situations. Hassabis et al. (2013) found that the brain regions supporting the recollection of prior experiences are also the ones that support the ability to imagine the experiences of other people. Gaesser (2013) proposes that this process may facilitate empathy and promote prosocial behaviours. Some other researchers supported this hypothesis, finding that memory for previous episodes modulates the empathic response to others in a similar situation (Ciaramelli et al., 2013), and that amnesia patients reported lower levels of empathy and demonstrated no increase in prosocial behaviour with an empathic mood induction (Beadle et al., 2013).

GENERAL CONCLUSION

While prosociality is considered as behaviours producing a direct benefit for a recipient without necessarily inducing a cost for the donor, it may happen that the donor, by his own prosocial action, receives some indirect benefits (*e.g.*, expected reciprocity in same sex dolphin dyads, enhanced likelihood of future mating in opposite sex dyads). A greater prosociality toward a potential reproductive mate, which is widely spread in animals (de Waal, 1997c), would maintain the other parent in good health and, ultimately, enhance the likelihood of spreading ones genes.

Our findings on females' choices were consistent with their cooperative breeding pattern: they followed a direct reciprocity pattern, suggesting abilities and motivation to evaluate the quality of the help they received, as another study suggested (Dolivo & Taborsky, 2015), and they enhanced their prosocial tendencies when their young was around. Our results in males' prosocial responses were also consistent with their propensity to cooperate in the wild (especially to get and keep females). Therefore, while reciprocity pattern found in our artificial task seemed to be underpinned by the same features that rules more natural behaviours (cooperate with same sex conspecifics), we also showed a greater prosociality toward potential reproductive mates, which we interpreted as a strategy to increase chances of mating. Our results also highlighted that the fast learners were the most prosocial, suggesting that social and non-social cognitive systems could interact.

It is important to note that we did not expect prosocial responses in every situation. We included several variables to study what constraints and situations could elicit prosociality, without assuming all individuals would be prosocial *de facto*. Even in humans, who are thought to be unique in their ability to expand their empathic concern and emotional sharing from their group to all humanity, some researchers showed that this ability needed to be elicited (Pinker, 2011; Castano, 2012; Kidd & Castano, 2013). While prosociality within a social group should promote individual survival and reproduction (Hamilton, 1964; Preston & de Waal, 2002; Decety & Svetlova, 2012), acting prosocially towards individuals considered as competitors may not be adaptive, because of the limitation of the resources. Therefore, individuals could be motivated to be prosocial or selfish depending on the social context.

Our findings confirm that prosociality could appear in taxa other than primates, suggesting a convergent Evolution phenomenon. The similar levels of social complexity of apes and cetaceans would be due to similar social constraints: a fission-fusion society in which coalitions and cooperation represent the best way to obtain a better access to limited resources.

ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank Bastien Servières and all the trainers who participated to this experiment: Deborah Mallet, Caroline Lévy, Stéphane Lecki, Julie Lovato, Lauranne Torres, Daphné Vergon, Fleur Bessnyoi, and Juana Serrano. We also would like to thank Olivier Adam, from the Université Paris-Sud, who lent us a hydrophone.

REFERENCES

- Acebo, C., & Thoman, E. B. (1995). Role of infant crying in the early mother-infant dialogue. *Physiology & behavior*, 57(3), 541-547.
- Axelrod, R., Hamilton, W. D. (1981). The Evolution of Cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.
- Bates, L. A., Lee, P. C., Njiraini, N., Poole, J. H., Sayialel, K., Sayialel, S., Moss, C. J., & Byrne, R. W. (2008). Do elephants show empathy? *Journal of Consciousness Studies*, 15, 204-225.
- Bateson, M., Nettle, D., & Roberts, G. (2006). Cues of being watched enhance cooperation in a real-world setting. *Biology letters*, 2(3), 412-414.
- Beadle, J. N., Tranel, D., Cohen, N. J., & Duff, M. (2013). Empathy in hippocampal amnesia. *Frontiers in psychology*, 4, 69.
- Ben-Ner, A., Putterman, L., Kong, F., & Magan, D. (2004). Reciprocity in a two-part dictator game. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 53(3), 333-352.
- Berman, P. W. (1976). Social context as a determinant of sex differences in adults' attraction to infants. *Developmental Psychology*, 12(4), 365-366.
- Boehm, C. (1999). *Hierarchy in the Forest: The Evolution of Egalitarian Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Boesch, C. (1994). Cooperative hunting in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, 48(3), 653-667.

- Boesch, C., & Boesch, H. (1989). Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American journal of physical anthropology*, 78(4), 547-573.
- Bolton, G. E., & Katok, E. (1995). An experimental test for gender differences in beneficent behavior. *Economics Letters*, 48(3), 287-292.
- Bowlby, J. (1958). The nature of the child's tie to his mother. *The International journal of psycho-analysis*, 39, 350-373.
- Brosnan, S. F., Salwiczek, L., & Bshary, R. (2010). The interplay of cognition and cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2699-2710.
- Bshary, R., & Grutter, A. S. (2006). Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature*, 441(7096), 975-978.
- Buchan, N. R., Croson, R. T., & Solnick, S. (2008). Trust and gender: An examination of behavior and beliefs in the Investment Game. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 68(3), 466-476.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19762-19766.
- Burkart, J. M., Hrdy, S. B., & Van Schaik, C. P. (2009). Cooperative breeding and human cognitive evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 18(5), 175-186.
- Caldwell, M. C., & Caldwell, D. K. (1966). Epimeletic (care-giving) behavior in Cetacea. In: Norris, K. S. (Ed), *Whales, porpoises and dolphins*. (pp. 755-789). Berkeley: University of California Press.
- Carpenter, J. P. (2007). The demand for punishment. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 62(4), 522-542.
- Carpenter, J. P., & Matthews, P. H. (2004). Why punish? Social reciprocity and the enforcement of prosocial norms. *Journal of evolutionary economics*, 14(4), 407-429.

- Carter, G. G., & Wilkinson, G. S. (2013). Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1753), 20122573.
- Castano, E. (2012). Antisocial behavior in individuals and groups: an empathy-focused approach. In: *The Oxford handbook of personality and social psychology* (pp. 419-445). Oxford University Press.
- Chalmeau, R. (1994). Do chimpanzees cooperate in a learning task? *Primates*, 35(3), 385-392.
- Chalmeau, R., & Gallo, A. (1996). What chimpanzees (*Pan troglodytes*) learn in a cooperative task. *Primates*, 37(1), 39-47.
- Chaudhuri, A., & Gangadharan, L. (2003). Gender differences in trust and reciprocity. Working Paper, Department of Economics, Wellesley College.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1985). Vervet monkey alarm calls: manipulation through shared information? *Behaviour*, 94(1), 150-166.
- Cheney, D. L., Moscovice, L. R., Heesen, M., Mundry, R., & Seyfarth, R. M. (2010). Contingent cooperation between wild female baboons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(21), 9562-9566.
- Chevallier, C., Kohls, G., Troiani, V., Brodtkin, E. S., & Schultz, R. T. (2012). The social motivation theory of autism. *Trends in cognitive sciences*, 16(4), 231-239.
- Ciaramelli, E., Bernardi, F., & Moscovitch, M. (2013). Individualized Theory of Mind (iToM): when memory modulates empathy. *Frontiers in psychology*, 4, 4.
- Connor, R. C. (2007). Dolphin social intelligence: complex alliance relationships in bottlenose dolphins and a consideration of selective environments for extreme brain size evolution in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 587-602.
- Connor, R. C. (2010). Cooperation beyond the dyad: on simple models and a complex society. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2687-2697.

- Connor, R. C., & Norris, K. S. (1982). Are dolphins reciprocal altruists? *American Naturalist*, 119(3), 358-374.
- Connor, R. C., Heithaus, M. R., & Barre, L. M. (1999). Superalliance of bottlenose dolphins. *Nature*, 397(6720), 571-572.
- Connor, R. C., Heithaus, M. R., & Barre, L. M. (2001). Complex social structure, alliance stability and mating access in a bottlenose dolphin 'super-alliance'. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1464), 263-267.
- Connor, R. C., Mann, J., Tyack, P. L., & Whitehead, H. (1998). Social evolution in toothed whales. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(6), 228-232.
- Connor, R. C., Smolker, R. A., & Richards, A. F. (1992). Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(3), 987-990.
- Connor, R. C., Smolker, R., & Bejder, L. (2006). Synchrony, social behaviour and alliance affiliation in Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops aduncus*. *Animal Behaviour*, 72(6), 1371-1378.
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., & Read, A. J. (2000). The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society. In: Mann, J., Connor, R. C., Tyack, P. L., & Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*. (pp. 91-126). Chicago: University of Chicago Press.
- Cords, M., & Mann, J. (2014). Social Conflict Management in Primates: Is There a Case For Dolphins? In: Yamagiwa, J. & Karczmarski, L. (Eds.), *Primates and Cetaceans*. (pp. 207-212). Springer Japan.
- Creel, S., & Creel, N. M. (1995). Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*, 50(5), 1325-1339.
- Cronin, K. A. (2012). Prosocial behaviour in animals: the influence of social relationships, communication and rewards. *Animal Behaviour*, 84(5), 1085-1093.
- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., & Snowdon, C. T. (2010). Prosocial behaviour emerges independent of reciprocity in cottontop tamarins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1701), 3845-3851.

- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., Rothwell, E. S., Silk, J. B., & Snowdon, C. T. (2009). Cooperatively breeding cottontop tamarins (*Saguinus oedipus*) do not donate rewards to their long-term mates. *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 231.
- Cronin, K. A., Van Leeuwen, E. J., Vreeman, V., & Haun, D. B. (2014). Population-level variability in the social climates of four chimpanzee societies. *Evolution and Human Behavior*, 35(5), 389-396.
- Croson, R., & Buchan, N. (1999). Gender and culture: International experimental evidence from trust games. *The American Economic Review*, 89(2), 386-391.
- de Waal, F. B. M. (1982). *Chimpanzee politics: power and sex among apes*. London, UK: Jonathan Cape.
- de Waal, F. B. M. (1993). Reconciliation among primates: A review of empirical evidence and unresolved issues. In: Mason, W. A., & Mendoza, S. P. (Eds.), *Primate Social Conflict*. (pp. 111-143). State University of New York Press, Albany.
- de Waal, F. B. M. (1997)a. *Le bon singe: Les bases naturelles de la morale*. Paris: Editions Bayard.
- de Waal, F. B. M. (1997)b. The chimpanzee's service economy: Food for grooming. *Evolution and Human Behavior*, 18(6), 375-386.
- de Waal, F. B. M. (1997)c. Food transfers through mesh in brown capuchins. *Journal of Comparative Psychology*, 111, 370-378.
- de Waal, F. B. M. (2008). Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy. *The Annual Review of Psychology*, 59, 279-300.
- de Waal, F. B., & Berger, M. L. (2000). Payment for labour in monkeys. *Nature*, 404(6778), 563-563.
- de Waal, F. B., & van Roosmalen, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5(1), 55-66.
- Decety, J. (2011). The neuroevolution of empathy. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1231(1), 35-45.

- Decety, J., & Cowell, J. M. (2014). The complex relation between morality and empathy. *Trends in cognitive sciences*, 18(7), 337-339.
- Decety, J., & Svetlova, M. (2012). Putting together phylogenetic and ontogenetic perspectives on empathy. *Developmental cognitive neuroscience*, 2(1), 1-24.
- Delfour, F. (2006). Marine Mammals in Front of the Mirror-Body Experiences to Self-Recognition: A Cognitive Ethological Methodology Combined with Phenomenological Questioning. *Aquatic Mammals*, 32(4), 517-527.
- Delfour, F., & Marten, K. (2001). Mirror image processing in three marine mammal species: killer whales (*Orcinus orca*), false killer whales (*Pseudorca crassidens*) and California sea lions (*Zalophus californianus*). *Behavioural Processes*, 53(3), 181-190.
- DeScioli, P., & Kurzban, R. (2009). Mysteries of morality. *Cognition*, 112(2), 281-299.
- Diener, E., Fraser, S. C., Beaman, A. L., & Kelem, R. T. (1976). Effects of deindividuation variables on stealing among Halloween trick-or-treaters. *Journal of personality and social psychology*, 33(2), 178.
- Dolivo, V., & Taborsky, M. (2015). Norway rats reciprocate help according to the quality of help they received. *Biology letters*, 11(2), 20140959.
- Douglas-Hamilton, I., Bhalla, S., Wittemyer, G., & Vollrath, F. (2006). Behavioural reactions of elephants towards a dying and deceased matriarch. *Applied Animal Behaviour Science*, 100(1), 87-102.
- Doutrelant, C., & Covas, R. (2007). Helping has signalling characteristics in a cooperatively breeding bird. *Animal Behaviour*, 74(4), 739-747.
- Dufour, V., Pelé, M., Neumann, M., Thierry, B., & Call, J. (2009). Calculated reciprocity after all: computation behind token transfers in orang-utans. *Biology letters*, 5, 172-175.
- Dufwenberg, M., & Muren, A. (2002). *Discrimination by gender and social distance*. Department of Economics, Stockholm University.

- Dugatkin, L. A. (1997). *Cooperation among animals: an evolutionary perspective*. Oxford University Press.
- Dunbar, R. I. M. (1998). The social brain hypothesis. *Brain*, 9(10), 178-190.
- Dunbar, R. I. M. (2004). Gossip in evolutionary perspective. *Review of general psychology*, 8(2), 100-110.
- Dziewieczynski, T. L., & Perazio, C. E. (2012). I know you: familiarity with an audience influences male-male interactions in Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(9), 1277-1284.
- Earley, R. L. (2010). Social eavesdropping and the evolution of conditional cooperation and cheating strategies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2675-2686.
- Eckel, C. C., & Grossman, P. J. (2001). Chivalry and solidarity in ultimatum games. *Economic Inquiry*, 39(2), 171-188.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1973). *Love and hate: On the natural history of basic behaviour patterns*. Aldine Transaction.
- Engelmann, J. M., Herrmann, E., & Tomasello, M. (2012). Five-year olds, but not chimpanzees, attempt to manage their reputations. *PLoS One*, 7(10), e48433.
- Eskelinen, H. C., Winship, K. A., Jones, B. L., Ames, A. E., & Kuczaj II, S. A. (2016). Acoustic behavior associated with cooperative task success in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Animal cognition*, 1-9.
- Fabre, J. (2014). *La communication acoustique chez le dauphin et l'impact de la pollution sonore* (Doctoral dissertation).
- Federowicz, S. M., Beard, D. A., & Connor, R. C. (2003). Food sharing in wild bottlenose dolphins. *Aquatic Mammals*, 29(3), 355-359.
- Fessler, D. M. T., & Haley, K. J. (2003). The strategy of affect: Emotions in human cooperation. In: Hammerstein, P. (Ed.), *The genetic and cultural evolution of cooperation*. (pp. 7-36). Cambridge, MA7 MIT Press.

- Flack, J. C., & de Waal, F. B. M. (2000). Any animal whatever. Darwinian building blocks of morality in monkeys and apes. *Journal of Consciousness Studies*, 7(1-2), 1-29.
- Fourdan, A. & Delfour, F. (2011). Succès et échecs d'une communication symbolique entre l'homme et le dauphin. Proceedings Congrès I.I.I. Intercompréhension, de l'Intraspécifique à l'Interspécifique. Landaul, France. 25-26/11/2011.
- Fruteau, C., Voelkl, B., Van Damme, E., & Noë, R. (2009). Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(29), 12007-12012.
- Gaesser, B. (2013). Constructing memory, imagination, and empathy: a cognitive neuroscience perspective. *Frontiers in psychology*, 3, 576.
- Gallup, G. G. (1970). Chimpanzees: self-recognition. *Science*, 167(3914), 86-87.
- Gazda, S. K., Connor, R. C., Edgar, R. K., & Cox, F. (2005). A division of labour with role specialization in group-hunting bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Cedar Key, Florida. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1559), 135-140.
- Gilby, I. C., Thompson, M. E., Ruane, J. D., & Wrangham, R. (2010). No evidence of short-term exchange of meat for sex among chimpanzees. *Journal of human evolution*, 59(1), 44-53.
- Gomes, C. M., & Boesch, C. (2009). Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. *PLoS One*, 4(4), e5116.
- Gomes, C. M., Mundry, R., & Boesch, C. (2009). Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1657), 699-706.
- Greenberg, J. R., Hamann, K., Warneken, F., & Tomasello, M. (2010). Chimpanzee helping in collaborative and noncollaborative contexts. *Animal Behaviour*, 80(5), 873-880.
- Guinet, C., Barrett-Lennard, L. G. & Loyer, B. (2000). Coordinated attack behavior and prey sharing by killer whales at Crozet archipelago: strategies for feeding on negatively-buoyant prey. *Marine Mammal Science*, 16, 829-834.

- Gurven, M. (2004). To give and to give not: the behavioral ecology of human food transfers. *Behavioral and Brain Sciences*, 27(04), 543-559.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 17-52.
- Harding, R. S. O. (1981). An order of omnivores: nonhuman primate diets in the wild. In: Harding, R. S. O., & Teleki, G. (Eds), *Omnivorous primates: gathering and hunting in human evolution*. (pp. 191-214). Columbia University Press, New York.
- Hart, B. L., Hart, L. A., & Pinter-Wollman, N. (2008). Large brains and cognition: where do elephants fit in? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 32(1), 86-98.
- Hassabis, D., Spreng, R. N., Rusu, A. A., Robbins, C. A., Mar, R. A., & Schacter, D. L. (2013). Imagine all the people: how the brain creates and uses personality models to predict behavior. *Cerebral Cortex*, bht042.
- Hauser, M. D., Chen, M. K., Chen, F., & Chuang, E. (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1531), 2363-2370.
- Hector, A. C. K., Seyfarth, R. M., & Raleigh, M. J. (1989). Male parental care, female choice and the effect of an audience in vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 38(2), 262-271.
- Herman, L. M., Abichandani, S. L., Elhajj, A. N., Herman, E. Y., Sanchez, J. L., & Pack, A. A. (1999). Dolphins (*Tursiops truncatus*) comprehend the referential character of the human pointing gesture. *Journal of Comparative Psychology*, 113(4), 347.
- Hoelzel, A. R. (1991). Killer whale predation on marine mammals at Punta Norte, Argentina; food sharing, provisioning and foraging strategy. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(3), 197-204.
- Holobinko, A., & Waring, G. H. (2010). Conflict and reconciliation behavior trends of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Zoo biology*, 29(5), 567-585.

- Horner, V., Carter, J. D., Suchak, M., & de Waal, F. B. (2011). Spontaneous prosocial choice by chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(33), 13847-13851.
- House, B. R., Silk, J. B., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2014). Task design influences prosociality in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PloS one*, 9(9), e103422.
- Hrdy, S. B. (2009). Mothers and others. *The Evolutionary Origins of Mutual Understanding*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Jaeggi, A. V., & van Schaik, C. P. (2011). The evolution of food sharing in primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(11), 2125-2140.
- Jaeggi, A. V., Burkart, J. M., & Van Schaik, C. P. (2010). On the psychology of cooperation in humans and other primates: combining the natural history and experimental evidence of prosociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2723-2735.
- Jaeggi, A. V., De Groot, E., Stevens, J. M., & Van Schaik, C. P. (2013). Mechanisms of reciprocity in primates: testing for short-term contingency of grooming and food sharing in bonobos and chimpanzees. *Evolution and Human Behavior*, 34(2), 69-77.
- Jefferson, T. A., Webber, M. A., & Pitman, R. L. (2008). *Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification*. Academic Press.
- Johnson, R. H. (1982). Food-sharing behavior in captive Amazon River dolphins (*Inia geoffrensis*). *Cetology*, 43, 1-3.
- Joubert, D. (1991). Elephant wake. *National Geographic*, 179, 39-42.
- Kaplan, H. S., Hooper, P. L., & Gurven, M. (2009). The evolutionary and ecological roots of human social organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3289-3299.
- Kenward, B., Hellmer, K., Winter, L. S., & Eriksson, M. (2015). Four-year-olds' strategic allocation of resources: Attempts to elicit reciprocation correlate negatively with spontaneous helping. *Cognition*, 136, 1-8.

- Kidd, D. C., & Castano, E. (2013). Reading literary fiction improves theory of mind. *Science*, 342(6156), 377-380.
- King, S. L., & Janik, V. M. (2013). Bottlenose dolphins can use learned vocal labels to address each other. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(32), 13216-13221.
- Koenig, A. (1995). Group size, composition, and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 35(4), 311-317.
- Koyama, N. F., Caws, C., & Aureli, F. (2006). Interchange of grooming and agonistic support in chimpanzees. *International journal of primatology*, 27(5), 1293-1309.
- Krützen, M., Sherwin, W. B., Connor, R. C., Barré, L. M., Van de Castele, T., Mann, J., & Brooks, R. (2003). Contrasting relatedness patterns in bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) with different alliance strategies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1514), 497-502.
- Kuczaj, S. A., Frick, E. E., Jones, B. L., Lea, J. S., Beecham, D., & Schnöller, F. (2015b). Underwater observations of dolphin reactions to a distressed conspecific. *Learning & behavior*, 43(3), 289-300.
- Kuczaj, S. A., Winship, K. A., & Eskelinen, H. C. (2015a). Can bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) cooperate when solving a novel task? *Animal cognition*, 18(2), 543-550.
- Kuczaj, S., Tranel, K., Trone, M., & Hill, H. (2001). Are animals capable of deception or empathy? Implications for animal consciousness and animal welfare. *Animal Welfare*, 10, 161-173.
- Kurzban, R., DeScioli, P., & O'Brien, E. (2007). Audience effects on moralistic punishment. *Evolution and Human behavior*, 28(2), 75-84.
- Lakshminarayanan, V. R., & Santos, L. R. (2008). Capuchin monkeys are sensitive to others' welfare. *Current Biology*, 18(21), R999-R1000.
- Latane, B. (1970). Field studies of altruistic compliance. *Representative Research in Social Psychology*, 1, 49-61.

- Lee, P. C. (1987). Allomothering among African elephants. *Animal Behaviour*, 35(1), 278-291.
- Lee, P. C., & Moss, C. J. (1986). Early maternal investment in male and female African elephant calves. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(5), 353-361.
- Leimar, O., & Hammerstein, P. (2001). Evolution of cooperation through indirect reciprocity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1468), 745-753.
- Leimgruber, K. L., Shaw, A., Santos, L. R., & Olson, K. R. (2012). Young children are more generous when others are aware of their actions. *PLoS One*, 7(10), e48292.
- MacLean, P. D. (1985). Brain evolution relating to family, play, and the separation call. *Archives of General Psychiatry*, 42(4), 405-417.
- Mann, J., & Smuts, B. B. (1998). Natal attraction: allomaternal care and mother–infant separations in wild bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 55(5), 1097-1113.
- Marino, L., Connor, R. C., Fordyce, R. E., Herman, L. M., Hof, P. R., Lefebvre, L., Lusseau, D., McCowan, B., Nimchinsky, E. A., Pack, A. A., Rendell, L., Reidenberg, J. S., Reiss, D., Uhen, M. D., Van der Gucht, E., & Whitehead H. (2007). Cetaceans have complex brains for complex cognition. *PLoS Biology*, 5(5), e139.
- Marlowe, F. W. (2009). Hadza cooperation. *Human Nature*, 20(4), 417-430.
- Massen, J. J., Van Den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2010). Generous leaders and selfish underdogs: pro-sociality in despotic macaques. *PLoS One*, 5(3), e9734.
- Matos, R. J. (2002). Social influences on signalling: Audience effects and communication networks. Ph.D. thesis, University of Copenhagen.
- Matos, R. J., & McGregor, P. K. (2002). The effect of the sex of an audience on male-male displays of Siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Behaviour*, 139(9), 1211-1221.

- Maze-Foley, K., & Würsig, B. (2002). Patterns of social affiliation and group composition for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in San Luis Pass, Texas. *Gulf of Mexico Science*, 20(2), 122-134.
- McDonald, P. G., Te Marvelde, L., Kazem, A. J., & Wright, J. (2008). Helping as a signal and the effect of a potential audience during provisioning visits in a cooperative bird. *Animal Behaviour*, 75(4), 1319-1330.
- Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science*, 311(5765), 1297-1300.
- Melis, A. P., Warneken, F., Jensen, K., Schneider, A. C., Call, J., & Tomasello, M. (2011). Chimpanzees help conspecifics obtain food and non-food items. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278, 1405-1413.
- Milinski, M., & Wedekind, C. (1998). Working memory constrains human cooperation in the Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(23), 13755-13758.
- Milinski, M., Semmann, D., & Krambeck, H. J. (2002). Reputation helps solve the 'tragedy of the commons'. *Nature*, 415(6870), 424-426.
- Möller, L. M., Beheregaray, L. B., Harcourt, R. G., & Krützen, M. (2001). Alliance membership and kinship in wild male bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) of southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1479), 1941-1947.
- Nakahara, F., Komaba, M., Sato, R., Ikeda, H., Komaba, K., & Kawakubo, A. (2016). Spontaneous prosocial choice by captive bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Behavioural Processes*, 135, 8-11.
- 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), 1-11.
- Nowak, M. A., & Sigmund, K. (1998). The dynamics of indirect reciprocity. *Journal of theoretical biology*, 194(4), 561-574.

- Nowak, M. A., & Sigmund, K. (2005). Evolution of indirect reciprocity. *Nature*, 437(7063), 1291-1298.
- Oviatt, D. P. 2005. Social facilitation and motor performance: a meta-analysis. Thesis submitted to the Faculty of the Graduate School of the University of Maryland.
- Pack, A. A., & Herman, L. M. (2004). Bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) comprehend the referent of both static and dynamic human gazing and pointing in an object-choice task. *Journal of Comparative Psychology*, 118(2), 160-171.
- Pack, A. A., & Herman, L. M. (2007). The dolphin's (*Tursiops truncatus*) understanding of human gazing and pointing: Knowing what and where. *Journal of Comparative Psychology*, 121(1), 34-35.
- Payne, K. (1998). *Silent thunder: in the presence of elephants*. Simon and Schuster.
- Peake, T. M., Terry, A. M. R., McGregor, P. K., & Dabelsteen, T. (2001). Male great tits eavesdrop on simulated male-to-male vocal interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1472), 1183-1187.
- Pinker, S. (2011). *The better angels of our nature: The decline of violence in history and its causes*. Penguin UK.
- Pinto, A., Oates, J., Grutter, A., & Bshary, R. (2011). Cleaner wrasses *Labroides dimidiatus* are more cooperative in the presence of an audience. *Current Biology*, 21(13), 1140-1144.
- Plath, M., Blum, D., Schlupp, I., & Tiedemann, R. (2008). Audience effect alters mating preferences in a livebearing fish, the Atlantic molly, *Poecilia mexicana*. *Animal Behaviour*, 75(1), 21-29.
- Plotnik, J. M., & de Waal, F. B. M. (2014). Asian elephants (*Elephas maximus*) reassure others in distress. *PeerJ*, 2, e278.
- Plotnik, J. M., De Waal, F. B., & Reiss, D. (2006). Self-recognition in an Asian elephant. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(45), 17053-17057.

- Plotnik, J. M., Lair, R., Suphachoksahakun, W., & de Waal, F. B. (2011). Elephants know when they need a helping trunk in a cooperative task. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(12), 5116-5121.
- Poole, J. (1996). *Coming of Age with Elephants: A Memoir*. New York: Hyperion
- Poole, J. H., & Moss, C. J. (2008). Elephant sociality and complexity: the scientific evidence. In: Wemmer, C., & Christen, K. (Eds) *Elephants and ethics: toward a morality of co-existence*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Preston, S. D., & de Waal, F. B. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and brain sciences*, 25(1), 1-20.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Reiss, D., & Marino, L. (2001). Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5937-5942.
- Reynolds III, J. E., & Wells, R. S. (2003). *Dolphins, whales, and manatees of Florida*. University Press of Florida.
- Reynolds III, J., Wells, R., & Eide, S. (2000). *The Bottlenosed Dolphin*. Gainesville, FL: University Press of Florida.
- Roberts, G. (1998). Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1394), 427-431.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2007). Generalized reciprocity in rats. *PLoS Biology*, 5(7), e196.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2008). The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 499-505.

- Schneeberger, K., Dietz, M., & Taborsky, M. (2012). Reciprocal cooperation between unrelated rats depends on cost to donor and benefit to recipient. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 1.
- Schulte, B. A. (2000). Social structure and helping behavior in captive elephants. *Zoo Biology*, 19(5), 447-459.
- Schulte-Rüther, M., Markowitsch, H. J., Shah, N. J., Fink, G. R., & Piefke, M. (2008). Gender differences in brain networks supporting empathy. *Neuroimage*, 42(1), 393-403.
- Schwieren, C., & Sutter, M. (2008). Trust in cooperation or ability? An experimental study on gender differences. *Economics Letters*, 99(3), 494-497.
- Silk, J. B., & House, B. R. (2011). Evolutionary foundations of human prosocial sentiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(Supplement 2), 10910-10917.
- Slocombe, K. E., Kaller, T., Turman, L., Townsend, S. W., Papworth, S., Squibbs, P., & Zuberbühler, K. (2010). Production of food-associated calls in wild male chimpanzees is dependent on the composition of the audience. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(12), 1959-1966.
- Smith, E. A., & Bliege Bird, R. L. (2005). Costly signaling and cooperative behavior. In: Gintis, H., Bowles, S., Boyd, R., & Fehr, E. (Eds), *Moral sentiments and material interests: the foundations of cooperation in economic life*. (pp. 115-148). Cambridge, MA: MIT Press.
- Snijders, C., & Keren, G. (2001). Do you trust? Whom do you trust? When do you trust? *Advances in Group Processes*, 18, 129-160.
- Spreng, R. N. (2013). Examining the role of memory in social cognition. *Frontiers in psychology*, 4, 437.
- Stanton, M. A., Gibson, Q. A., & Mann, J. (2011). When mum's away: a study of mother and calf ego networks during separations in wild bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*). *Animal Behaviour*, 82(2), 405-412.

- Stavrova, O., & Ehlebracht, D. (2015). A Longitudinal Analysis of Romantic Relationship Formation, The Effect of Prosocial Behavior. *Social Psychological and Personality Science*, 6(5), 521-527.
- Stevens, J. R., & Hauser, M. D. (2004). Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in cognitive sciences*, 8(2), 60-65.
- Stevens, J. R., Cushman, F. A., & Hauser, M. D. (2005). Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 499-518.
- Tennie, C., Frith, U., & Frith, C. D. (2010). Reputation management in the age of the world-wide web. *Trends in cognitive sciences*, 14(11), 482-488.
- Townsend, S. W., & Zuberbuhler, K. (2009). Audience effects in chimpanzee copulation calls. *Communicative & integrative biology*, 2(3), 282-284.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly review of biology*, 46, 35-57.
- Tsai, Y. J. J., & Mann, J. (2013). Dispersal, philopatry, and the role of fission-fusion dynamics in bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 29(2), 261-279.
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1987). Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 35(2), 577-589.
- van Schaik, C. P., & Burkart, J. M. (2010). Mind the gap: cooperative breeding and the evolution of our unique features. In: Kappeler, P. M., & Silk, J. B. (Eds.), *Mind the Gap*. (pp. 477-496). Springer Berlin Heidelberg.
- Vignal, C., Mathevon, N., & Mottin, S. (2004). Audience drives male songbird response to partner's voice. *Nature*, 430(6998), 448-451.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2006). Altruistic helping in human infants and young chimpanzees. *Science*, 311(5765), 1301-1303.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2009). The roots of human altruism. *British Journal of Psychology*, 100(3), 455-471.

- Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. (2007). Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biology*, 5(7), 1414-1420.
- Washabaugh, K. F., Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2002). Variations in care for cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Animal Behaviour*, 63(6), 1163-1174.
- Wells, R. S., Scott, M. D., & Irvine, A. B. (1987). The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. In: Genoways, H. (Ed.), *Current mammalogy*. (pp. 247-305). Springer US.
- Wentzel, K. R. (1991). Relations between social competence and academic achievement in early adolescence. *Child development*, 62(5), 1066-1078.
- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308(5955), 181-184.
- Wilkinson, G. S. (1988). Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethology and Sociobiology*, 9(2-4), 85-100.
- Wobber, V., Wrangham, R., & Hare, B. (2010). Bonobos exhibit delayed development of social behavior and cognition relative to chimpanzees. *Current Biology*, 20(3), 226-230.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2009). Chimpanzees help each other upon request. *PLoS One*, 4(10), e7416.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2012). Chimpanzees' flexible targeted helping based on an understanding of conspecifics' goals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(9), 3588-3592.
- Zajonc, R. B. (1965). *Social facilitation*. Research Center for Group Dynamics, Institute for Social Research, University of Michigan.
- Zöttl, M., Heg, D., Chervet, N., & Taborsky, M. (2013). Kinship reduces alloparental care in cooperative cichlids where helpers pay-to-stay. *Nature communications*, 4, 1341.

CHAPITRE IV

**ARTICLE SUR L'ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES
CANARIS DOMESTIQUES (*SERINUS CANARIA*)**

Parental expertise and personality impact prosociality and reciprocity in domestic canaries (*Serinus canaria*).

Mathilde Lalot^{1*} & Dalila Bovet¹

¹ Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Nanterre, Nanterre, France

* Corresponding author

E-mail: mathilde.lalot@gmail.com (ML)

ABSTRACT

While prosociality (providing a benefit to a conspecific with or without a cost for the actor) has been shown to exist outside humans, most studies still involve primate species. The few experiments investigating prosocial behaviours in birds, using often corvids and psittacids, provide conflicting results. We conducted a Prosocial Choice Task with a monogamous bird species presenting biparental care, the domestic canary (*Serinus canaria*). In our experiment, the subject could choose between three options: a prosocial, a selfish, and a null option. We also conducted a food sharing experiment and measured several personality traits. Our results highlighted prosocial tendencies and reciprocity among reproductive mates. We also found a higher propensity to be prosocial in females but better sharing abilities in males. Overall, individuals which have previously been parents were more prosocial, better at sharing food, and used communication more suitably and more efficiently than nulliparous individuals. We also highlighted some interaction between prosociality, learning abilities and personality, proactive individuals being fast learners and exhibiting more prosociality, while reactive individuals being slow learners and exhibiting more reciprocity. Our results suggest that a great number of sessions and a very strict criterion (and thus long experiments) may constitute another approach to study prosociality, complementary with those using big-brain corvids and psittacids, strong social bonds being sufficient to elicit prosocial responses.

Key-words: Prosociality – Reciprocity – Food sharing – Parental care – Communication – Personality – Canaries – *Serinus canaria*

INTRODUCTION

While a growing amount of studies investigate the existence of prosocial behaviours outside humans, most of them involve primate species (Warneken & Tomasello, 2006; Burkart et al., 2007; de Waal, 2008; Lakshminarayanan & Santos, 2008; Horner et al., 2011). Prosocial behaviours may be defined as behaviours that benefits others at no or low cost to the actor (Silk & House, 2011).

Considering the complex cognitive skills reported in some bird species, it could be highlighting to study prosocial abilities in the Aves taxa. It is now widely accepted that a convergent cognitive Evolution appeared between birds and mammals (Emery & Clayton, 2004; Emery, 2006). For instance, magpies have shown some abilities in self-recognition in a mirror (Prior et al., 2008), which may indicate a certain level of Theory of Mind. Western scrub jays exhibited episodic-like memory in relation to different caching contexts (Clayton & Dickinson, 1998; de Kort et al., 2005). Some corvids are also able to flexibly plan for the future, in caching contexts (Raby et al., 2007), but also in tool-using and in bartering with humans contexts (Kabadayi & Osvath, 2017). Corvids and psittacids are known for their complex ability to use and manufacture tools adapted to the situation (Bentley-Condit & Smith, 2010; McGrew, 2013; Shumaker et al., 2011; Auersperg et al., 2012). They are also able to solve problems insightfully and to make inferences about causal mechanisms (Huber & Gajdon, 2006; Taylor et al., 2012; van Horik & Emery, 2016). Corvids (Heinrich, 1995; Heinrich & Bugnyar, 2005), parrots (Werdenich & Huber, 2006; Schuck-Paim et al., 2009; Krasheninnikova et al., 2013), and budgerigars (Dücker & Rensch, 1977) showed an ability to rapidly, if not spontaneously, solve complicated configurations of the vertical string-pulling tasks, discriminating between rewarded, unrewarded, and broken strings, as well as discriminating between pulling strings based on the perceived effort required to retrieve a reward (Pfuhl, 2012).

Clayton & Emery (2015) suggested that avian brain would be a great model for understanding core aspects of human cognition, despite differences in the neuro-architecture of the brains of birds and mammals. Moreover, Olkowicz et al. (2016) showed that the brains of parrots and songbirds contain on average twice as many neurons as primate brains of the same mass, which indicate that avian brains have higher neuron packing densities than mammalian brains.

Regarding social intelligence and prosocial behaviours, some birds match or surpass some primate species. Ravens, for example, were found to understand third-party relationships (Massen et al., 2014), to provide agonistic support (Fraser & Bugnyar, 2012), post-conflict consolation, and reconciliation (Fraser & Bugnyar, 2010). Some bird species have been reported to hunt in cooperation in the wild, such as Harris' hawks (Bednarz, 1988), common ravens (Hendricks & Schlang, 1998), and brown necked ravens (Yosef & Yosef, 2010). Corvids and psittacids have also been seen cooperatively chasing away larger predators or dominant pairs from prey items (Heinrich & Marzluff, 1991; Marzluff et al., 1996; Jones & Tye, 2006). Corvids and psittacids were even able to cooperate in an artificial loose-string task (Seed et al., 2008; Péron et al., 2011; Massen et al., 2015a; Schwing et al., 2016). They were able to take account of the identity and relative efforts and payoffs of cooperative partners (Asakawa-Haas et al., 2016; Massen et al., 2015a), and cooperate more often and more efficiently with affiliated conspecifics (Seed et al., 2008; Massen et al., 2015a; Schwing et al., 2016). Schwing et al. (2016) suggested that, because corvids and psittacids tested in loose-string tasks were not proved to understand the need and action of the partner (failing to inhibit their pulling behaviours when waiting for the partner arrival), factors influencing cooperation tasks would be the same as those influencing a food-sharing situation.

A factor that requires a particular attention, in cooperation tasks as in prosocial tasks, is inequity aversion. In several experiments, subjects tended to cease to participate actively as soon as they were not rewarded anymore while their partner was so, in providing the same working effort (Wascher & Bugnyar, 2013; Massen et al., 2015a; Schwing et al., 2016). This phenomenon could happen against the will of the experimenter if he does not control the possibility for both the subject and the partner to steal the reward of the other one.

Prosocial behaviours may include helping and food sharing. Many birds, including several species of corvids, spontaneously and actively share food (Heinrich & Marzluff, 1995; de Kort et al., 2003, 2006; von Bayern et al., 2007; Scheid et al., 2008; Ostojić et al., 2013, 2014; Duque & Stevens, 2016). Although most studies on prosociality focused on primates, active food sharing have been proved to occur much more frequently in corvids than in primates (de Kort et al., 2006; Duque & Stevens, 2016). Helping in birds has mainly been reported in cooperative breeders. Cooperative breeding birds, such as long-tailed tits, have been found to exhibit redirected helping in which failed breeders became helpers, usually at a

relative's nest (Russell & Hatchwell, 2001; Dickinson & Hatchwell, 2004; Sharp et al., 2005; Hatchwell, 2009; Nam et al., 2010). Thus, helping could be considered as a product of kin selection (Hatchwell et al., 2013). Moreover, the fact that they failed at reproducing could decrease the helpers' cost of such an investment. Brown (1987) reported that, in the vast majority of cooperatively breeding birds, helping is facultative.

Recent studies investigated other-regarding preferences in birds, using Prosocial Choice Tasks (PCT), and reported conflicting results.

Schwab et al. (2012) tested whether jackdaws would show prosocial behaviours (providing benefits to others at no cost to themselves) and altruistic behaviours (providing benefits to others while incurring costs) with both sibling and non-sibling recipients. In the prosocial condition, a box was baited on both the actor's and the recipient's side (1/1 option), whereas another box provided food only for the actor (1/0 option). In the altruistic condition, the boxes contained food for either the actor (1/0 option) or the recipient (0/1 option). Schwab et al. found that prosociality and even altruism could be elicited by the recipient's behaviour (as we will discuss below) and were higher toward opposite sex recipients. Di Lascio et al. (2013) also used a similar PCT procedure in which the ravens had to choose between the prosocial option (1/1 option) and the selfish one (1/0 option), having (for the same "cost") the possibility to reward a conspecific, in the first experiment, or the experimenter, in the second experiment. However, in both experiments, birds did not exhibit any prosocial preference.

Massen et al. (2015b) tested sub-adult ravens' willingness to offer a conspecific a token, which, in contrast to the actor itself, the recipient could exchange for a food reward with an experimenter. Authors did not find any other-regarding preferences either; ravens generally preferred to cache the tokens rather than transferred them to conspecifics. The authors suggested the lack of prosociality in ravens could be due to their sense of fairness, a trait recently reported to exist in ravens (Wascher & Bugnyar, 2013), which may compete with their prosocial tendency (since in Massen et al.'s experiment, giving the token would lead to reward a conspecific while the actor is not rewarded). However, they reported some acts of spontaneous helping during their experiment. Indeed, one bird consistently transferred tokens to conspecifics. It appeared that this bird was weakly integrated in the group. Massen et al. suggested that its prosociality might be a way to become better integrated, much like primates groom up the hierarchy for tolerance (Seyfarth, 1977; von Bayern et al., 2007).

As well, Lambert et al. (2017) used a PCT procedure in which ravens received no rewards for themselves (0/0 options versus 0/1 option). Subjects did not demonstrate any prosocial tendency and the relationship between the subject and the recipient had no influence on the subject's choices. The major issue in this paradigm was that most of the birds ceased to pull on test trials when they received no reward for themselves (but continued to pull on the motivation trials that were interspersed throughout the session). These results strongly suggest that inequity aversion could outweigh any chance of prosociality.

Horn et al. (2016) performed a group service paradigm with azure-winged magpie, using an apparatus with a seesaw mechanism in which, when a bird landed on the perch, its weight moved the seesaw down. Two positions were available to subjects. When food was placed in front of the perch a subject could deliver food to itself by landing on the perch. When food was placed on the other side of the board and a bird landed on the perch, it could not obtain the food itself but, by staying on the perch, it made the food available to the rest of the group. Azure-winged magpies proactively provided food to their group members at very high rates. One criticism that might be made is that, when food is positioned on the other side of the board, the only action (besides doing nothing) that could be done by the subject was considered prosocial. This apparatus did not provide any selfish choice, thus the absence of inhibition or self control from the subject could be interpreted as prosocial.

Besides corvids, only two PCT experiments were performed in birds, involving psittacids. Péron et al. (2013, 2014) used a PCT procedure in which African grey parrots could choose between an altruistic option (0/1), a prosocial option (1/1), a selfish option (1/0), and a null option (0/0), to reward or not a conspecific (in the first experiment) or an experimenter (in the second experiment) playing the role of a prosocial, selfish or copycat partner. The two subjects tended to be prosocial toward the prosocial human and selfish toward the selfish human, suggesting a limited understanding of reciprocity.

Prosociality may rely on reciprocity, as soon as individuals have the possibility to interact repeatedly, show mutual dependence (Trivers, 1971) and the ability to remember past interactions with different conspecifics (Axelrod & Hamilton, 1981). While some exchanges of services (grooming against support for instance) have been observed in primates in the wild, reciprocity associated with food exchanges have been widely studied in vampire bats (Wilkinson, 1984, 1988; Carter & Wilkinson, 2013), reporting that bats shared the product of

their hunt (blood) with unlucky conspecifics as soon as they were seen sharing before. Regarding artificial tasks in controlled conditions, reciprocity have been reported in primates species (bonobos: Jaeggi et al., 2010, 2013; orang-utans: Dufour et al., 2009; Baboons: Cheney et al., 2010; capuchins: de Waal & Berger, 2000; vervet monkeys: Fruteau et al., 2009; cotton-top tamarins: Hauser et al., 2003), and in rats (Rutte & Taborsky, 2008; Dolivo & Taborsky, 2015). Reciprocal patterns have also been shown in birds. For instance, pied flycatchers were shown to help conspecifics that helped them before to mob owls in their territories (Krams et al., 2008). In addition, ravens reciprocate agonistic support, especially toward conspecifics who preened them, suggesting ravens, like primates (Silk, 1982, 1992; Hemelrijk & Ek, 1991; Noë & Hammerstein, 1995; Watts, 2002; Schino, 2007), could “trade” support from a conspecific in exchange for preening (Fraser & Bugnyar, 2012). Müller et al. (2017) showed that ravens still remembered the quality (in term of fairness) of one session of 15 exchanges after a month, remembering which experimenter made “fair” exchanges (i.e., trading a low-quality for a high-quality food item) and which experimenter was “unfair” . Regarding PCT procedure, jackdaws have been reported to give food to those they received food from (de Kort et al., 2006).

Sex and Parental Care

Massen et al. (2010), using a prosocial task involving two trays (pulling one tray rewarded a conspecific and the actor while pulling the other one only rewarded the actor), found that female macaques were more prosocial than males. Authors argued that females, having “family ranks” inherited from their mothers in this species, were more prosocial in order to sustain their rank position, as they stay in their group their whole life. Similarly, Carter & Wilkinson (2013) reported that females shared more often than males. However, this difference appeared only in groups in which stability of females’ relationships was higher than males’ (Wilkinson, 1985).

Differences between sexes have also been shown in reciprocal tendencies, as de Waal (1997) found that, in capuchin monkeys, only females shared in an exact reciprocal way, the amount of food shared being influenced by the level of affiliation between the actor and the recipient.

According to Decety & Cowell (2014), difference between sexes occurs because empathy has evolved in the context of parental care and group living. Behavioural ecology and behavioural economic literature also widely accept that parental care patterns may strongly influence each sex social abilities and behavioural tendencies. Because of sex differences in prosocial tendencies and empathic abilities found in some studies, and because these studies mostly involved species in which parental care patterns are predominantly maternal, it is widely assumed that prosocial and empathic abilities are more developed in females due to their constraints toward the offspring. This paradigm induces that, in species presenting mostly maternal care, females would become more prosocial and more empathic than males to be more efficient in their awareness of their young emotional states and, finally, to be able to response to their young's needs more rapidly. This difference should thus be weaker (if not disappear) in biparental care species.

In birds, while the vast majority of bird species present a monogamous pattern with biparental cares (Lack, 1968), some differences between sexes have been reported, but showing a propensity to act prosocially in males rather than females. In long-tailed tits, a cooperative breeding species, males were found to be more likely to help the reproductive pair than females were (Sharp et al., 2011). Hatchwell et al. (2013) reported that 85% of helpers were males. In keas, a New Zealand parrot, Schwing et al. (2016) showed, in a sharing food experiment, that males cooperated more with each other than with females or than females with each other. Diamond & Bond (1999) noted that, in keas, males were the sole provider of food for the female and chicks during nesting.

The breeding pattern in birds was sometimes used as an explanation for the discrepancies in PCT results in birds. Indeed, Massen et al. (2015b), as well as Horn et al. (2016), argued that the fact that three closely related species (raven, jackdaws and azure-winged magpies) exhibited such different results in prosocial experiments might be due to the fact that they present different breeding systems: jackdaws and azure-winged magpies breed in colonies (Johnsson, 1994; Komeda et al., 1987), whereas ravens exclusively breed in territorial pairs (Heinrich, 1999). Jackdaws do not show allo-parental care (cooperative breeding), but their openness to communal breeding does require more intraspecific tolerance than the territorial ravens, which may have led to the evolution of more pronounced prosocial

tendencies (Burkart et al., 2014). Azure-winged magpies are colonial cooperative breeders, in which helping is performed by both related and unrelated group members and is relatively flexible with regard to who helps when (Komeda et al., 1987).

Monogamous pair bond is considered to be the most symmetrical and exclusive relationship (Emery et al., 2007) and is expected to present the strongest expression of prosociality in many species (Cronin, 2012). In monogamous birds, most agonistic supports performed occurred among kin and reproductive mates (greylag geese: Scheiber et al., 2005; ravens: Fraser & Bugnyar, 2012; see Emery et al., 2007 for a review), and reciprocity of these supports, as well as reciprocity between exchanges of agonistic support for preening, was only observed in reproductive mates (Fraser & Bugnyar, 2012). In Schwab et al.'s (2012) experiment, jackdaws were more prosocial towards recipients of the opposite sex, regardless of their own sex. Moreover, this effect was even more pronounced in the altruistic condition.

Communication

In PCT studies, the food source is not always accessible to the recipient individual and his range of actions and decisions are quite restrained. Thus, being unable to access the reward alone, the recipient often communicates his motivation to get the food by making vocalisations or movements toward it (Burkart et al., 2007; Cronin et al., 2009). This communication about its interest in the reward could lead the subject to become more prosocial, by allowing the subject to access the recipient's emotional state and to be affected by it through emotional contagion (Preston & de Waal, 2002; de Waal, 2008).

Literature divides communications from the recipient in two categories: interest in the reward and direct requests/pressures, the former being considered as less intense than the latter (Horner et al., 2011; Cronin, 2012).

In chimpanzees (Warneken et al., 2007), as well as in orang-utans (Pelé et al., 2009; Dufour et al., 2009), and in capuchin monkeys (Barnes et al., 2008), recipients producing "interest in the reward" communications (begging gestures or pointed directly at the object) elicited more prosocial responses. However, experiments using PCT procedures in primates did not find this effect (chimpanzees: Vonk et al., 2008; common marmosets: Burkart et al.,

2007). Moreover, a study reported a decrease in prosocial responses after “interest of the reward” communications (cotton-top tamarins: Cronin et al., 2009).

Exhibiting direct requests (gestures and vocalizations specifically directed toward the subject) is thought to be more efficient, as it has been reported to elicit more prosocial responses than communications directed toward the reward (Warneken et al., 2007; Yamamoto & Tanaka, 2009a). That kind of communications has only been described in apes (especially chimpanzees), in which the experimenters reported gestures that were unambiguously directed toward the partner. Two experiments using a PCT procedure with chimpanzees showed that direct requests increased the subject’s prosociality (de Waal et al., 2008; Yamamoto & Tanaka, 2009b). However, Horner et al. (2011) showed that, while the subject’s prosociality was increased by attention-getting behaviours (behaviours not directed toward the subject, such as self-scratching, noise, food-grunts, or hitting the caging), it significantly dropped after direct requests and pressures (behaviours directed toward the subject, such as poking the subject, begging with an open hand, aimed displaying with pilo-erection and hooting).

Regarding species other than primates, still using a PCT procedure, a recent study suggest that these “interest in the reward” communications could facilitate prosocial tendencies. Schwab et al. (2012) showed that jackdaws made more prosocial choices when recipients approached the food compared to when they were at a distance. However, Schwab et al. attributed this effect to local or stimulus enhancement rather than an increased appreciation of the partner’s need.

Individual Features

Recent findings in neuroscience highlight striking interactions between memory and social cognitive processes, such as empathy and prosociality (Spreng, 2013). Hassabis et al. (2013) found that the brain regions supporting the recollection of prior experiences are also the ones that support the ability to imagine the experiences of other people. Gaesser (2013) suggested that this process may facilitate empathy and promote prosocial behaviours. Amnesia patients reported lower levels of empathy and demonstrated no increase in prosocial behaviour with an empathic mood induction (Beadle et al., 2013). Besides, in human children,

cooperation has been found to enhance the development of cognitive abilities (Carleton et al., 1980). These studies suggest that the interactions between the brain functions underlying processes like empathy, prosociality, and mere memory could be more complexly tangled than previously thought and that these processes could express differently regarding the familiarity of the conspecifics with which one interacts.

In many species, individuals' personality has been shown to influence the group's dynamic (water striders: Sih & Watters, 2005; dolphins: Birgersson et al., 2014) and the formations of relationships (rhesus macaques: Weinstein & Capitanio, 2008). For instance, greater variability in sociality was reported to be associated with more affiliative behaviours between different macaque species (*Macaca sp.*: Capitanio, 2004). Personality has even been observed to affect the success, or lack thereof, of cooperative interactions in bonobos (Hare et al., 2007) and in rooks (Scheid & Noë, 2010).

Inter-individual variations in learning abilities were also found to correlate with personality, bold individuals performing generally better than shyer ones (monkeys: Toxopeus et al., 2005; dogs: Svartberg, 2002; ravens: Range et al., 2006). Furthermore, Scheid & Noë (2010) showed that bolder rooks were more willing to participate in the task, whereas shyer ones were more influenced by the behaviour of their partner. In pheasant chicks as well, personality traits were shown to play an important roles in determining whether or not particular individuals participate in cognitive tests (van Horik et al., 2016). Moreover, in several birds and mammals species, it was reported that individuals with proactive traits (*e.g.*, bold, explorative, aggressive) learned associations faster than reactive individuals (*e.g.*, shy, less explorative, non-aggressive) did, while reactive individuals performed better than proactive ones at reversal learning tasks (black-capped chickadees: Guillette et al., 2009; great tits: Exnerová et al., 2010; Brazilian Guinea pig: Guenther et al., 2014).

We conducted a PCT experiment in domestic canaries, testing both members of reproductive pairs. Subjects had to choose between three alternatives: a prosocial one (1/1), a selfish one (1/0), and a null one (0/0). This last option was used as a control to let the experimenter know about individuals' learning progress. The effort required was low and the same for each choice. Our methodology was also designed to avoid complex apparatus,

eliminate location biases, avoid competitive behaviours (the food reward not being visible before the subject's choice), enhance communication and make the choice and consumption of reward visible and audible for both the subject and the recipient; not controlling these factors having been proved to cause negative results in many studies (Warneken & Tomasello, 2006, 2009; Horner et al., 2011; Melis et al., 2011; Silk & House, 2011; House et al., 2014). We also conducted a sharing food test in which one member of the reproductive pair was given food, which could be regurgitated to the other bird, food deprived.

We chose to test prosociality in a monogamous bird presenting biparental care: domestic canary, *Serinus canaria*. This species has been reported to be highly motivated by food reward, and to constitute a suitable model to study personality (Ung et al., 2014; Lalot et al., 2016). Besides, female canaries are efficient in evaluating the quality of the possible mates and in investing their energy in reproduction according to this evaluation (Voigt & Leitner, 1998; Leitner et al., 2001; Garcia-Fernandez, 2009, Garcia-Fernandez et al., 2013). Canaries of both sexes greatly invest in parental care (Voigt et al., 2003). Moreover, this species is also known to be present some variability in their communication, some song showing cues of attractiveness, for example (Waser & Marler, 1977; Vallet & Kreutzer, 1995).

Considering literature and canaries' social skills, we expected to see prosociality and reciprocity between reproductive mates. Because they present a biparental care pattern in which both sexes invest time and energy, we did not expect clear differences between sexes. Some of our subjects having previously been parents, we assumed that, regardless of their sexes, they would be more prosocial, more reciprocal, and would use communication more efficiently. We also expected that the most prosocial individuals in the PCT would also be the most generous at the food sharing test. Regarding the possible influence of the recipient communication on the subject choice, we assumed that, like in Horner et al.'s (2011) and Schwab et al.'s (2012) studies, interest in the reward communications would enhance prosociality while pressures would decrease it. Like in other bird species, we expected that the most aggressive, bold, and obstinate canaries would be more prosocial while less aggressive, less bold, and less obstinate ones would be more reciprocal (adapting their choice according to a direct reciprocity pattern). We also assumed that fast learners would be the most aggressive, bold, and obstinate canaries.

MATERIALS AND METHODS

Subjects & housing

This study involved 32 domestic canaries (*Serinus canaria*), including 16 males (from 5 to 9 years old; 7.05 years old on average, with a standard deviation of 1.10 year) and 16 females (from 4 to 8 years old; 5.33 years old on average, with a standard deviation of 1.19 year), all born in captivity. Some of our subjects (20 out of our 32 individuals) have been breeding once to three times in their life. Although they were not effectively parenting at the time of our experiments, we referred them as “parents”, while the other canaries were referred as “nulliparous”. Individuals were put in reproductive pairs regardless of their “parental” status.

Our subjects were housed in reproductive pairs, in 118 x 50 x 50 cm cages. Each cage had four perches and one cuttlebone available. Birds also had seeds, sand, and water, all *ad libitum*. During this experiment, canaries were tested in two photoperiods: first in short-daylight schedule, (representing 8:16 h light:dark) for 6 months (4 months of training followed by 2 months of test), then tested in long-daylight schedule (representing 16:8 h light:dark) for 2 months; the latter photoperiod stimulates reproductive activity (Leboucher et al., 2012). Room temperature was kept at 22 ± 1 °C during the whole experiment. The second test phase occurred four weeks after changing daylight schedule, to let canaries acclimatise to the new context (moulting for all and laying eggs for females). During these weeks of physiological adaptation, all canaries were trained again to avoid extinction.

Testing Canaries’ Prosocial Tendencies

Apparatus

All phases of this experiment occurred in the housing cage. The cage was first divided in two halves by a separating grid, each half containing one of the two members of the reproductive pair. Where the tested bird was (the “tested area”), we placed three dishes, differing by their colour and contrast, on the separating grid (see Figure 1): a blue one, an orange one, and a yellow one. A pre-test showed us that canaries’ location biases were strong horizontally but absent vertically (measuring the time spent feeding on two dishes, either placed on the right and the left of the separating grid, or placed at the top and at the bottom of the separating grid). Hence, we chose to place the three dishes of the tested area on a vertical axis. The other half of the cage (the “recipient area”), contained the recipient individual and a dark brown dish, fixed at the middle of a perch placed at 15 cm from the separating grid (see Figure 1). Nests and potential eggs were left in the cage during testing (not appearing in Figure 1).

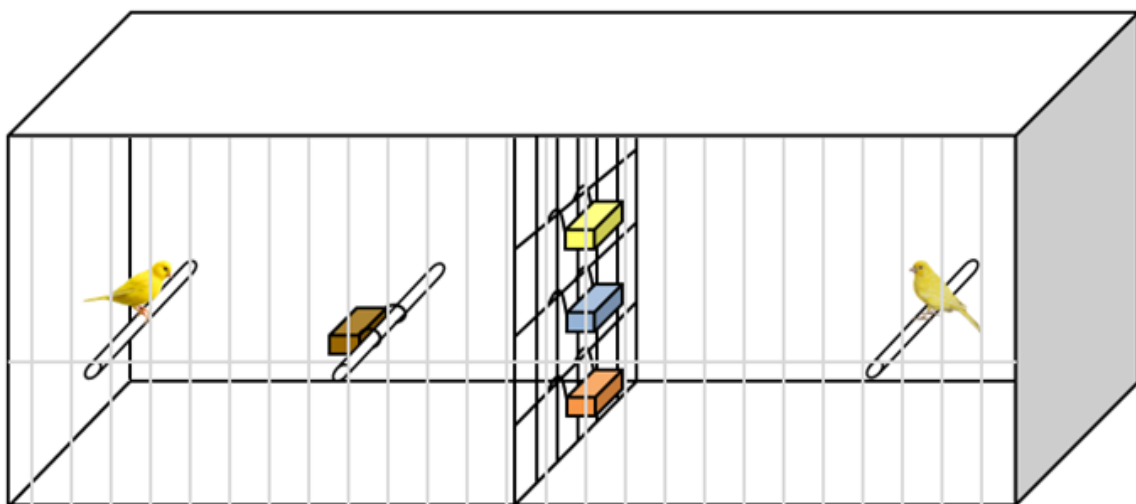


Figure 1: Apparatus to test canaries’ prosociality.

For all phases of this experiment, each subject was food deprived two hours before being tested. Each dish contained palatable food (mash with mixed apples) and all the dishes were closed and could be opened by the experimenter by pulling a nylon thread (see Figure 2).

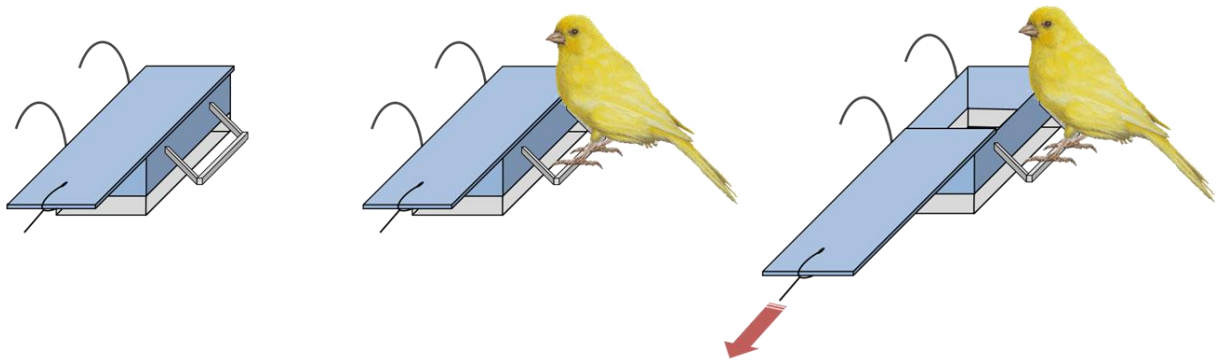


Figure 2: Opening of the dishes.

The relative locations (top, middle, and bottom) of the three dishes of the tested area were randomized, and our 16 pairs were also tested in a random order. In order to facilitate the establishment of a potential reciprocity pattern, the testing of a dyad was immediately followed by the testing of the reverse dyad (the previously tested becoming recipient and the recipient being then tested). To decrease the potential stress induced by the setting of the apparatus in their housing cage, and to avoid this setting to have an influence on the subject's choice, we placed the dishes in the dark after having placed the two canaries at each side of the cage (the starting area).

Familiarisation phase

First, we conducted a familiarisation phase, in which canaries were rewarded for perching on each dish (in both tested and recipient areas). Each bird performed 8 sessions of 5 minutes (one session a day) during which we measured the number of perching and feeding on each dish.

Training and Test phases

Each subject was tested twice a day (once as tested, and once as recipient). Each canary was only tested with its reproductive mate. Each session consisted on four successive trials in which the tested had to perch on one of the three dishes in less than three minutes. During these phases, different consequences were attributed to each dish. Perching on the blue

dish led to opening simultaneously both the blue dish and the brown dish, rewarding both the subject and the recipient individual; this dish was called “prosocial dish” (or 1/1 option). Perching on the orange dish led to opening only the orange dish, rewarding exclusively the subject; this dish was called “selfish dish” (or 1/0 option). Perching on the yellow dish did not open any dish, rewarding no one, this was called “null dish” (or 0/0 option) and was used as a control (see Table 1). For each trial, opening a dish enabled the canary to feed on it during one minute.

		Food reward <i>(mash & crushed apple, available during one minute)</i>	
Dish value		Tested individual	Recipient individual
	Null	0	0
	Selfish	1	0
	Prosocial	1	1

Table 1: Consequences attributed to each dish during the prosociality test.

In each trial, the chosen dish, vocalisations and movements of both individuals before and after the subject’s choice were measured. Each subject was considered in test phase as soon as it passed and maintained the criterion of less than 10% of null dish choices. Each individual learning speed was measured by counting the number of sessions required before reaching and maintaining this criterion.

Testing Canaries’ Food Sharing Abilities

A food sharing test has also been conducted between reproductive mates. Each mate was separated from the other by a separating grid through which they could see each other but

not share food (see Figure 3). Each half of the housing cage contained two perches and a dish of water (not represented in the Figure 3). One part of the cage also contained a dish full of palatable food (mash and crushed apple) while the other part did not contain any food source.

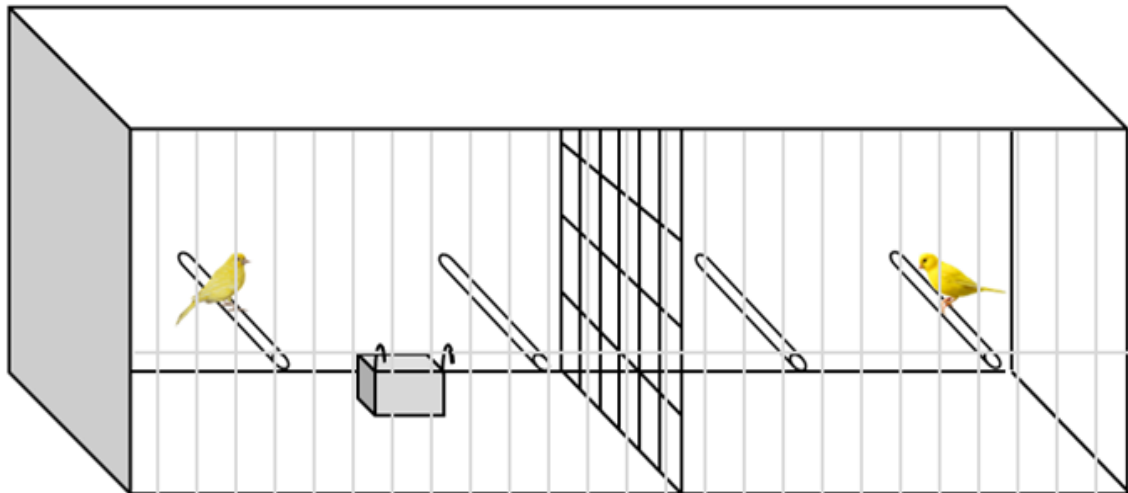


Figure 3: Apparatus to test budgerigars' sharing food abilities.

Before each session, both canaries were food deprived the night before being tested. In each session lasting two hours, the subject could feed on the palatable food during 90 minutes (being seen by the recipient mate). Then, the subject was transferred in the recipient side of the cage, in which it had no longer access to the food but could share the previously ingested food by regurgitation with its mate during 30 minutes. Each member of each pair was both donor and recipient twice (involved twice in each daylight schedule). The individual which was donor the first time in short daylight schedule became the first to be recipient in long daylight schedule.

The latency to feed the mate, the number of sharing events, as well as the vocalisations and movements of each bird, before and after sharing, were measured. If the tested bird did not share, we attributed 1800 seconds to its latency time.

Testing Canaries' Personality

Several personality traits have been measured for each bird, once in each daylight schedule, to avoid a habituation phenomenon. These traits have been studied within the canaries' housing cage, separating mates using an opaque partition. Each half of the cage contained two perches and each bird was food deprived two hours before being tested.

Locomotion & Sociality

Measuring the movement rate between the two perches during five minutes let us study birds' locomotion, as in David et al. (2011). During the same time, we assessed their sociability by counting the number of calls emitted.

Boldness & Obstinacy

Individuals' boldness was studied as a modified version of one of our previous experiment (Lalot et al., 2016), by placing a palatable food source (mash) in their half cage. Ten seconds after the bird started to feed on this dish, the experimenter placed her hand in front of the dish, to make the bird fly away. Its latency time to feed again on the dish constituted our boldness index. If the bird did not return a second time on the dish, we assigned 180 seconds as the latency time.

Obstinacy was measured by repeating this last step: each time the bird tried to return on the dish, the experimenter raised her hand and made it fly away. The number of times the bird returned to the dish per minute (during the three minutes session) was considered as our obstinacy index.

Aggressiveness

Aggressiveness was assessed using a similar procedure as in Burt and Giltz (1969). The tested canary was held in the experimenter hand, being only able to move its head. The experimenter moved a stick back and forth toward the canary's head (at one millimetre from its beak), successively seven times from the front, seven times from the left and seven times from the right, at a rate of one movement every two seconds. Bird's aggressiveness was

represented by its number of attacks (the number of times it pecked at the stick), ranged from 0 to 21.

Ethical note

All the canaries were weighed before the whole experiment and after the testing phases in both short and long day-light schedules; no significant difference appeared in their weight between these periods. This study complies with French and European legislation for animal care and was approved by the Ethical committee Charles Darwin (authorisation number Ce5/2010/076).

Statistical Analysis

Statistical analyses were performed using *R*, version 3.2.2 (R Development Core Team, 2015), with the *lme4* package. They were conducted on the data of subjects having passed and maintained the criterion (choosing the “null” dish less than 10% of the trials in each session) through the whole experiment. To study individual preferences upon each dish, data were analysed using linear mixed-effects models for repeated-measures. For each session, the percentage of prosocial choices (among prosocial and selfish choices only) was studied using linear mixed-effects models for repeated-measures. The fitted model included subject sex (male versus female), subject and recipient parental status (parent versus nulliparous), and their interactions as independent variables. We used canaries’ identity as random factor. Reciprocity was measured using Spearman correlations between both individual percentages of prosocial choices in each session. A session involving a dyad being followed by a session involving the reverse dyad, a reciprocity score was made for each double-session, using a coefficient of correlation between the percentage of prosocial choices of both individuals as subjects. Canaries’ food sharing abilities were also studied using linear mixed-effects models for repeated-measures. Like for prosociality and reciprocity, the fitted model included subject sex (male versus female), subject and recipient parental status (parent versus nulliparous), and their interactions as independent variables; canaries’ identity was used as random factor. We verified personality traits’ consistency over time (short and long daylight duration) using repeatability analyses (Lessells & Boag, 1987) and described the

repeatable data using a Principal Component Analysis (PCA). We investigated the possible link between personality and scores in PCT (as well as with reciprocity, and sharing food abilities) with a Spearman rank correlation, since individual's identity could not be used as a random factor when studying individuals' personality traits. The possible influence of individuals learning speed (the amount of sessions required to pass and maintain the criterion) on scores in PCT, reciprocity, and food sharing abilities was also studied using a Spearman rank correlation. Results were reported as means + SEM and were considered significant at $P < 0.05$.

RESULTS

All subjects succeeded to feed on each dish in the familiarisation phase. This phase let us verify the absence of any location bias or preference for any colour of dish, and highlights that all the tested canaries were highly motivated to obtain the food reward. After four months of training for the prosociality test, 28 of our 32 subjects (15 males and 13 females) succeeded to pass and maintain our criterion (*i.e.*, less than 10% of null choices) in both short and long daylight schedules. Regarding test trials, each canary has been tested 92 times (23 sessions) as the subject and 92 times (23 sessions) as the recipient. During the sharing food experiment, 21 out of our 32 subjects shared once or more after being placed in the recipient side of the cage. The separating grid did prevent sharing but allowed communication between mates.

In long daylight schedule, 12 out of our 16 females built nest and laid eggs. There was as much eggs laid by nulliparous than by parent females. None of the eggs hatched during the experiment.

We studied the influence of sex and parental status, communication, and individuals features (such as learning speed and personality traits) on prosocial tendencies, reciprocity during the prosociality test, and sharing food abilities.

We reported propensity to prosociality in both sexes. In short daylight schedule, both males ($W = -5276.00$, $P < 0.001$) and females ($W = -3003.00$, $P < 0.001$) were significantly prosocial (*i.e.*, choosing the prosocial option significantly more often than it would happen by

chance). Similarly, in long daylight schedule, both males ($W = -1379.00$, $P = 0.020$) and females ($W = -2400.00$, $P < 0.001$) were significantly prosocial.

During the PCT experiment, it appeared that subjects tended to choose the dish according to a direct reciprocity phenomenon. The more prosocial an individual was in a session, the more prosocial the other one tended to be in the reverse dyad in the following session (Spearman's $r_s = 0.170$, $P = 0.0607$, $N = 280$). To verify if we measured reciprocity rather than imitation, we also analysed the ten first sessions of each dyad (five first session of each individual) during training: no correlation appeared at this time of the experiment (Spearman's $r_s = 0.0605$, $P = 0.485$, $N = 160$).

However, we did not find any reciprocity between reproductive mates in the sharing food test. Nevertheless, individuals more likely to share food with their reproductive mate were also more reciprocal with them during the PCT (but not more prosocial) in long daylight schedule ($F_{(1, 55)} = 11.175$, $P = 0.007$).

Sex and Parental Care

Some differences between sexes occurred during the prosociality test. Overall, females seemed to be more prosocial than males ($F_{(1, 495)} = 11.909$, $P < 0.001$).

This difference between sexes was influenced by the daylight duration (see Figure 4). While in short daylight schedule, no difference between sexes occurred, females became significantly more prosocial than males in long daylight schedule ($F_{(1, 494)} = 11.638$, $P < 0.001$).

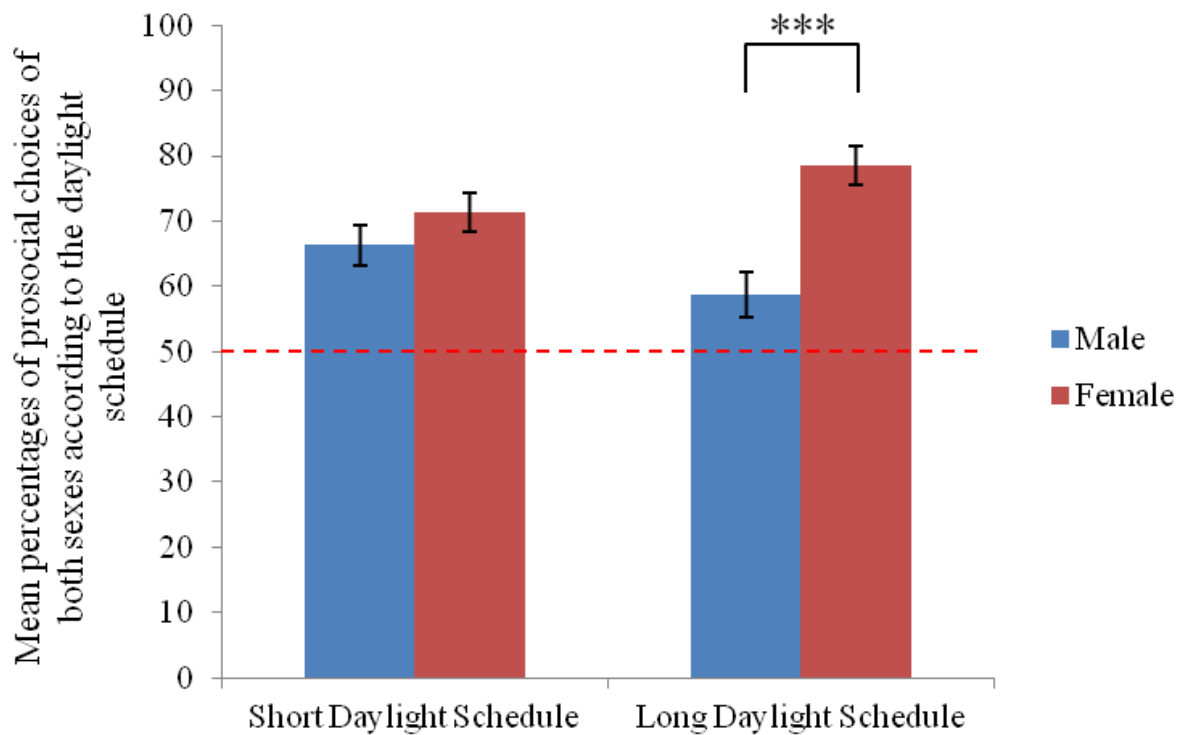


Figure 4: Mean percentage of prosocial choices of both sexes according to the daylight schedule.

During the food sharing test as well, some differences between sexes occurred (see Figure 5). Males were more likely to share food ($F_{(1, 63)} = 6.072$, $P = 0.027$) and tended to share it faster than females ($F_{(1, 63)} = 3.667$, $P = 0.062$). Daylight schedules did not seem to influence birds' urges to share.

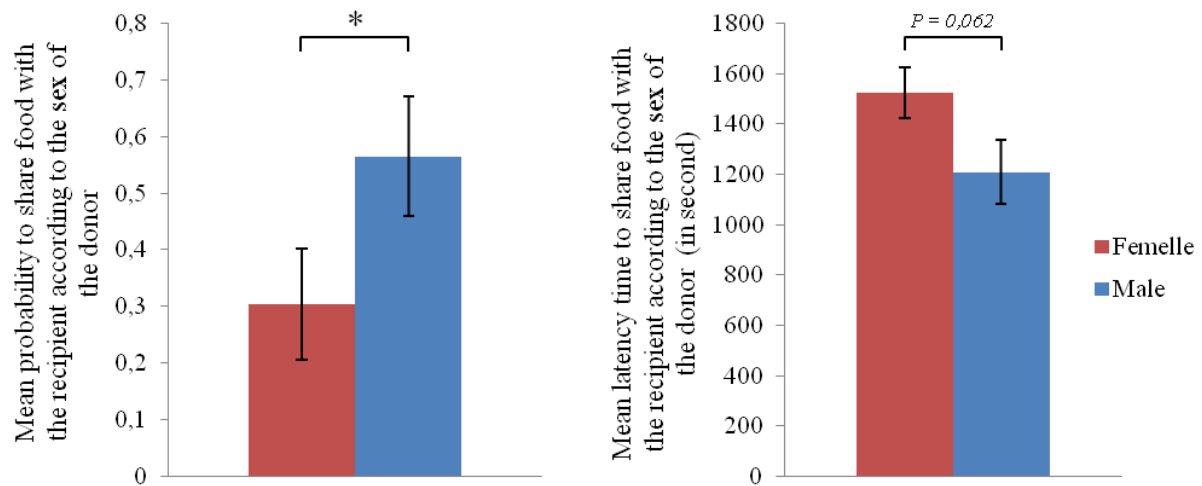


Figure 5: Abilities to share food according to the sex of the donor.

Some of our subjects (20 out of our 32 individuals) have been parent once to three times in their life. Although they were not effectively parenting at the time of our experiments, we referred them as “parents”, while the other canaries were referred as “nulliparous”. We investigated the influence of this previous parental care experience on prosociality, reciprocity and food sharing abilities.

The mere fact of having been a parent before seemed to induce a greater prosociality in both sexes ($F_{(1, 55)} = 5.833$, $P = 0.020$). Moreover, parents, regardless of their sex, were significantly more reciprocal than nulliparous, but only in long daylight schedule ($F_{(1, 55)} = 11.175$, $P = 0.007$). Age of the subjects or the number of laid eggs did not interact with these effects.

Previous parenting also seemed to impact canaries’ abilities to share food (see Figure 6). Indeed, the mere fact of having been a parent before appeared to induce a lower latency time before sharing food with the mate ($F_{(1, 63)} = 4.258$, $P = 0.045$) and a greater tendency to share ($F_{(1, 63)} = 3.339$, $P = 0.072$).

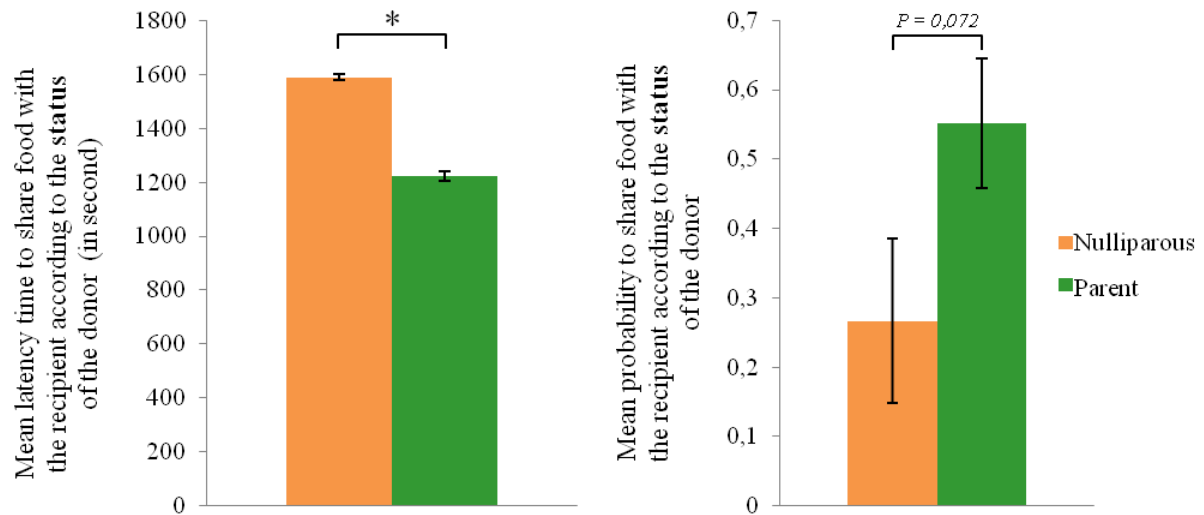


Figure 6: Abilities to share food according to the parental status of the donor.

Communication

Recipient individual's behaviour seemed to modulate the subject choice. We studied the calls and movement rates performed by the recipient, before and after the subject's choice. While the recipient's behaviour after the subject choice did not differ according to the chosen dish, it appeared that the recipient's behaviour before the subject choice impacted it (see Figure 7). Indeed, subjects chose more often the selfish dish after a high call rate from the recipient ($F_{(1, 1498)} = 2.887$, $P = 0.013$) but chose more often the prosocial dish after the recipient exhibited a high movements rate ($F_{(1, 1498)} = 2.887$, $P = 0.015$).

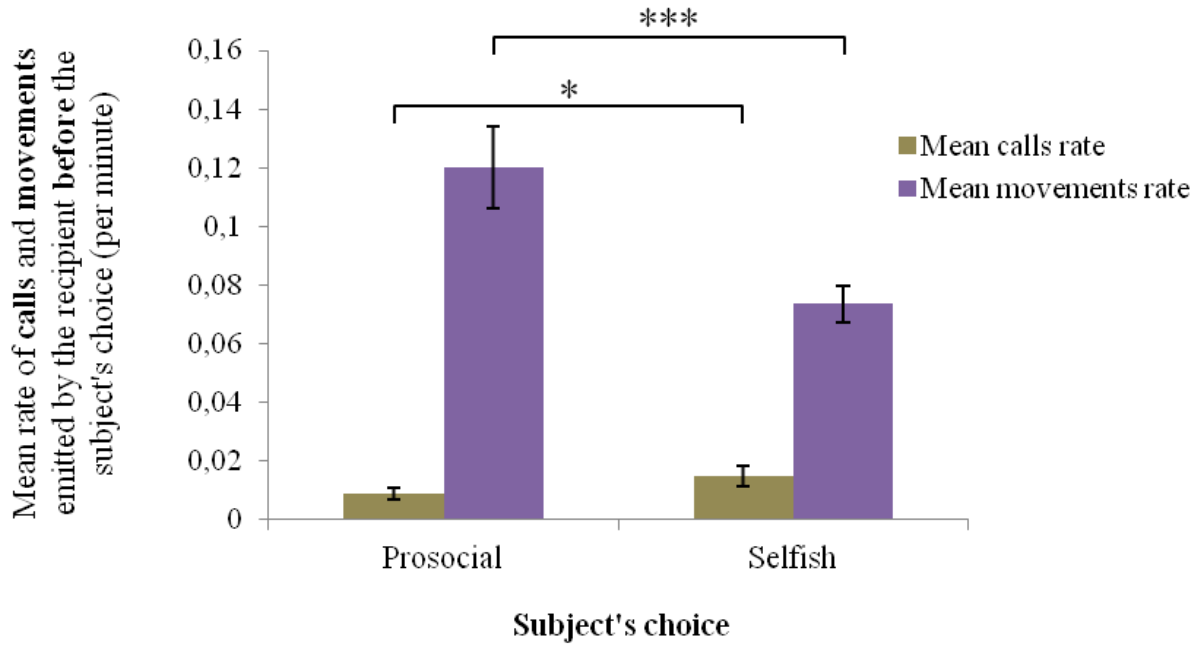


Figure 7: Influence of the recipient's behaviour on the subject's choice.

Studying these effects of recipient's behaviour on the subject choice according to their sex and parental status highlighted interesting results. First, we noted that parents and nulliparous were both sensitive to recipient's calls, but in different ways: for parent subjects, the recipient calls tended to enhance prosociality scores in PCT, while they significantly decreased prosocial responses in nulliparous individuals ($F_{(1, 55)} = 6.046$, $P = 0.022$). Moreover, when they were recipients, parents emitted less calls than nulliparous ($F_{(1, 63)} = 30.077$, $P < 0.001$), and tended to exhibit a greater movements rate than nulliparous ($F_{(1, 63)} = 1.046$, $P = 0.085$). Besides, parents also modulated their call rate, as recipients, according to the parental status of the subject (see Figure 8): when recipient, they emitted less calls when the subject was nulliparous than when it was also a parent ($F_{(1, 19)} = 4.215$, $P = 0.040$).

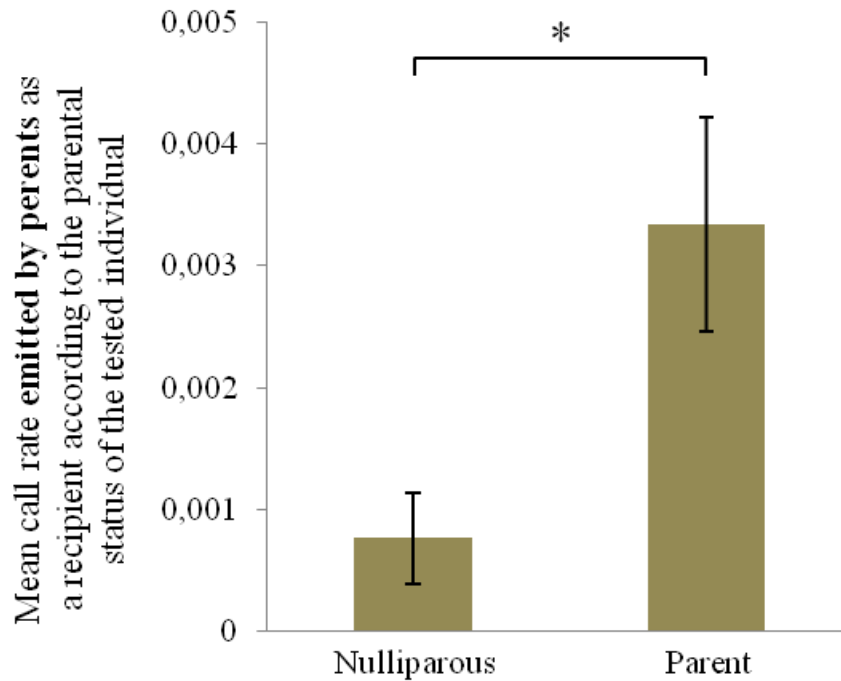


Figure 8: Call rate emitted by parent recipients according to the parental status of the subject.

As well as in the prosociality test, recipient's behaviour appeared to modulate the subject response during the sharing food test. We studied the recipient individual's behaviour before and after sharing. The recipient perching on the separating grid induced a smaller likelihood for the subject to share food ($F_{(1, 63)} = 10.792$, $P < 0.001$), a decrease in the frequency of sharing ($F_{(1, 63)} = 5.636$, $P = 0.010$), and extended the latency time to share ($F_{(1, 63)} = 6.650$, $P = 0.005$).

Individual Features

We also investigated the influence of some individual features, such as learning speed and personality, on prosociality, reciprocity, and sharing food abilities.

We found that individuals' ability to learn the task influenced their prosocial responses. Fast learners (individuals which required less sessions to pass and maintain the criterion of less than 10% of null choices) tended to be the most prosocial individuals

(Spearman's $r_s = -0.397$, $P = 0.0664$, $N = 56$). Fast learners were also the less reciprocal individuals (Spearman's $r_s = 0.474$, $P = 0.00965$, $N = 56$).

It appeared that slow learner subjects were the most sensitive to the recipient rate of movements (see Figure 9): the correlation between the recipient movements and the subject percentage of prosocial choice was higher in slow learners than in fast learners (Spearman's $r_s = -0.450$, $P = 0.00694$, $N = 38$).

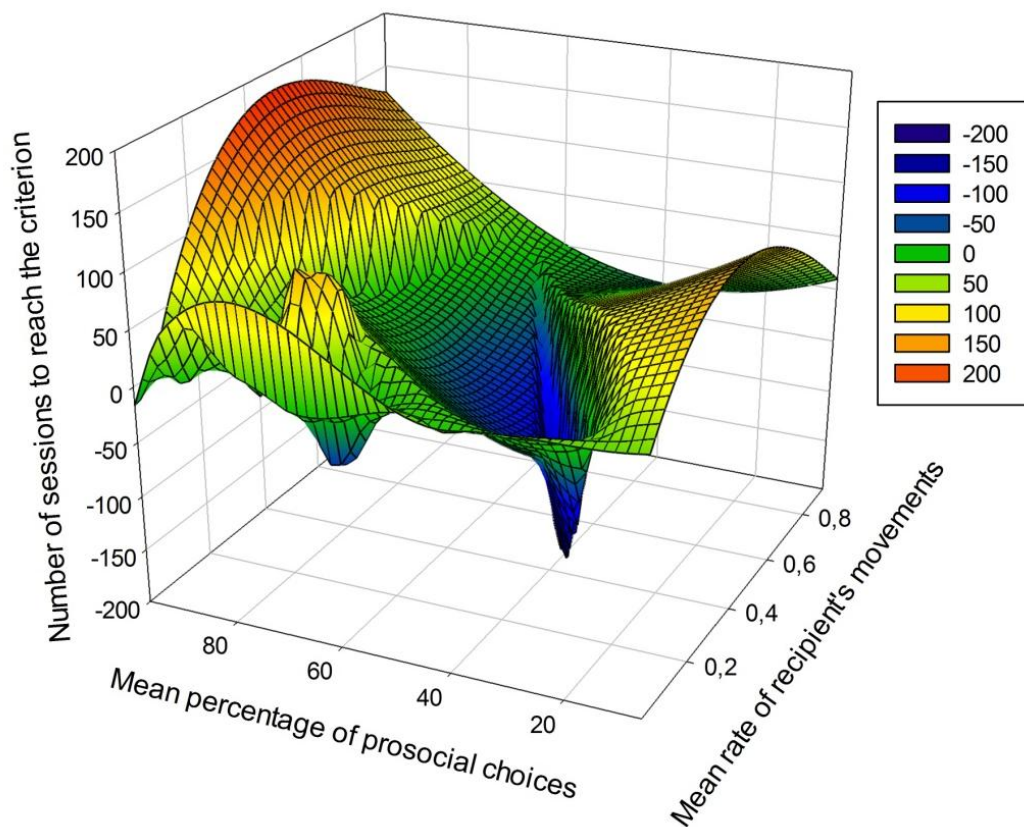


Figure 9: Influence of learning speed on the subject propensity to be impacted by the recipient movements' rate.

Regarding the food sharing experiment, birds that succeeded to pass and maintain the criterion of the prosociality test also were those that shared food the fastest ($F_{(1, 63)} = 4.878$, $P = 0.033$).

We verified personality traits' consistency overtime (in short and long daylight schedules) using repeatability analyses (Lessells & Boag, 1987) and described the repeatable data using a Principal Component Analysis (PCA).

Only some of our personality traits were repeatable across testing periods: aggressiveness (Repeatability: $r = 0.80151$, $F = 9.076$, $P < 0.001$), obstinacy (Repeatability: $r = 0.30023$, $F = 2.858$, $P = 0.038$), and boldness (Repeatability: $r = 0.18595$, $F = 1.457$, $P = 0.007$) were repeatable, while sociability (Repeatability: $r = 0.12334$, $F = 1.281$, $P = 0.210$), and locomotion (Repeatability: $r = -0.03994$, $F = 0.923$, $P = 0.566$) were not. We considered these non-repeatable factors as “states” instead of “traits”.

The PCA (see Figure 10) performed only with repeatable traits highlighted that a first factor explained 50.49% of the variance and was mainly composed by boldness and obstinacy (being inversely correlated), while a second factor, that explained 33.27% of the variance, was led by aggressiveness. None of these two factors correlated with individuals' prosociality or sharing food abilities, but reciprocity did correlate with the first factor (Spearman's $r_s = -0.617$, $P = 0.0430$, $N = 38$).

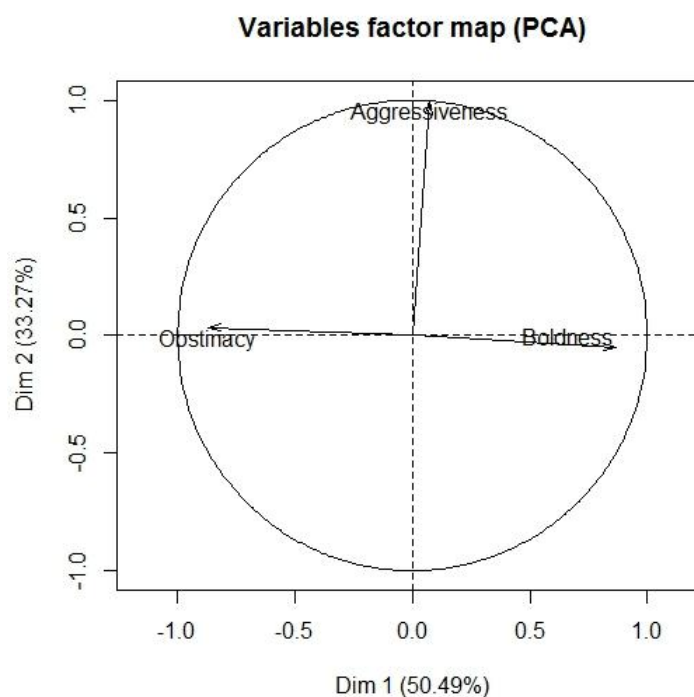


Figure 10: Variables scatterplot of the Principal Component Analysis (PCA).

The more prosocial individuals were also the most obstinate (Spearman's $r_s = 0.436$, $P = 0.0049$, $N = 56$) and the least bold ones (Spearman's $r_s = 0.326$, $P = 0.0402$, $N = 56$); they also tended to be the least aggressive birds (Spearman's $r_s = -0.394$, $P = 0.0689$, $N = 56$). Considering sociability (as a state rather than a trait), the most prosocial canaries were also the least sociable ones (Spearman's $r_s = -0.283$, $P = 0.0766$, $N = 56$).

Regarding individuals' reciprocity score, correlations pointed in the opposite direction than with prosociality: the most reciprocal individuals were the least obstinate (Spearman's $r_s = -0.586$, $P = 0.0581$, $N = 56$) and the boldest ones (Spearman's $r_s = -0.558$, $P = 0.0473$, $N = 56$). Considering non repeatable states, the most reciprocal subjects also tended to be the most sociable ones (Spearman's $r_s = 0.566$, $P = 0.0694$, $N = 56$), and the most active during the locomotion test (Spearman's $r_s = 0.373$, $P = 0.0665$, $N = 56$).

We investigated, as well, data from the food sharing test, and reported that the less sociable individuals were the most likely to share food (Spearman's $r_s = -0.296$, $P = 0.0461$, $N = 64$) and shared faster than others (Spearman's $r_s = 0.308$, $P = 0.0376$, $N = 64$).

Individuals which passed the criterion were bolder ($F_{(1, 63)} = 5.751$, $P = 0.022$) and tended to be more aggressive than others ($F_{(1, 63)} = 3.943$, $P = 0.054$). Those with the smaller number of sessions required to reach the criterion, the fast learners, were also the most aggressive individuals (Spearman's $r_s = -0.362$, $P = 0.0137$, $N = 64$).

Parental status, as well, seemed to influence some traits/states. For example, parents were less sociable than nulliparous individuals ($F_{(1, 63)} = 2.450$, $P = 0.045$). Independently from their age, subjects with the higher number of previous broods were the most active (Spearman's $r_s = 0.327$, $P = 0.0302$, $N = 64$). Parents with the higher number of previous broods also tended to be bolder (Spearman's $r_s = -0.288$, $P = 0.0580$, $N = 64$).

We also reported a behavioural syndrome-like phenomenon (locomotion not being repeatable). Locomotion was significantly correlated with boldness and obstinacy: the most active subjects were the boldest (Spearman's $r_s = -0.459$, $P = 0.0014$, $N = 64$) and the more obstinate ones (Spearman's $r_s = 0.454$, $P = 0.0016$, $N = 64$); and the boldest canaries were also the most obstinate ones (Spearman's $r_s = -0.588$, $P < 0.001$, $N = 64$).

DISCUSSION

Our set-up and apparatus succeeded to elicit prosociality in domestic canaries, and to avoid location biases in our subjects. As well as in Lambert et al.'s (2017) experiment, placing the dishes (or trays in Lambert et al.'s study) vertically let us control both a possible location bias and the possible preference to be located near the conspecific (our three dishes being at a similar distance from the recipient dish).

Besides prosociality, a direct reciprocity pattern appeared between reproductive mates. Since no reciprocity appeared during the ten first sessions of each dyad, it is unlikely that these results would be due to an imitation strategy (choosing the same token just because it rewarded the subject right before) or to a stimulus enhancement effect. Thus, like raven, jackdaws, and, in some way, parrots (de Kort et al., 2006; Péron et al., 2013; Müller et al., 2017), canaries behaved reciprocally in an artificial task involving food rewards.

However, no reciprocal pattern appeared during our food sharing test. This absence of reciprocity could be due to the fact that, in this test, sessions were longer but less frequent than in our prosociality test (each individual being donor only twice). It is very likely that reciprocity would need more sessions to settle, as suggested by Dufour et al. (2009).

Sex and Parental Care

As the majority of our females built nest and laid eggs, long daylight schedule seemed to be efficient enough to elicit reproductive behaviours (Leboucher et al., 2012). Therefore, we considered this time as a “reproductive phase” thereafter. The fact that none of the egg hatched during the experiment could be due to the advanced age of our female subject (the mean age of females which laid eggs being 6.57 years old), although no menopause phenomenon (nor andropause) have ever been reported in domestic canaries to our knowledge. This also could be due to a problem completing the induction of physiological state of reproduction (*e.g.*, maybe UV lamps not emitting enough UV rays).

Because of their biparental care pattern, we did not expect differences between sexes. However, we did found some. Females were more prosocial during the reproductive period

(i.e., long daylight schedule) in the PCT procedure, while males exhibited better food sharing capacities (as they shared more and faster than females) in the food sharing test.

Spontaneous and active food sharing has been reported to be strong between reproductive mates in several bird species, and was observed from each sex toward the other (Marzluff & Balda, 1992; Ostojić et al., 2013, 2014; Duque & Stevens, 2016). However, observations of wild pinyon jays, for example, suggest that food sharing from males toward females would function as courtship and pair bonding (Marzluff & Balda, 1992). The propensity to share in male canaries could be due to the fact that they naturally share food by regurgitation to their mate in the wild, especially when the female is lying on the eggs most of the time. Food sharing among mates makes evolutionary sense because the cost of giving up food for the male is compensated by the fitness benefits associated with providing resources to the female, who will be receptive to mating more rapidly or may invest that energy into offspring (Galván & Sanz, 2011).

In our experiment, we reported that parents were more prosocial and more reciprocal in reproductive period. They also showed more food sharing abilities than nulliparous individuals. These results suggest that parental expertise may impact canaries' prosocial abilities. In *Serinus canaria*, individuals live in mixed groups outside of the reproductive period (Voigt & Leitner, 1998); it is at this point that females choose their reproductive mate (Leitner et al., 2001). Then, the pair stays together until the reproductive period come to an end; pairs rarely split up and the rate of extra-pair copulation is extremely low (Leitner et al., 2001; Voigt et al., 2003). After this mating, when outside of the reproductive period again, females evaluate males and refine their choices based on their past experiences and reproductive successes (Voigt et al., 2003). The choice of a mating partner is important, as sustained parental care from both parents are needed for the offspring survival (Voigt et al., 2003). In canaries, individuals which have already been parents before might be more motivated (or accustomed) to invest energy in the pair, knowing the amount of energy needed for a viable brood.

It can be noted that the long daylight schedule seemed to induce a greater prosociality (in females), and a higher reciprocity (in parents and in canaries more likely to share). These results suggest that a reproductive phase might help to elicit these prosocial behaviours. Other studies using PCT experiments highlighted that high stakes (i.e., being in a mating period or

breeding the young) strongly enhanced prosociality (within mates) and reciprocity (within individuals nursing the young) in rodents (Lalot et al., *submitted*).

Communication

Parental expertise also seemed to modulate communication, by influencing both the individual who emitted the behaviour and the individual who perceived this behaviour.

A great movement rate performed by the recipient induced more prosocial responses from the subject, regardless of its sex and parental status. It appeared that parents emitted a greater movement rate as recipient (before the subject choice) than nulliparous. Thus, exhibiting a high movement rate could be an efficient way for the recipient to elicit prosociality from the subject.

Concerning the call rate, the results were more complex to analyse. Overall, a great emission of calls by the recipient seemed to decrease prosocial responses from the subject. However, it appeared that in parents, a high call rate enhanced prosociality while in nulliparous subject, it inhibited it. Similar effects have been reported in humans (Swain, 2008; Pfallini et al., 2015; Riem et al., 2016).

Parents, as recipients, seemed to note when their call rates were enhancing or decreasing the subject prosocial tendencies since they emitted more calls when the subject was also a parent (thus, when the subject was more likely to make a prosocial response when hearing a high call rate) than when the subject was a nulliparous individual (which prosociality was likely to be decreased by a high call rate). Therefore, parents' strategy maximised their chances of getting a prosocial response from the subject, whatever the subject parental status was. It is possible that parents adjusted their call rate according to the effect it had on the subject. The recipient could have access it by observation of the subject behaviour according to its own behaviour), or by computing the probability of getting a prosocial response in modulating its call rate, trials after trials. Given the length of our experiment, both hypotheses could be considered.

In the food sharing test, the recipient perching on the separating grid seemed to induce a lessening of the subject willingness to share, decreasing its likelihood to share, its frequency of sharing, as well as its rapidity to share.

Like shown in the literature regarding the impact of recipient's communications on the subject's choice in primate, one kind of communication seemed to have a clear enhancement effect (movements rate) and could be considered as similar to attention-getting behaviours observed in chimpanzees (Horner et al., 2011), while the other one (calls rate) could be perceived as a directed request or pressure and provided more complex results. The latter behaviour also provided conflicting results in literature, maybe because it includes many different behaviours that could be interpreted as positive or negative by the subject according to the species, to the tolerance between both individual, or even to the context.

Unlike Schwab et al. (2012), our experimental set-up avoided these effects of communication to be interpreted as stimulus enhancement effects. While in Schwab et al. the subject chose the prosocial option (opening a box) much more often when the recipient was already near this box, our experiment did not allow this to happen because no dish of the subject cage was closer than any other one to the recipient's dish.

Individual Features

According to Koski (2011), the major requirement of any attempt to assess personality in animals is for the measures to be repeatable (*i.e.*, ranks of each traits of each individual within a group being stable across time and contexts). Thus, non-repeatable measures should be considered as "states" rather as "traits".

Our data highlighted a behavioural syndrome-like phenomenon (Sih et al., 2004), as we observed a positive correlation between being obstinate, bold and physically active, suggesting consistency in some of our personality traits and states (for the non repeatable ones; *i.e.*, locomotion).

The most prosocial individuals were the most obstinate, the least bold, the least sociable, and the least aggressive ones. In addition, the most reciprocal individuals were the least obstinate, the bolder, the more sociable, and the more active ones. Thus, correlations seemed to point in the opposite directions between reciprocity and prosociality scores. While literature in such correlations is rare, some researchers began to consider prosocial abilities as a full personality trait (Ashton & Lee, 2001), suggesting some studies might investigate links between prosociality and personality in the future.

Measuring individuals' learning speeds, we found that fast learners were more aggressive, more prosocial and less reciprocal than individuals requiring more sessions to pass and maintain the criterion. Similarly, canaries which reached the criterion shared food faster than others. In addition, we reported that slow learners were more reciprocal and more sensitive to recipient movements' rate.

These findings are consistent with the fact that proactive individuals (obstinate, bold, active, aggressive) were shown to learn faster (Guenther et al., 2014) and to be more willing to cooperate (Scheid & Noë, 2010), and with the fact that reactive individuals (less obstinate, shy, less active, non-aggressive) were shown to be better at reversal learning tasks (Guillette et al., 2011; Guenther et al., 2014). Therefore, differences in cognitive performance may be linked to different behavioural strategies. Reactive individuals might be more sensitive to changes in their environment, while proactive individuals would tend to persist with previously learnt responses, even when they are no longer rewarded (Benus et al., 1987; Ruiz-Gomez et al., 2011).

The fact that parents were found to be bolder, more active and less sociable than nulliparous could suggest that parenting experience might modulate personality traits/states, which is a question deserving to be studied.

Our study reported prosociality, reciprocity and food sharing between reproductive mates in domestic canaries, highlighting that parental expertise seemed to enhance both males and females' skills in these behaviours. Our results suggest that a great number of sessions and a very strict criterion (and thus long experiments) may constitute another approach to study prosociality, complementary with those using big-brain corvids and psittacids, strong social bongs being sufficient to elicit prosocial responses.

ACKNOWLEDGMENTS

I would like to thank the students who participated in this experiment: Emilie Lannes-Lacrouts, Gaëlle Mainix, Andréa Dias, Charlyne Eury, Nathalie Cogi, and Schédir Marchesseau, as well as Philippe Groué for taking care of the canaries.

REFERENCES

- Asakawa-Haas, K., Schiestl, M., Bugnyar, T., & Massen, J. J. (2016). Partner choice in raven (*Corvus corax*) cooperation. *PloS one*, 11(6), e0156962.
- Ashton, M. C., & Lee, K. (2001). A theoretical basis for the major dimensions of personality. *European Journal of Personality*, 15(5), 327-353.
- Auersperg, A. M., Szabo, B., von Bayern, A. M., & Kacelnik, A. (2012). Spontaneous innovation in tool manufacture and use in a Goffin's cockatoo. *Current Biology*, 22(21), R903-R904.
- Axelrod, R., Hamilton, W. D. (1981). The Evolution of Cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.
- Barnes, J. L., Hill, T., Langer, M., Martinez, M., & Santos, L. R. (2008). Helping behaviour and regard for others in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Biology Letters*, 4(6), 638-640.
- Beadle, J. N., Tranel, D., Cohen, N. J., & Duff, M. (2013). Empathy in hippocampal amnesia. *Frontiers in psychology*, 4, 69.
- Bednarz, J. C. (1988). Cooperative hunting in Harris' hawks (*Parabuteo unicinctus*). *Science*, 239(4847), 1525-1527.
- Bentley-Condit, V. K., & Smith, E. O. (2010). Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, 147(2), 185-221.
- Benus, R. F., Koolhaas, J. M., & Van Oortmerssen, G. A. (1987). Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats. *Behaviour*, 100(1), 105-121.

- Birgersson, S., Birot de la Pommeraye, S., & Delfour, F. (2014). Dolphin personality study based on ethology and social network theory. Lambert Academic Publishing
- Brown, J. L. (1987). *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Burkart, J. M., Allon, O., Amici, F., Fichtel, C., Finkenwirth, C., Heschl, A., Huber, J., Isler, K., Kosonen, Z. K., Martins, E., Meulman, E. J., Richiger, R., Rueth, K., Spillmann, B., Wiesendanger, S., & van Schaik, C. P. (2014). The evolutionary origin of human hyper-cooperation. *Nature communications*, 5, 4747.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19762-19766.
- Capitanio, J. P. (2004). Personality factors between and within species. In: Thierry, B., Singh, M., & Kaumanns W. (Eds.), *Macaque societies* (pp. 13-33). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Carleton, W. M. (1980). Speech 66. In: Vygotsky, L. S., *Mind in Society: the Development of Higher Psychological Processes* (pp. 224-225). Harvard university press.
- Carter, G. G., & Wilkinson, G. S. (2013). Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1753), 20122573.
- Cheney, D. L., Moscovice, L. R., Heesen, M., Mundry, R., & Seyfarth, R. M. (2010). Contingent cooperation between wild female baboons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(21), 9562-9566.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395(6699), 272-274.
- Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2015). Avian models for human cognitive neuroscience: a proposal. *Neuron*, 86(6), 1330-1342.
- Cronin, K. A. (2012). Prosocial behaviour in animals: the influence of social relationships, communication and rewards. *Animal Behaviour*, 84(5), 1085-1093.

- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., Rothwell, E. S., Silk, J. B., & Snowdon, C. T. (2009). Cooperatively breeding cottontop tamarins (*Saguinus oedipus*) do not donate rewards to their long-term mates. *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 231-241.
- David, M., Auclair, Y., & Cézilly, F. (2011). Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Animal Behaviour*, 81(1), 219-224.
- de Kort, S. R., Dickinson, A., & Clayton, N. S. (2005). Retrospective cognition by food-caching western scrub-jays. *Learning and Motivation*, 36(2), 159-176.
- de Kort, S. R., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2003). Food offering in jackdaws (*Corvus monedula*). *Naturwissenschaften*, 90(5), 238-240.
- de Kort, S. R., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2006). Food sharing in jackdaws, *Corvus monedula*: what, why and with whom?. *Animal Behaviour*, 72(2), 297-304.
- de Waal, F. B. M. (1997). Food transfers through mesh in brown capuchins. *Journal of Comparative Psychology*, 111, 370-378.
- de Waal, F. B. M. (2008). Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy. *The Annual Review of Psychology*, 59, 279-300.
- de Waal, F. B., & Berger, M. L. (2000). Payment for labour in monkeys. *Nature*, 404(6778), 563-563.
- de Waal, F. B., Leimgruber, K., & Greenberg, A. R. (2008). Giving is self-rewarding for monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36), 13685-13689.
- Decety, J., & Cowell, J. M. (2014). The complex relation between morality and empathy. *Trends in cognitive sciences*, 18(7), 337-339.
- Di Lascio, F., Nyffeler, F., Bshary, R., & Bugnyar, T. (2013). Ravens (*Corvus corax*) are indifferent to the gains of conspecific recipients or human partners in experimental tasks. *Animal cognition*, 16(1), 35-43.
- Diamond, J., & Bond, A. B. (1999). *Kea, bird of paradox: the evolution and behavior of a New Zealand parrot*. University of California Press.

- Dickinson, J. L., & Hatchwell, B. J. (2004). Fitness consequences of helping. In: Koenig, W. D., & Dickinson, J. L. (Eds.), *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*, (Pp. 48-66). Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Dolivo, V., & Taborsky, M. (2015). Norway rats reciprocate help according to the quality of help they received. *Biology letters*, 11(2), 20140959.
- Dücker, G., & Rensch, B. (1977). The solution of patterned string problems by birds. *Behaviour*, 62(1), 164-173.
- Dufour, V., Pelé, M., Neumann, M., Thierry, B., & Call, J. (2009). Calculated reciprocity after all: computation behind token transfers in orang-utans. *Biology letters*, 5, 172-175.
- Duque, J. F., & Stevens, J. R. (2016). Voluntary food sharing in pinyon jays: the role of reciprocity and dominance. *Animal Behaviour*, 122, 135-144.
- Emery, N. J. (2006). Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 361(1465), 23-43.
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004). The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, 306(5703), 1903-1907.
- Emery, N. J., Seed, A. M., Von Bayern, A. M., & Clayton, N. S. (2007). Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 489-505.
- Exnerová, A., Svádová, K. H., Fučíková, E., Drent, P., & Štys, P. (2010). Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1682), 723-728.
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2010). Do ravens show consolation? Responses to distressed others. *PLoS One*, 5(5), e10605.
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2012). Reciprocity of agonistic support in ravens. *Animal Behaviour*, 83(1), 171-177.

- Fruteau, C., Voelkl, B., Van Damme, E., & Noë, R. (2009). Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(29), 12007-12012.
- Gaesser, B. (2013). Constructing memory, imagination, and empathy: a cognitive neuroscience perspective. *Frontiers in psychology*, 3, 576.
- Galván, I., & Sanz, J. J. (2011). Mate-feeding has evolved as a compensatory energetic strategy that affects breeding success in birds. *Behavioral Ecology*, 22(5), 1088-1095.
- Garcia-Fernandez, V. (2009). *Qualité du partenaire et qualité de l'oeuf chez les oiseaux*. Doctoral dissertation, Université de Paris Ouest Nanterre La Défense, Nanterre, France.
- Garcia-Fernandez, V., Draganoiu, T. I., Ung, D., Lacroix, A., Malacarne, G., & Leboucher, G. (2013). Female canaries invest more in response to an exaggerated male trait. *Animal behaviour*, 85(3), 679-684.
- Guenther, A., Brust, V., Dersen, M., & Trillmich, F. (2014). Learning and personality types are related in caviies (Cavia aperea). *Journal of Comparative Psychology*, 128(1), 74.
- Guillette, L. M., Reddon, A. R., Hoeschele, M., & Sturdy, C. B. (2011). Sometimes slower is better: slow-exploring birds are more sensitive to changes in a vocal discrimination task. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1706), 767-773.
- Guillette, L. M., Reddon, A. R., Hurd, P. L., & Sturdy, C. B. (2009). Exploration of a novel space is associated with individual differences in learning speed in black-capped chickadees, Poecile atricapillus. *Behavioural Processes*, 82(3), 265-270.
- Hare, B., Melis, A. P., Woods, V., Hastings, S., & Wrangham, R. (2007). Tolerance allows bonobos to outperform chimpanzees on a cooperative task. *Current Biology*, 17(7), 619-623.

- Hassabis, D., Spreng, R. N., Rusu, A. A., Robbins, C. A., Mar, R. A., & Schacter, D. L. (2013). Imagine all the people: how the brain creates and uses personality models to predict behavior. *Cerebral Cortex*, bht042.
- Hatchwell, B. J. (2009). The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1533), 3217-3227.
- Hatchwell, B. J., Sharp, S. P., Beckerman, A. P., & Meade, J. (2013). Ecological and demographic correlates of helping behaviour in a cooperatively breeding bird. *Journal of Animal Ecology*, 82(2), 486-494.
- Hauser, M. D., Chen, M. K., Chen, F., & Chuang, E. (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1531), 2363-2370.
- Heinrich, B. (1995). An experimental investigation of insight in common ravens (*Corvus corax*). *The Auk*, 994-1003.
- Heinrich, B. (1999). *Mind of the raven: investigating and adventures with wolf-birds*. New York: Harper Collins.
- Heinrich, B., & Bugnyar, T. (2005). Testing problem solving in ravens: String-pulling to reach food. *Ethology*, 111(10), 962-976.
- Heinrich, B., & Marzluff, J. (1995). Why ravens share. *American Scientist*, 83(4), 342-349.
- Heinrich, B., & Marzluff, J. M. (1991). Do common ravens yell because they want to attract others?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(1), 13-21.
- Hemelrijk, C. K., & Ek, A. (1991). Reciprocity and interchange of grooming and 'support' in captive chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41(6), 923-935.
- Hendricks, P., & Schlang, S. (1998). Aerial attacks by Common Ravens, *Corvus corax*, on adult feral pigeons, *Columbia livia*. *Canadian Field-Naturalist*, 112(4), 702-703.

- Horn, L., Scheer, C., Bugnyar, T., & Massen, J. J. (2016). Proactive prosociality in a cooperatively breeding corvid, the azure-winged magpie (*Cyanopica cyana*). *Biology letters*, 12(10), 20160649.
- Horner, V., Carter, J. D., Suchak, M., & de Waal, F. B. (2011). Spontaneous prosocial choice by chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(33), 13847-13851.
- House, B. R., Silk, J. B., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2014). Task design influences prosociality in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PloS one*, 9(9), e103422.
- Huber, L., & Gajdon, G. K. (2006). Technical intelligence in animals: the kea model. *Animal cognition*, 9(4), 295-305.
- Jaeggi, A. V., Burkart, J. M., & Van Schaik, C. P. (2010). On the psychology of cooperation in humans and other primates: combining the natural history and experimental evidence of prosociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2723-2735.
- Jaeggi, A. V., De Groot, E., Stevens, J. M., & Van Schaik, C. P. (2013). Mechanisms of reciprocity in primates: testing for short-term contingency of grooming and food sharing in bonobos and chimpanzees. *Evolution and Human Behavior*, 34(2), 69-77.
- Johnsson, K. (1994). Colonial breeding and nest predation in the Jackdaw *Corvus monedula* using old Black Woodpecker *Dryocopus martius* holes. *Ibis*, 136(3), 313-317.
- Jones, P., & Tye, A. (2006). *The birds of São Tomé & Príncipe, with Annobón, islands of the Gulf of Guinea: an annotated checklist*. British Ornithologists' Union, Oxford.
- Kabadayi, C., & Osvath, M. (2017). Ravens parallel great apes in flexible planning for tool-use and bartering. *Science*, 357(6347), 202-204.
- Komeda, S., Yamagishi, S., & Fujioka, M. (1987). Cooperative breeding in azure-winged magpies, *Cyanopica cyana*, living in a region of heavy snowfall. *Condor*, 835-841.
- Koski, S. E. (2011). How to measure animal personality and why does it matter? Integrating the psychological and biological approaches to animal personality. In: *From Genes to Animal Behavior* (Pp. 115-136). Springer Japan.

- Krams, I., Krama, T., Igaune, K., & Mänd, R. (2008). Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 599-605.
- Krasheninnikova, A., Bräger, S., & Wanker, R. (2013). Means–end comprehension in four parrot species: explained by social complexity. *Animal cognition*, 16(5), 755-764.
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.
- Lakshminarayanan, V. R., & Santos, L. R. (2008). Capuchin monkeys are sensitive to others' welfare. *Current Biology*, 18(21), R999-R1000.
- Lalot, M., Bourgeois, A., Saint Jalme, M., & Bovet, D. (submitted). Family first! Influence of parental investment in Guinea pigs (*Cavia porcellus*) prosocial choices.
- Lalot, M., Ung, D., Péron, F., d'Ettorre, P., & Bovet, D. (2016). You know what? I'm happy. Cognitive bias is not related to personality but is induced by pair-housing in canaries (*Serinus canaria*). *Behavioural processes*, 134, 70-77.
- Lambert, M. L., Massen, J. J., Seed, A. M., Bugnyar, T., & Slocombe, K. E. (2017). An 'unkindness' of ravens? Measuring prosocial preferences in *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 123, 383-393.
- Leboucher, G., Vallet, E., Nagle, L., Béguin, N., Bovet, D., Hallé, F., Draganoiu, T., Amy M., & Kreutzer, M. (2012). Studying female reproductive activities in relation to male song: the domestic canary as a model. *Advances in the Study of Behavior*, 44, 183-223.
- Leitner, S., Voigt, C., & Gahr, M. (2001). Seasonal changes in the song pattern of the non-domesticated island canary (*Serinus canaria*) a field study. *Behaviour*, 138(7), 885-904.
- Lessells, C. M., & Boag, P. T. (1987). Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, 116-121.
- Marzluff, J. M., & Balda, R. P. (1992). *The pinyon jay: Behavioral ecology of a colonial and cooperative corvid*. A&C Black.

- Marzluff, J. M., Heinrich, B., & Marzluff, C. S. (1996). Raven roosts are mobile information centres. *Animal Behaviour*, 51(1), 89-103.
- Massen, J. J., Lambert, M., Schiestl, M., & Bugnyar, T. (2015b). Subadult ravens generally don't transfer valuable tokens to conspecifics when there is nothing to gain for themselves. *Frontiers in psychology*, 6.
- Massen, J. J., Pašukonis, A., Schmidt, J., & Bugnyar, T. (2014). Ravens notice dominance reversals among conspecifics within and outside their social group. *Nature communications*, 5, 3679.
- Massen, J. J., Ritter, C., & Bugnyar, T. (2015a). Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Scientific reports*, 5.
- Massen, J. J., Van Den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2010). Generous leaders and selfish underdogs: pro-sociality in despotic macaques. *PLoS One*, 5(3), e9734.
- McGrew, W. C. (2013). Is primate tool use special? Chimpanzee and New Caledonian crow compared. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368(1630), 20120422.
- Melis, A. P., Warneken, F., Jensen, K., Schneider, A. C., Call, J., & Tomasello, M. (2011). Chimpanzees help conspecifics obtain food and non-food items. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1710), 1405-1413.
- Müller, J. J. A., Massen, J. J. M., Bugnyar, T., & Osvath, M. (2017). Ravens remember the nature of a single reciprocal interaction sequence over 2 days and even after a month. *Animal Behaviour*, 128, 69-78.
- Nam, K. B., Simeoni, M., Sharp, S. P., & Hatchwell, B. J. (2010). Kinship affects investment by helpers in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1698), 3299-3306.
- Noë, R., & Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(8), 336-339.

- Olkowicz, S., Kocourek, M., Lučan, R. K., Porteš, M., Fitch, W. T., Herculano-Houzel, S., & Němec, P. (2016). Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(26), 7255-7260.
- Ostojić, L., Legg, E. W., Shaw, R. C., Cheke, L. G., Mendl, M., & Clayton, N. S. (2014). Can male Eurasian jays disengage from their own current desire to feed the female what she wants?. *Biology letters*, 10(3), 20140042.
- Ostojić, L., Shaw, R. C., Cheke, L. G., & Clayton, N. S. (2013). Evidence suggesting that desire-state attribution may govern food sharing in Eurasian jays. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(10), 4123-4128.
- Pelé, M., Dufour, V., Thierry, B., & Call, J. (2009). Token transfers among great apes (Gorilla gorilla, Pongo pygmaeus, Pan paniscus, and Pan troglodytes): species differences, gestural requests, and reciprocal exchange. *Journal of Comparative Psychology*, 123(4), 375-384.
- Péron, F., John, M., Sapowicz, S., Bovet, D., & Pepperberg, I. M. (2013). A study of sharing and reciprocity in grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal cognition*, 16(2), 197-210.
- Péron, F., Rat-Fischer, L., Lalot, M., Nagle, L., & Bovet, D. (2011). Cooperative problem solving in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal cognition*, 14(4), 545-553.
- Péron, F., Thornberg, L., Gross, B., Gray, S., & Pepperberg, I. M. (2014). Human–Grey parrot (*Psittacus erithacus*) reciprocity: a follow-up study. *Animal cognition*, 17(4), 937-944.
- Pfuhl, G. (2012). Two strings to choose from: do ravens pull the easier one?. *Animal cognition*, 15(4), 549-557.
- Piallini, G., De Palo, F., & Simonelli, A. (2015). Parental brain: cerebral areas activated by infant cries and faces. A comparison between different populations of parents and not. *Frontiers in psychology*, 6.
- Preston, S. D., & de Waal, F. B. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and brain sciences*, 25(1), 1-20.

- Prior, H., Schwarz, A., & Güntürkün, O. (2008). Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): evidence of self-recognition. *PLoS biology*, 6(8), e202.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raby, C. R., Alexis, D. M., Dickinson, A., & Clayton, N. S. (2007). Planning for the future by western scrub-jays. *Nature*, 445(7130), 919-921.
- Range, F., Bugnyar, T., Schlägl, C., & Kotrschal, K. (2006). Individual and sex differences in learning abilities of ravens. *Behavioural Processes*, 73(1), 100-106.
- Riem, M. M., van IJzendoorn, M. H., De Carli, P., Vingerhoets, A. J., & Bakermans-Kranenburg, M. J. (2016). As tears go by: Baby tears trigger more brain activity than adult tears in nulliparous women. *Social neuroscience*, 1-4.
- Ruiz-Gomez, M. d . L., Huntingford, F. A., Øverli, Ø., Thörnqvist, P. O., & Höglund, E. (2011). Response to environmental change in rainbow trout selected for divergent stress coping styles. *Physiology & behavior*, 102(3), 317-322.
- Russell, A. F., & Hatchwell, B. J. (2001). Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1481), 2169-2174.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2008). The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 499-505.
- Scheiber, I. B., Weiß, B. M., Frigerio, D., & Kotrschal, K. (2005). Active and passive social support in families of greylag geese (*Anser anser*). *Behaviour*, 142(11-12), 1535-1557.
- Scheid, C., & Noë, R. (2010). The performance of rooks in a cooperative task depends on their temperament. *Animal Cognition*, 13(3), 545-553.
- Scheid, C., Schmidt, J., & Noë, R. (2008). Distinct patterns of food offering and co-feeding in rooks. *Animal Behaviour*, 76(5), 1701-1707.

- Schino, G. (2007). Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, 18(1), 115-120.
- Schuck-Paim, C., Borsari, A., & Ottoni, E. B. (2009). Means to an end: Neotropical parrots manage to pull strings to meet their goals. *Animal cognition*, 12(2), 287-301.
- Schwab, C., Swoboda, R., Kotrschal, K., & Bugnyar, T. (2012). Recipients affect prosocial and altruistic choices in jackdaws, *Corvus monedula*. *PLoS One*, 7(4), e34922.
- Schwing, R., Jocteur, E., Wein, A., Noë, R., & Massen, J. J. (2016). Kea cooperate better with sharing affiliates. *Animal cognition*, 19(6), 1093-1102.
- Seed, A. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2008). Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1641), 1421-1429.
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of theoretical Biology*, 65(4), 671-698.
- Sharp, S. P., McGowan, A., Wood, M. J., & Hatchwell, B. J. (2005). Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature*, 434(7037), 1127.
- Sharp, S. P., Simeoni, M., McGowan, A., Nam, K. B., & Hatchwell, B. J. (2011). Patterns of recruitment, relatedness and cooperative breeding in two populations of long-tailed tits. *Animal behaviour*, 81(4), 843-849.
- Shumaker, R. W., Walkup, K. R., & Beck, B. B. (2011). *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. JHU Press.
- Sih, A., & Watters, J. V. (2005). The mix matters: behavioural types and group dynamics in water striders. *Behaviour*, 142(9-10), 1417-1431.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *The quarterly review of biology*, 79(3), 241-277.
- Silk, J. B. (1992). The patterning of intervention among male bonnet macaques: reciprocity, revenge, and loyalty. *Current Anthropology*, 33(3), 318-325.
- Silk, J. B., & House, B. R. (2011). Evolutionary foundations of human prosocial sentiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 10910-10917.

- Spreng, R. N. (2013). Examining the role of memory in social cognition. *Frontiers in psychology*, 4, 437.
- Svartberg, K. (2002). Shyness–boldness predicts performance in working dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, 79(2), 157-174.
- Swain, J. E. (2008). Baby stimuli and the parent brain: functional neuroimaging of the neural substrates of parent-infant attachment. *Psychiatry (Edgmont)*, 5(8), 28-36.
- Taylor, A. H., Miller, R., & Gray, R. D. (2012). New Caledonian crows reason about hidden causal agents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40), 16389-16391.
- Toxopeus, I. B., Sterck, E. H., van Hooff, J. A., Spruijt, B. M., & Heeren, T. J. (2005). Effects of trait anxiety on performance of socially housed monkeys in a learning test. *Behaviour*, 142(9-10), 1269-1287.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly review of biology*, 46, 35-57.
- Ung, D. (2014). " Big brother is watching you": influence de l'information publique, du statut social et des profils comportementaux sur les comportements reproducteurs chez le canari domestique *Serinus canaria* (Doctoral dissertation, Paris 10).
- Vallet, E., & Kreutzer, M. (1995). Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, 49(6), 1603-1610.
- van Horik, J. O., & Emery, N. J. (2016). Transfer of physical understanding in a non-tool-using parrot. *Animal cognition*, 19(6), 1195-1203.
- van Horik, J. O., Langley, E. J., Whiteside, M. A., & Madden, J. R. (2016). Differential participation in cognitive tests is driven by personality, sex, body condition and experience. *Behavioural processes*, 134, 22-30.
- Voigt, C., & Leitner, S. (1998). Breeding biology of the island canary *Serinus canaria* on the Desertas island, Ilhéu Chao. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, 50, 117-124.

- Voigt, C., Leitner, S., & Gahr, M. (2003). Mate fidelity in a population of Island Canaries (*Serinus canaria*) in the Madeiran Archipelago. *Journal für Ornithologie*, 144(1), 86-92.
- von Bayern, A. M., de Kort, S. R., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2007). The role of food- and object-sharing in the development of social bonds in juvenile jackdaws (*Corvus monedula*). *Behaviour*, 144(6), 711-733.
- Vonk, J., Brosnan, S. F., Silk, J. B., Henrich, J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Povinelli, D. J. (2008). Chimpanzees do not take advantage of very low cost opportunities to deliver food to unrelated group members. *Animal Behaviour*, 75(5), 1757-1770.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2006). Altruistic helping in human infants and young chimpanzees. *Science*, 311(5765), 1301-1303.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2009). The roots of human altruism. *British Journal of Psychology*, 100(3), 455-471.
- Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. (2007). Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biology*, 5(7), 1414-1420.
- Wascher, C. A., & Bugnyar, T. (2013). Behavioral responses to inequity in reward distribution and working effort in crows and ravens. *PLoS One*, 8(2), e56885.
- Waser, M. S., & Marler, P. (1977). Song learning in canaries. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91(1), 1.
- Watts, D. P. (2002). Reciprocity and interchange in the social relationships of wild male chimpanzees. *Behaviour*, 139(2), 343-370.
- Weinstein, T. A., & Capitanio, J. P. (2008). Individual differences in infant temperament predict social relationships of yearling rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*, 76(2), 455-465.
- Werdenich, D., & Huber, L. (2006). A case of quick problem solving in birds: string pulling in keas, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour*, 71(4), 855-863.

- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308(5955), 181-184.
- Wilkinson, G. S. (1985). The social organization of the common vampire bat I and II. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(2), 111-134.
- Wilkinson, G. S. (1988). Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethology and Sociobiology*, 9(2-4), 85-100.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2009a). How did altruism and reciprocity evolve in humans? Perspectives from experiments on chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Interaction Studies*, 10(2), 150-182.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2009b). Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) spontaneously take turns in a reciprocal cooperation task? *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 242-249.
- Yosef, R., & Yosef, N. (2010). Cooperative hunting in brown-necked raven (*Corvus rufficollis*) on Egyptian mastigure (*Uromastyx aegyptius*). *Journal of ethology*, 28(2), 385-388.

CHAPITRE V

**ARTICLE SUR L'ETUDE DE LA PROSOCIALITE CHEZ DES
PERRUCHES ONDULEES (*MELOPSITTACUS UNDULATUS*)**

Prosocial strategies in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) in a non-reproductive context.

Mathilde Lalot^{1*} & Dalila Bovet¹

¹ Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Nanterre, Nanterre, France

* Corresponding author

E-mail: mathilde.lalot@gmail.com (ML)

ABSTRACT

While prosociality (providing a benefit to a conspecific with or without a cost for the actor) has been shown to exist outside humans, most studies still involve primate species. A few experiments investigated prosocial behaviours in birds, most often corvids and psittacids, but provided conflicting results. We conducted a Prosocial Choice Task with a monogamous bird species presenting biparental care, the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). In our experiment, the subject could choose between three options: a prosocial, a selfish, and a null option. We also conducted a food sharing experiment in which the male of each of our reproductive pair could share food with its food deprived female mate. Our results highlighted prosocial tendencies higher in females and toward females. Overall, individuals who have previously been parents were more prosocial than nulliparous individuals. We also found a higher propensity in females to be prosocial toward their subordinate, suggesting a strategy to signal and maintain their dominance. Our experiment reported a great influence of different sort of communications from the recipient on the subject prosocial tendencies (consistent with what was found in primates). This study suggest that prosociality is worth to be studied in birds, particularly when investing in long experiment to let subjects enough sessions to reach a strict criterion and exhibit strong patterns of behaviours.

Key-words: Prosociality – Reciprocity – Food sharing – Sex – Dominance hierarchy – Communication – Budgerigars – *Melopsittacus undulatus*

INTRODUCTION

In the last decades, a growing amount of studies investigated the existence of prosocial behaviours in non-human species. Yet, they mostly involved primates (Warneken & Tomasello, 2006; Burkart et al., 2007; de Waal, 2008; Lakshminarayanan & Santos, 2008; Horner et al., 2011). Prosocial behaviours are defined as behaviours that benefit others without necessarily inducing a cost for the actor (Silk & House, 2011). Controlled experiment used a few paradigms to study prosociality: most of studies on primates involved Giving Assistance Tests (GAT) or Prosocial Choice Tests (PCT). In GAT procedures, a recipient individual needs a token or a tool, and the subject can choose either to give it to him or not. In a PCT procedure, a subject can choose between several tokens associated with different outcomes, usually a prosocial one and a selfish one. Choosing the prosocial token induces to simultaneously reward the subject and the recipient individual (1/1 option), while choosing the selfish token only rewards the subject (1/0 option).

Considering the complex cognitive skills reported in some bird species, it could be interesting to study prosocial abilities in the Aves taxa. It is now widely accepted that a convergent cognitive Evolution appeared between birds and mammals (Emery & Clayton, 2004; Emery, 2006). For instance, magpies have shown some abilities of self-recognition in a mirror (Prior et al., 2008). Western scrub jays exhibit episodic-like memory in relation to different caching contexts (Clayton & Dickinson, 1998; de Kort, et al., 2005). Some corvids are also able to flexibly plan for the future, in caching contexts (Raby et al., 2007), but also in tool-using and in bartering with humans contexts (Kabadayi & Osvath, 2017). Some corvids and psittacids are known for their complex abilities to use and manufacture tools adapted to the situation (Bentley-Condit & Smith, 2010; McGrew, 2013; Shumaker et al., 2011; Auersperg et al., 2012). They are also able to solve problems insightfully and to make inferences about causal mechanisms (Huber & Gajdon, 2006; Taylor et al., 2012; van Horik & Emery, 2016). Corvids (Heinrich, 1995; Heinrich & Bugnyar, 2005), parrots (Werdenich & Huber, 2006; Schuck-Paim et al., 2009; Krasheninnikova et al., 2013), and budgerigars (Ducker & Rensch, 1977) showed an ability to rapidly solve complicated configurations of the vertical string-pulling tasks, discriminating between rewarded, unrewarded, and broken strings, as well as discriminating between pulling strings based on the perceived effort required to retrieve a reward (Pfuhl, 2012). Clayton & Emery (2015) suggested that avian brain (especially corvids' and psittacids') would be a great model for understanding core

aspects of human cognition, despite differences in the neuro-architecture of the brains of birds and mammals. Indeed, Olkowicz et al. (2016) showed that the brains of psittacids and songbirds contain on average twice as many neurons as primate brains of the same mass, which indicate that avian brains have higher neuron packing densities than mammalian brains. Furthermore, Charvet & Striedter (2008), showed that the expansion of the telencephalon in budgerigars is associated with delayed and extended neurogenesis, expanded subventricular zone, and delayed neuronal maturation.

Regarding social intelligence and prosocial behaviours, some birds have been found to match (if not surpass) some primate species. Ravens, for example, have been found to understand third-party relationships (Massen et al., 2014), to provide agonistic support (Fraser & Bugnyar, 2012), post-conflict consolation (*i.e.*, post-conflict affiliation with a third-party bystander who was not involved in the preceding fight), and reconciliation (Fraser & Bugnyar, 2010, 2011). Post-conflict reconciliations often occur between opponents who share valuable relationships (de Waal & Yoshihara, 1983; Aureli et al., 2002) in order to reduce risks for renewed aggression by combatants toward former opponents and bystanders (Aureli & van Schaik, 1991). Some may consider reconciliation as one of the behavioural strategies to decrease the cost of conflicts (Ikkatai & Watanabe, 2012). While several corvids (rooks, jackdaws, and Eurasian jays) exhibited consolation but not reconciliation within reproductive mates (Logan et al., 2013), budgerigars reproductive mates have been reported to exhibit both post-conflict reconciliations and consolations (Ikkatai & Watanabe, 2012; Ikkatai et al., 2016), suggesting greater conciliatory tendencies in budgerigars (Ikkatai et al., 2016).

Some bird species have been reported to hunt in cooperation in the wild, such as Harris' hawks (Bednarz, 1988), common ravens (Hendricks & Schlang, 1998), and brown necked ravens (Yosef & Yosef, 2010). Corvids and psittacids have also been seen to cooperatively chasing away larger predators or dominant pairs from prey items (Heinrich & Marzluff, 1991; Marzluff et al., 1996; Jones & Tye, 2006). Corvids and psittacids were even able to cooperate in an artificial loose-string task (Seed et al., 2008; Péron et al., 2011; Massen et al., 2015a; Schwing et al., 2016). They were able to take into account the identity and relative efforts and payoffs of cooperative partners (Asakawa-Haas et al., 2016; Massen et al., 2015a), and cooperate more often and more efficiently with affiliated conspecifics (Seed et al., 2008; Massen et al., 2015a; Schwing et al., 2016). Schwing et al. (2016) suggested that, because corvids and psittacids tested in loose-string tasks were not proved to understand the need and action of the partner (failing to inhibit their pulling behaviours when waiting for the

partner arrival), factors influencing cooperation task would be the same as those influencing a food-sharing situation. A factor that requires a particular attention, in cooperation task as in prosocial task, is inequity aversion. In several experiments, subjects tended to cease to participate actively as soon as they were not rewarded anymore while their partner was, in providing the same working effort (Wascher & Bugnyar, 2013; Massen et al., 2015a; Schwing et al., 2016). This phenomenon could happen against the will of the experimenter if he does not control the possibility for both the subject and the partner to steal the reward of the other one.

Prosocial behaviours may include helping and food sharing. Many birds, including several species of corvids, spontaneously and actively share food (Heinrich & Marzluff, 1995; de Kort et al., 2003, 2006; von Bayern et al., 2007; Scheid et al., 2008; Ostojić et al., 2013, 2014; Duque & Stevens, 2016). Although most studies on prosociality focused on primates, active food sharing occurs much more frequently in corvids than in primates (de Kort et al., 2006; Duque & Stevens, 2016). Helping in birds has mainly been reported in cooperative breeders. Cooperative breeding birds, such as long-tailed tits, have been found to exhibit redirected helping in which failed breeders became helpers, usually at a relative's nest (Russell & Hatchwell, 2001; Dickinson & Hatchwell, 2004; Sharp et al., 2005; Hatchwell, 2009; Nam et al., 2010). Thus, helping could be considered as a product of kin selection (Hatchwell et al., 2013). Moreover, the fact that they failed at reproducing could decrease the helpers' cost of such an investment. Brown (1987) reported that, in the vast majority of cooperatively breeding birds, helping is facultative.

Indications of empathy might have been observed in one bird species: budgerigars were reported to exhibit contagious yawning in several experiments (Miller et al., 2012; Gallup et al., 2015). Contagious yawning occurs when seeing, hearing, or even thinking about yawning triggers yawns (Massen et al., 2015b). Contagious yawns have been related to empathic abilities because they do not follow the same diurnal pattern as spontaneous yawns, suggesting they are not related to sleepiness (Giganti & Zilli, 2011). In addition, even in human, they do not emerge until early childhood (Anderson & Meno, 2003; Helt et al., 2010; Hoogenhout et al., 2013), while spontaneous yawning among humans begins early or even in utero (de Vries et al., 1982) and is very frequent among young infants (Giganti et al., 2007). Many studies investigated the potential connection between contagious yawning and empathy (Platek et al., 2003, 2005; Palagi et al., 2009; Campbell & de Waal, 2010, 2014; Norscia et al., 2016; Massen & Gallup, 2017). These researches suggest that contagious yawning may

constitute an emotional contagion phenomenon (Lehmann, 1979), which is a primitive form of empathic processing, also known as state matching (Preston & de Waal, 2002). Empathy represents the ability to understand, share and be affected by the state and/or feelings of others (Singer et al., 2004). Some serious concerns about this hypothesis (of contagious yawning as being related to empathy) rely on the fact that several behaviours have been reported to be contagious (contagious itch, contagious stretching, etc.), even in non-human species, without involving any empathic ability in their explanation (Holle et al., 2012; Miller et al., 2012; Feneran et al., 2013; Yu et al., 2017; Gallup et al., 2017). However, Massen & Gallup (2017) conceded that contagious yawning may be a primitive root of what evolved into empathy.

Recent studies investigated other-regarding preferences in birds using Prosocial Choice Tasks (PCT), but reported conflicting results.

Three studies investigated prosociality in ravens, but did not find any other-regarding preference. Di Lascio et al. (2013) used a PCT procedure with ravens, in which birds could choose between a prosocial (1/1 option, rewarding the actor and the recipient) and a selfish option (1/0 option, rewarding only the actor). They did not find any prosocial preference. Massen et al. (2015c) tested sub-adult ravens' willingness to offer a conspecific a token, which, in contrast to the actor itself, the recipient could exchange for a food reward with an experimenter. Authors did not find any other-regarding preferences either, ravens generally preferring to cache the tokens rather than transferring them to conspecifics. Lambert et al. (2017) used a PCT procedure in which ravens received no rewards for themselves (0/0 option versus 0/1 option). Subjects did not demonstrate any prosocial tendency and the relationship between the subject and the recipient had no influence on the subject's choices. The major issue in this paradigm was that most of the birds ceased to pull on test trials when they received no reward for themselves (but continued to pull on the motivation trials that were interspersed throughout the session). It was suggested that the lack of prosociality in ravens could be due to their sense of fairness, a trait recently reported to exist in ravens (Wascher & Bugnyar, 2013), which may compete with their prosocial tendency (since, as in Massen et al.'s experiment, giving the token would lead to reward a conspecific while the actor is not rewarded). In raven, a strong inequity aversion might outweigh any chance of prosociality.

Two other studies investigated prosociality in other corvids (jackdaws and magpies), and reported more encouraging results. Schwab et al. (2012) tested whether jackdaws would show selfish (1/0 option), prosocial (1/1 option) and altruistic preference (0/1 option, only the

recipient gets a reward) toward sibling or non-sibling recipients. They found that prosociality and even altruism was elicited by the recipient's behaviour (as we discussed below) and was higher toward opposite sex recipients. Horn et al. (2016) performed a group service paradigm with azure-winged magpie, using an apparatus with a seesaw mechanism in which, when a bird landed on the perch, its weight moved the seesaw down. Two positions were available to subjects. When food was placed in front of the perch a subject could deliver food to itself by landing on the perch. When food was placed on the other side of the board and a bird landed on the perch, it could not obtain the food itself but, by staying on the perch, it made the food available to the rest of the group. Azure-winged magpies proactively provided food to their group members at very high rates. One criticism that might be made is that, when food is positioned on the other side of the board, the only action (besides doing nothing) that could be done by the subject was considered prosocial. This apparatus did not provide any selfish choice, thus apparent prosociality could appear because of a lack of inhibition or self control from the subject.

Besides corvids, only two PCT experiments were performed in birds, involving psittacids. Péron et al. (2013, 2014) used a PCT procedure in which African grey parrots could choose between an altruistic option (0/1), a prosocial option (1/1), a selfish option (1/0), and a null option (0/0), to reward or not a conspecific (in the first experiment) or an experimenter (in the second experiment) playing the role of a prosocial, selfish or copycat partner. The two subjects tended to be prosocial toward the prosocial human and selfish toward the selfish human, suggesting a limited understanding of reciprocity.

Prosociality may rely on reciprocity, as soon as individuals have the possibility to interact repeatedly, show mutual dependence (Trivers, 1971) and the ability to remember past interactions with different conspecifics (Axelrod & Hamilton, 1981). While some exchanges of services (grooming against support for instance) have been observed in primates in the wild, reciprocity associated with food exchanges have been widely studied in vampire bats (Wilkinson, 1984, 1988; Carter & Wilkinson, 2013), reporting that bats shared the product of their hunt (blood) with unlucky conspecifics as soon as they were seen sharing before. Regarding artificial tasks in controlled conditions, reciprocity have been reported in primates species (Hauser et al., 2003; Dufour et al., 2009; Jaeggi et al., 2010, 2013; Friedin et al., 2015), rats (Rutte & Taborsky, 2008; Dolivo & Taborsky, 2015) and birds, pied flycatchers

being reciprocal as they helped conspecifics that previously helped them to mob predators (Krams et al., 2008) and ravens reciprocating agonistic supports, especially toward conspecifics who preened them (Fraser & Bugnyar, 2012). Regarding PCT procedures, jackdaws have been reported to give food to those they received food from (de Kort et al., 2006).

Sex and Parental Care

Massen et al. (2010), using a prosocial task involving two trays (pulling one tray rewarded a conspecific and the actor while pulling the other one only rewarded the actor), found that female macaques were more prosocial than males. Authors argued that females, having “family ranks” inherited from their mothers in this species, were more prosocial in order to sustain their rank position, as they stay in their group their whole life. Similarly, Carter & Wilkinson (2013) reported that females shared more often than males. However, this difference appeared only in groups in which stability of females’ relationships was higher than males’ (Wilkinson, 1985). Differences between sexes have also been shown in reciprocal tendencies, as de Waal (1997) found that, in capuchin monkeys, only females shared in an exact reciprocal way, the amount of food shared being influenced by the level of affiliation between the actor and the recipient.

According to Decety & Cowell (2014), difference between sexes occurs because empathy has evolved in the context of parental care and group living. Behavioural ecology and behavioural economic literature also widely accept that parental care patterns may strongly influence each sex social abilities and behavioural tendencies. Because of sex differences in prosocial tendencies and empathic abilities found in some studies, and because these studies mostly involved species in which parental care patterns are predominantly maternal, it is widely assumed that prosocial and empathic abilities developed in a stronger way in females due to their constraints toward the offspring. This paradigm induces that, in species presenting mostly maternal care, females would become more prosocial and more empathic than males to be more efficient in their awareness of their young emotional state and, finally, to be able to response to their young’s needs more rapidly. This difference should thus disappear in biparental care species.

In birds, while the vast majority of species present a monogamous pattern with biparental care (Lack, 1968), some differences between sexes have been reported, but showing a propensity to act prosocially in males rather than females. In long-tailed tits, a cooperative breeding species, males were found to be more likely to help the reproductive pair than females were (Sharp et al., 2011). Hatchwell et al. (2013) reported that 85% of helpers were males. In keas, a New Zealand parrot, Schwing et al. (2016) showed, in a sharing food experiment, that males cooperated more with each other than with females or than females with each other. Diamond & Bond (1999) noted that, in keas, males were the sole provider of food for the female and chicks during nesting.

The breeding pattern in birds was sometimes used as an explanation for the discrepancies in their PCT results. Indeed, Massen et al. (2015c), as well as Horn et al. (2016), argued that the fact that three closely related species (raven, jackdaws and azure-winged magpies) exhibit such different results in prosocial experiments might be due to the fact that they present different breeding systems: jackdaws and azure-winged magpies breed in colonies (Johnsson, 1994; Komeda et al., 1987), whereas ravens exclusively breed in territorial pairs (Heinrich, 1999). Jackdaws do not show allo-parental care (cooperative breeding), but their openness to communal breeding does require more intraspecific tolerance than the territorial ravens, which may have led to the evolution of more pronounced prosocial tendencies (Burkart et al., 2014). Azure-winged magpies are colonial cooperative breeders, in which helping is performed by both related and unrelated group members and is relatively flexible with regard to who helps when (Komeda et al., 1987).

Monogamous pair bond is considered to be the most symmetrical and exclusive relationship (Emery et al., 2007) and is expected to present the strongest expression of prosociality in many species (Cronin, 2012). In monogamous birds, most agonistic supports performed occur among kin and reproductive mates (greylag geese: Scheiber et al., 2005; ravens: Fraser & Bugnyar, 2012; see Emery et al., 2007 for a review), and reciprocity of these supports, as well as reciprocity between exchanges of agonistic support for preening, is only observed in reproductive mates (Fraser & Bugnyar, 2012). In Schwab et al.'s (2012) experiment, jackdaws were more prosocial towards recipients of the opposite sex, regardless of their own sex. Moreover, this effect was even more pronounced in the altruistic condition. In budgerigars, reproductive mates were shown to exhibit a higher reconciliation rate with each other than ravens did (Ikkatai et al., 2016; Fraser & Bugnyar, 2011), suggesting

budgerigars mates would have a highest-quality relationship within a monogamous social system.

Hierarchy

Asymmetrical relationships hierarchies have been thought to be a factor decreasing the likelihood for prosociality to occur (Connor & Norris, 1982). It has been reported that chimpanzees cooperate better with individuals that are close in rank to themselves (Suchak et al., 2014). In human, as well, females cooperate more often with other females close in rank (Benenson et al., 2014). In ravens, Massen et al. (2015a) observed that rank distance may have a positive effect on cooperation, suggesting the larger the difference in dominance rank, the less direct competition occurs, and thus the more likely cooperation is to succeed. Because of inconsistency of chimpanzees performances in prosocial tasks (being not prosocial in: (Silk et al., 2005; Jensen et al., 2006; Vonk et al., 2008; being prosocial in: Warneken et al., 2007; Horner et al., 2011), some authors suggested that despotic species could not fully express prosocial behaviours, while human more egalitarian systems would have coevolved with prosociality (humans: Fehr et al., 2008; capuchins: Lakshminarayanan & Santos, 2008; Callitrichids: Burkart et al., 2007, Cronin et al., 2010).

Within studies using a PCT procedure in primates and which reported differences in prosocial tendencies according to hierarchical rank, all found that dominants were more prosocial than subordinates. In chimpanzees (Horner et al., 2011), in rhesus macaques (Chang et al., 2011; Colman et al., 1969), in long-tailed macaques (Massen et al., 2010, 2011), and in capuchin monkeys (Lakshminarayanan & Santos, 2008; Takimoto et al., 2010), dominant subjects made more prosocial choices than did subordinate ones.

Hierarchy was shown to affect birds' prosocial behaviour as well. Fraser & Bugnyar (2012) observed that ravens were more likely to support dominant group members during a conflict, suggesting that ravens may help individuals from whom reciprocated support would be most useful. Providing support may thus represent a tactical way to reinforce a good relationship with a useful dominant individual, enabling the ravens to secure access to resources and progress up the dominance hierarchy (Gwinner, 1964; Heinrich, 1999). Therefore, ravens agonistic support did not correlate with the recipient's need for support, but would constitute a strategy to minimise costs associated with involving in a conflict. Duque &

Stevens (2016) reported that, in pinyon jays, dominance was the main factor predicting food sharing, dominant individuals sharing more than subordinates. Similarly, rooks were seen to share more food to subordinates than to dominant individuals (Scheid et al., 2008). As well, in Péron et al.'s (2013, 2014) study, using a PCT procedure in African grey parrots, the dominant individual was more prosocial than the subordinate one.

Communication

In PCT studies, the recipient being unable to access the reward alone, he often communicates his motivation to get the food by making vocalisations or movements toward it (Burkart et al., 2007; Cronin et al., 2009). This communication about its interest in the reward could lead the subject to become more prosocial, by allowing the subject to access the recipient's emotional state and to be affected by it through emotional contagion (Preston & de Waal, 2002; de Waal, 2008).

Literature divides communications from the recipient in two categories: interest in the reward and direct requests/pressures, the former being considered as less intense than the latter (Horner et al., 2011; Cronin, 2012). Conflicting results appear regarding the influence of the recipient's communication.

In several studies, recipients producing "interest in the reward" communications (begging gestures or pointed directly at the object) were shown to elicit more prosocial responses from the actor (chimpanzees: Warneken et al., 2007; orang-utans: Pelé et al., 2009; Dufour et al., 2009; capuchin monkeys: Barnes et al., 2008). However, experiments using PCT procedures in primates did not always find this effect (chimpanzees: Vonk et al., 2008; common marmosets: Burkart et al., 2007), one study even reporting a decrease in prosocial responses after "interest in the reward" communications (cottontop tamarins: Cronin et al., 2009).

While some authors consider direct requests (gestures and vocalizations specifically unambiguously directed toward the subject) more efficient, as it has been reported to elicit more prosocial responses than communications directed toward the reward (Warneken et al., 2007; de Waal et al., 2008; Yamamoto & Tanaka, 2009a, 2009b), we have to note that direct requests have only been described in apes (especially chimpanzees). However, Horner et al. (2011) showed that, while the subject's prosociality was increased by attention-getting

behaviours (behaviours not directed toward the subject, such as self-scratching, noise, food-grunts, or hitting the caging), it significantly dropped after direct requests and pressures (behaviours directed toward the subject, such as poking the subject, begging with an open hand, aimed displaying with pilo-erection and hooting).

Regarding species other than primates, still using a PCT procedure, a recent study suggest that these “interest in the reward” communications could facilitate prosocial tendencies. Schwab et al. (2012) showed that jackdaws made more prosocial choices when recipients approached the food compared to when they were at a distance. However, Schwab et al. attributed this effect to local or stimulus enhancement rather than to an increased appreciation of the partner’s need.

The fact that, in Schwab et al.’s (2012) study (as in some others), jackdaws’ prosocial response was highly elicited by the recipients’ communications may suggest a form of harassment. Indeed, according to the harassment hypothesis (Clutton-Brock, 2009), an extensive amount of communications performed by the recipients could motivate prosocial responses (Gilby, 2006). Furthermore, this hypothesis may involve a dominance hierarchy between the subject and the recipient, in which recipients solicit food from a dominant individual (Carter & Wilkinson, 2013). The harassment hypothesis states that persistent begging would be prevented or, at least stopped, by sharing food with the beggar (Brown et al., 2004; Jaeggi et al., 2010; Pinto et al., 2011; Stevens & Gilby, 2004), partly explaining prosociality and food sharing among non-kin individuals (Clutton-Brock, 2009).

Learning Speed

Recent findings in neuroscience highlight striking interactions between memory and social cognitive processes, such as empathy and prosociality (Spreng, 2013). Hassabis et al. (2013) found that the brain regions supporting the recollection of prior experiences are also the ones that support the ability to imagine the experiences of other people. Gaesser (2013) suggested that this process may facilitate empathy and promote prosocial behaviours. Amnesia patients reported lower levels of empathy and demonstrated no increase in prosocial behaviour with an empathic mood induction (Beadle et al., 2013). Besides, in human children, cooperation has been found to enhance the development of cognitive abilities (Carleton, 1980). These studies suggest that the interactions between the brain functions underlying

processes like empathy, prosociality, and mere memory could be more complexly tangled than previously thought and that these processes could express differently regarding the familiarity of the conspecifics with which one interacts.

Some studies might suggest that individuals learning associations faster could also be the most prosocial one, and that slow learners would be more able to react to change and, thus, could exhibit more reciprocity (Guillette et al., 2009; Scheid & Noë, 2010; Exnerová et al., 2010; Guenther et al., 2014; van Horik et al., 2016).

We conducted a PCT experiment in budgerigars, testing member of three reproductive pairs with each other (mates and conspecifics). Subjects had to choose between three alternatives: a prosocial one (1/1), a selfish one (1/0), and a null one (0/0). This last option was used as a control to let the experimenter know about individuals' learning progress. The effort required was low and the same for each choice. Our methodology was also designed to avoid complex apparatus, avoid competitive behaviours (the food reward not being visible before the subject's choice), enhance communication and make the choice and consumption of reward visible and audible for both the subject and the recipient; not controlling these factors having been proved to cause negative results in many studies (Warneken & Tomasello, 2006, 2009; Horner et al., 2011; Melis et al., 2011; Silk & House, 2011; House et al., 2014). We also conducted a sharing food test in which one member of the reproductive pair was given food, which could be regurgitated to the other bird, food deprived.

Budgerigars are increasingly becoming a model for studies of complex social behaviours and cognition (Mui et al., 2008; Ikkatai et al., 2016). These small parrots are highly social, form large colonies of over 1000 individuals (Wyndham, 1980), and show fission-fusion dynamics (*i.e.*, frequent changes in subgroup size and composition) in the wild (Abbassi & Burley, 2012). Bird species exhibiting a fission-fusion dynamic have been suggested to present highly complex social structures, with both competitive and cooperative relationships (Jackson, 1960; Diamond & Bond, 1999; Aureli et al., 2008; Braun et al., 2012; Jolles et al., 2013; Schwing et al., 2016). Amici et al. (2014) also suggested that fission-fusion dynamics could be linked to the enhancement of specific cognitive skills. Budgerigars form long-term monogamous relationships, although some extra-pair copulations have been

reported (Wyndham, 1980). Both reproductive mates care for chicks within a breeding colony (Brockway, 1964a; Wyndham, 1980). They spend time in close proximity and exclusively exchange affiliative behaviours, such as allo-preening and allo-feeding, even outside the breeding season (Brockway, 1964a, 1964b; Trillmich, 1976; Wyndham, 1980), suggesting a high-quality partnership within budgerigars reproductive pairs. The female chooses the nest site and incubates while the male spends most of the time foraging and feeding all until the chicks are ready to fledge (Forshaw & Cooper, 1977; Juniper & Parr, 1998). In budgerigars females tend to be more aggressive than males and collectively dominate them in the social hierarchy (Masure & Allee, 1934; Brockway, 1964a, 1964b; Ikkatai & Izawa, 2012). This species present interesting cognitive skills, as budgerigars are among the very few species that showed abilities to rapidly solve complicated configurations of vertical string-pulling tasks (Dücker & Rensch, 1977). In addition, they were shown to exhibit reconciliation and even consolation behaviours with their reproductive mate (Ikkatai & Watanabe, 2012; Ikkatai et al., 2016). Furthermore, budgerigars are the only birds (for now) in which contagious yawning was found (Miller et al., 2012; Gallup et al., 2015; Massen & Gallup, 2017).

Considering literature and budgerigars' social skills, we expected to see prosociality and reciprocity, especially between reproductive mates. We also expected that the most prosocial individuals in the PCT experiment and would be the most generous at the food sharing test. Because budgerigars present a biparental care pattern in which both sexes invest time and energy, we did not expect clear differences between sexes. Besides, we did expect more prosociality toward the subject's reproductive mate than toward any other conspecific, regardless of the subject's sex. Some of our subjects having previously been parents, we assumed that, regardless of their sexes, they would be more prosocial, more reciprocal, and would perform better in the food sharing test and would use communication more efficiently. Because of the difference observed between sexes' hierarchy (females outranking males), we expected that dominant individuals would be more prosocial than subordinates and that this effect would be greater in females. In budgerigars, males initiate affiliations, reconciliations and consolations toward their reproductive mate more often than females did (Ikkatai et al., 2016). Regarding the influence of the recipient communication on the subject choice, we assumed that, like in Horner et al.'s (2011) and Schwab et al.'s (2012) studies, interest in the reward communications would enhance prosociality while pressures would decrease it. Considering the possibility of harassment to occur, recipients were expected to communicate

more when the subject was their dominant. Like in other bird species, we expected that fast learners would be more prosocial while slow learners would be more reciprocal.

MATERIALS AND METHODS

Subjects & housing

This study involved three male and three female budgerigars (*Melopsittacus undulatus*), all born in captivity, housed within their social group of seven males and four females (all birds being 3-4 years old during this experiment). We chose, among this group, to test the member of the three reproductive pairs, which formed naturally (without human intervention). The fourth female being not paired at the beginning of our experiment, we decided to not involve her. Each one of our six subjects was tested with the five others (its reproductive mate, the two other females, and the two other males, all very familiar with each other). Thirty dyads were thus repeatedly tested in this experiment.

Half of our subjects (two males and one female) have been breeding once in their life. Although they were not effectively parenting at the time of our experiments, we referred them as “parents”, while the other budgerigars were referred as “nulliparous”.

We assessed the hierarchical rank of each individual before and after the experiment, measuring the rate of won attacks in each dyad when presenting an indivisible food source (mash) in a dish on which only one bird at a time could perch. We used the David's score (David, 1987, 1988) considered the most appropriate dominance ranking method for this social group structure (Gammell et al., 2003; Bang et al., 2010). Dominance asymmetry was also calculated for each dyad, by subtracting the score of the subordinated individual to the score of the dominant individual in each dyad. The structure of the social group is presented in Figure 1, taking account of the results of our dominance tests (see Table 3 in *Results*).

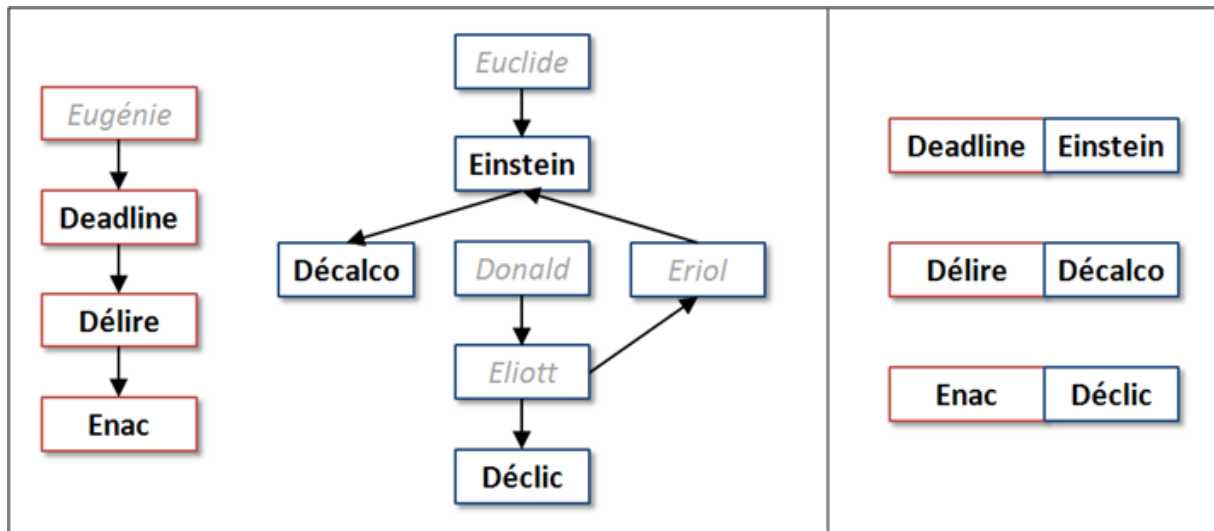


Figure 1: Structure of our budgerigars' social group. The left part of this figure indicate hierarchy of the entire social group (the arrow [Individual A] $\longrightarrow$ [Individual B] corresponding to the following relationship: “[A] dominates [B]”). The right part of this figure indicates the reproductive pairs, which bonded without human intervention. Names in black represent the budgerigars involved in this experiment; names in grey represent other members of the social group, not involved in our experiment. Females' names are framed in pink while males' names are framed in blue.

Birds were housed in a complex of six connected cages resulting in a 355 x 100 x 50 cm compartmentalised cage. Several enrichments were available in the cage, such as a small wooden swing, two strings each attached to a bell, and corks stoppers. Each one of the six parts of the cage had four perches. Birds also had a cuttlebone, sand, seeds, and water, all *ad libitum*, except for the two hours deprivation before training and testing. Fruits and vegetables were distributed (outside testing phases) three times a week. The housing room was subjected to a photoperiod of short-daylight schedule (9:15 h light:dark) and the temperature was kept at 22 ± 1 °C during the whole experiment.

Testing Budgerigars' Prosocial Tendencies

Apparatus

All phases of this experiment occurred in the upper central part of the housing cage, isolated from others parts using opaque partitions. This 118 x 50 x 50 cm part was considered as the testing cage, and was out of sight of not tested birds, which were placed at both sides around the testing cage.

The testing cage was divided in two halves by a separating grid, each half containing two perches. The subject was always placed in the left half while the recipient individual was always placed in the right half. In the left part (tested area), three empty dishes were placed horizontally on the separating grid (see Figure 2). Above each dish was fixed an item (a purple square, a red triangle, or a green disc; all measuring the same volume). In the right half (recipient area), one empty dish was placed on the front grid (separating the cage from the outside). Above each one of these four dishes was a pipe topped with a funnel. The experimenter rewarded the birds without interacting directly with them, by putting in the funnel seeds that fall in the dish.

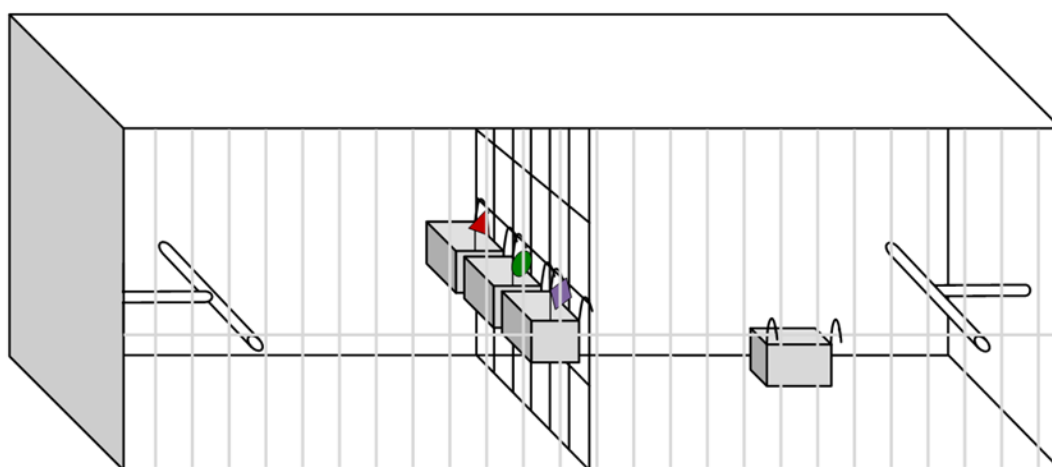


Figure 2: Apparatus for the Prosocial Choice Test.

For all phases of this experiment, each subject was food deprived two hours before being tested. The food reward consisted of five seeds. The relative locations (left, middle, and right) of the three dishes of the tested area were randomised, and our dyads were also tested in a random order.

Familiarisation phase

Budgerigars being a very neophobic species, we first conducted a familiarisation phase, in which perching on each dish rewarded the budgerigars (in both tested and recipient areas). The full apparatus was presented to each bird during 30 minutes, twice a day, for nine days. We measured the latency time to perch on a dish and the number of perching and feeding on each dish.

Training and Test phases

After the familiarisation phase, a training phase was conducted, in which each item placed above the dishes in the tested part of the testing cage was associated with a different outcome (see Table 1). Perching on the dish below the purple square led to reward simultaneously both the subject and the recipient individual; this action was regarded as a prosocial choice (or choosing the 1/1 option). Perching on the dish below the red triangle led to reward exclusively the subject; this action was regarded as a selfish choice (or choosing the 1/0 option). Perching on the dish below the green disc led not to reward anyone; this action was regarded as a null choice (or choosing the 0/0 option), and was used as a control.

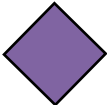
		Food reward (five seeds)	
Item value		Tested individual	Recipient individual
	Null	0	0
	Selfish	1	0
	Prosocial	1	1

Table 1: Consequences attributed to each dish during the prosociality test.

Each subject was tested twice a day (once as subject, and once as recipient). Each session consisted on eight successive trials in which the subject had to perch on one of the three dishes in less than 15 minutes. In each trial, the chosen dish, vocalisations and movements of both individuals before and after the subject's choice were measured. Each subject was considered in test phase as soon as it passed and maintained the criterion of less than 10% of null choices. Each individual learning speed was measured by counting the number of sessions required before reaching and maintaining this criterion.

Testing Budgerigars' Food Sharing Abilities

A food sharing test has also been conducted between reproductive mates. Each pair was isolated in a 118 x 50 x 50 testing cage in which the two mates were separated from each other by a grid through which they could share food (see Figure 3). Each half of the housing cage contained two perches and a dish of water (not represented in the Figure 3). One part of the cage also contained a dish full of palatable food (seeds and celery) while the other part did not contain any food source. To respect the natural behaviour of this species, the males from each pair were placed in the part in which they had access to the food, while their female was in the recipient part, being able to be fed only when their male would decide to share food through the separating grid, by regurgitation. Three sessions have been conducted.

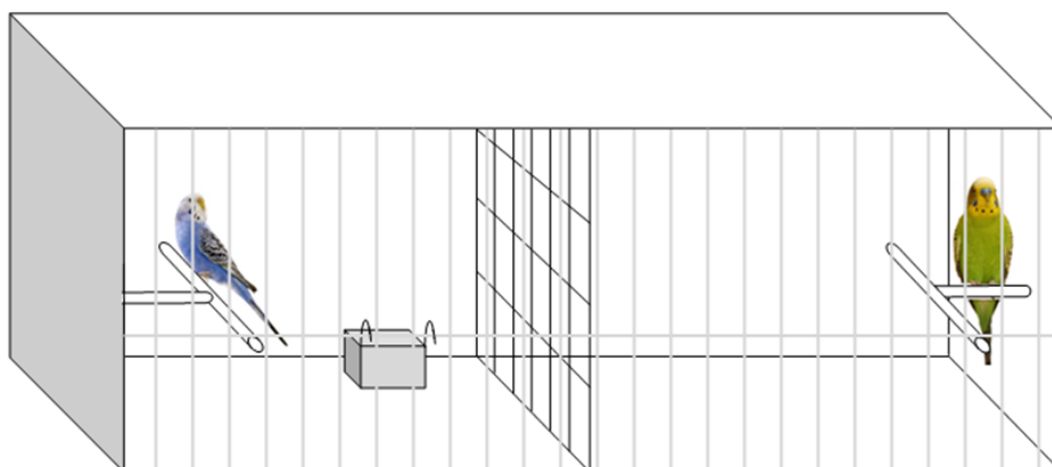


Figure 3: Apparatus for the Food Sharing test.

Before the session, each subject was food deprived the night before being tested. During the three hours session, the latency time to feed the mate the first time, the number of sharing events, the vocalisations and movements rates of each bird, before and after sharing, were measured. If the tested bird did not share, we attributed 10800 seconds to its latency time.

Ethical note

All budgerigars were weighed before and after the experiment; no significant difference appeared in their weight between these two periods. This study complies with French and European legislation for animal care and was approved by the Ethical committee Charles Darwin (authorisation number Ce5/2010/076).

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using *R*, version 3.2.2 (R Development Core Team, 2015), with the *lme4* package. They were conducted on the data of subjects having passed and maintained the criterion (choosing the “null” dish less than 10% of the trials in each session) through the whole experiment. To study individual preferences upon each dish, data were analysed using linear mixed-effects models for repeated-measures. For each session, the percentage of prosocial choices (among prosocial and selfish choices only) was studied using linear mixed-effects models for repeated-measures. The fitted model included sex (male versus female), parental status (parent versus nulliparous), the relationship between the subject and the recipient (reproductive mate versus conspecific), and their interactions as independent variables. We used budgerigars’ identity as random factor. Reciprocity was measured using Spearman correlations between both individual mean percentages of prosocial choices in each dyad. The possible link between budgerigars’ prosocial scores in the PCT and their food sharing abilities were studied using Spearman correlations. The possible influence of individuals learning speed (the amount of sessions required to pass and maintain the

criterion) on PCT scores, reciprocity, and food sharing abilities was also studied using a Spearman rank correlation. Results were reported as means + SEM and were considered significant at $P < 0.05$.

RESULTS

During the eleven months of our PCT experiment, all our six subjects passed and maintained the criterion (*i.e.*, less than 10% of null choices), which represent 170 sessions of test data (or 1360 test trials).

We found prosocial tendencies in budgerigars, but only under certain conditions. Prosociality (*i.e.*, choosing the prosocial option significantly more often than it would happen by chance) mostly occurred within female-female dyads (especially toward subordinate individuals), while significant selfishness appeared within male-male dyads (see Table 2 for detailed results).

Tested's Sex	Recipient's Sex	Recipient's Rank	W	P value	Mean Score	N
Female	Female	ALL	-217.00	0.011	70.67	34
		➤ Dominant	4.00	0.813	50	16
		➤ Subordinate	-171.00	< 0.001	100	18
	Male	/	604.00	0.140	43.37	54
Male	Female	/	-98.00	0.419	57.14	48
	Male	ALL	201.00	0.033	33.33	37
		➤ Dominant	39.00	0.277	40.01	17
		➤ Subordinate	87.00	0.040	26.67	17

Table 2: Comparison between our results and those expected if subjects chose randomly between dishes, according to the sex of both the subject and the recipient, and according to the recipient's hierarchical rank (compared to the subject's).

During the PCT experiment, subjects seemed to choose the dish according to a “reciprocal” pattern, as the more prosocial an individual A was toward an individual B, the more prosocial the individual B was toward A in the reverse dyad (Spearman's $r_s = 0.424$, $P = 0.0390$, $N = 30$). However, we verified if this result could be related to a stimulus enhancement effect in analysing the training data. It appeared that a strong correlation between prosociality of reverse dyads appeared since the very first training data (Spearman's $r_s = 0.974$, $P < 0.001$, $N = 30$). Moreover, no generalised reciprocity appeared. Generalised reciprocity induces that, because A has been prosocial toward B, B will be prosocial toward C. We did not find any pattern of this kind in this study (Spearman's $r_s = -0.0857$, $P = 0.797$, $N = 30$).

During the food sharing experiment, two out of our three male subjects shared with their reproductive mate. It appeared sessions in which individuals shared the most were also the ones in which they shared the fastest (Spearman's $r_s = 0.779$, $P < 0.001$, $N = 9$). The occurrence of sharing was also related to the number of time the potential sharer fed (Spearman's $r_s = 0.757$, $P = 0.0182$, $N = 9$).

Sex and Parental Care

Some differences between sexes occurred during the prosociality test (see Figure 4). Overall, females seemed to be more prosocial than males ($F_{(1, 169)} = 4.798$, $P = 0.030$). Furthermore, all subjects, males as well as females, were more prosocial toward female recipients than toward male ones ($F_{(1, 169)} = 10.763$, $P = 0.001$). Subjects also chose the prosocial dish faster when the recipient was a female ($F_{(1, 169)} = 6.627$, $P = 0.011$); this effect was greater in individuals that have been parent before than in nulliparous ones ($F_{(1, 169)} = 8.238$, $P = 0.005$).

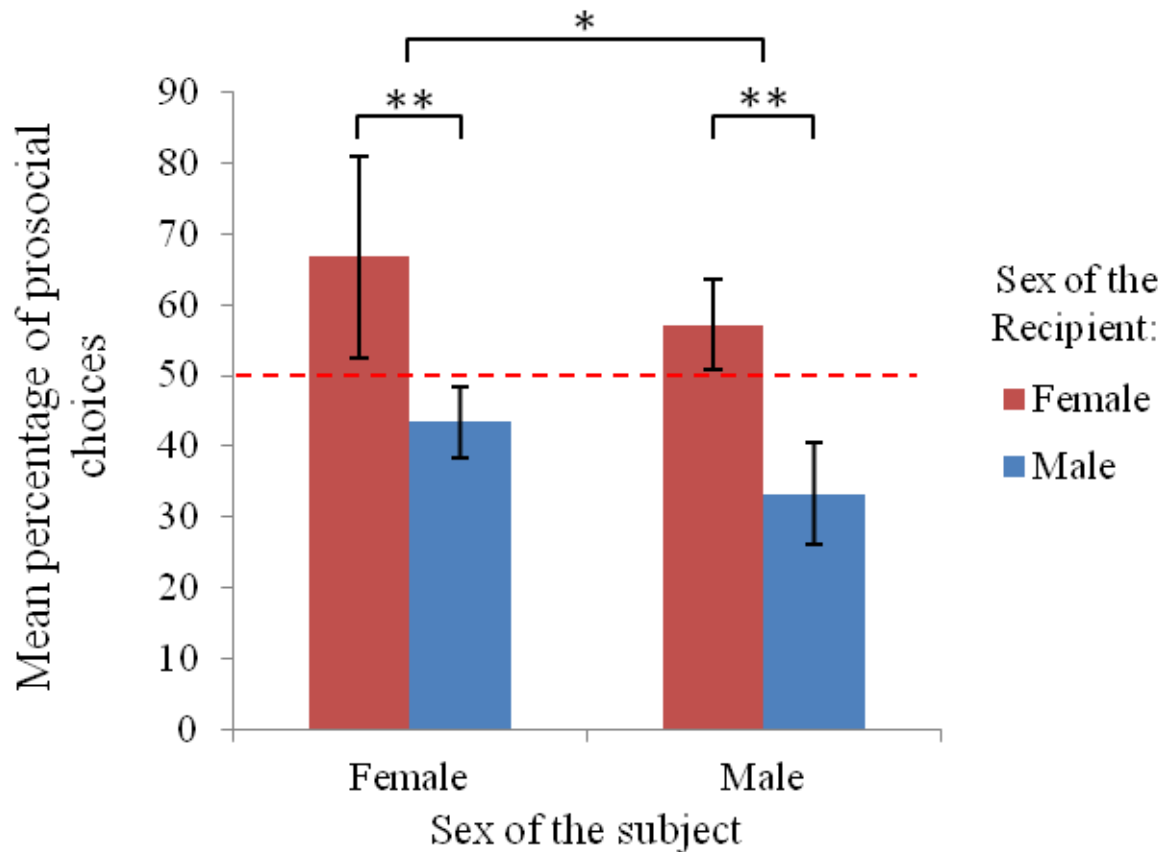


Figure 4: Mean percentage of prosocial choices according to the sex of both the subject and the recipient.

Parents were also more prosocial than nulliparous individuals ($F_{(1, 169)} = 4.268$, $P = 0.041$), and this difference was greater in male subjects ($F_{(1, 169)} = 5.991$, $P = 0.015$). Parents also chose faster the prosocial dish than nulliparous did ($F_{(1, 169)} = 6.627$, $P = 0.011$). Moreover, subject were more prosocial toward parents than toward nulliparous ($F_{(1, 169)} = 6.855$, $P = 0.010$).

Unexpectedly, our budgerigars were not more prosocial toward their reproductive mate than toward any other conspecific ($F_{(1, 169)} = 0.156$, $P = 0.694$).

Subjects were not “reciprocal” toward individual of the opposite sex (Spearman’s $r_s = 0.286$, $P = 0.230$, $N = 18$), not even toward their reproductive mate (Spearman’s $r_s = 0.195$, $P = 0.557$, $N = 6$), but were highly “reciprocal” toward same-sex conspecifics (Spearman’s $r_s = 1.000$, $P = 0.0167$, $N = 12$). Moreover, budgerigars that have been parent before were highly

“reciprocal” toward each other (Spearman’s $r_s = 0.913$, $P = 0.0167$, $N = 6$), while nulliparous individuals were not (Spearman’s $r_s = -0.189$, $P = 0.612$, $N = 6$).

Hierarchy

Differences also appeared regarding the relative hierarchical ranks between the subject and the recipient. Budgerigars’ hierarchical ranks were linear in females and constant in both sexes through the experiment. We reported individuals’ David’s scores in the Table 3.

Females	David’s Score	Males	David’s Score
<i>Deadline</i>	1,6	<i>Einstein</i>	2,01
<i>Délire</i>	-0,4	<i>Décalco</i>	0
<i>Enac</i>	-1,2	<i>Déclic</i>	-2,01

Table 3: Subjects’ hierarchy represented by individual’s David’s score. Females’ hierarchy is indicated on the left table, while males’ hierarchy is represented on the right table.

These differences of prosocial tendencies according to hierarchy were modulated by the subject’s sex (see Figure 5). Females were more prosocial toward their subordinates ($F_{(1, 169)} = 5.904$, $P = 0.003$). Besides, parents were prosocial toward their subordinate and selfish toward their dominant ($F_{(1, 169)} = 6.934$, $P < 0.001$).

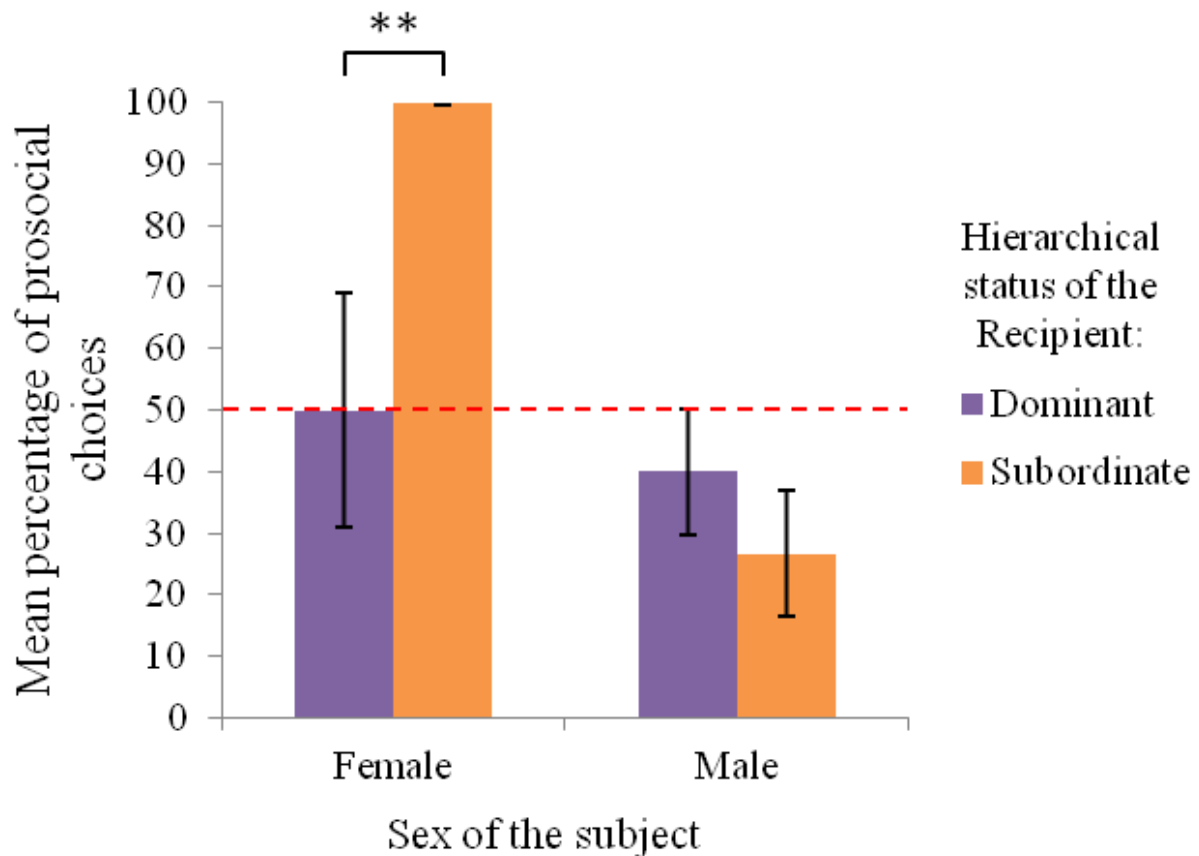


Figure 5: Mean percentage of prosocial choices according to the sex of the subject and the hierarchical status of the recipient (compared to the status of the subject).

Communication

Recipient individual's behaviour seemed to modulate the subject choice. We studied the calls and movement rates performed by the recipient, before and after the subject's choice, from the PCT experiment. While the recipient's behaviour after the subject choice did not differ according to the chosen dish, it appeared that the recipient's behaviour before the subject choice impacted it (see Figure 6).

Indeed, the recipient perching more often on its dish enhanced the likelihood of the subject to choose prosocially ($F_{(1, 169)} = 12.309$, $P < 0.001$). On the other hand, the more the recipient perched on the separating grid before the choice, the least the subject tended to choose the prosocial dish (Spearman's $r_s = -0.174$, $P = 0.0315$, $N = 170$). In addition, subjects percentage of prosocial choices negatively correlated with the recipient calls rate (Spearman's $r_s = -0.195$, $P = 0.0458$, $N = 170$).

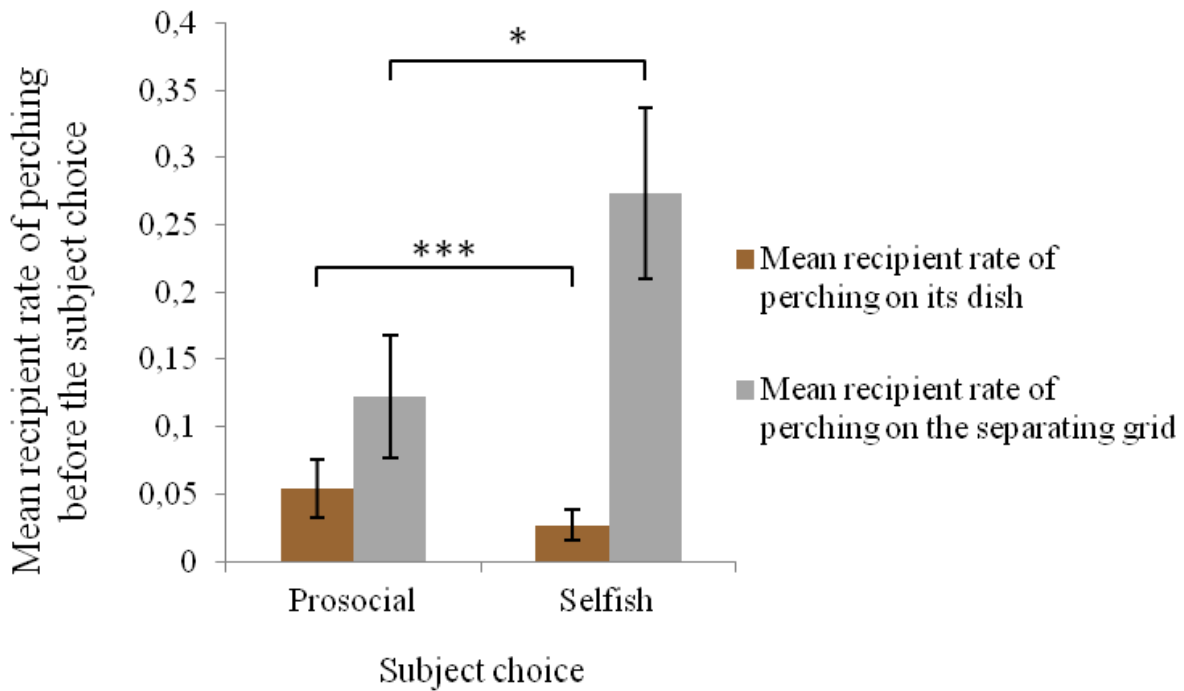


Figure 6: Influence of the mean recipient rate of perching on its dish and on the separating grid on the subject choice.

We also investigated the possible existence of a harassment phenomenon in studying the communication regarding individuals' relative hierarchical ranks. We observed that recipients emitted significantly more calls when they were the direct subordinate of the subject ($F_{(1, 169)} = 3.280$, $P = 0.042$). We also studied the efficiency of this harassment on the subject prosociality. It appeared that, when a direct subordinate recipient emitted calls, subject choose more prosocially, while when the recipient was a direct dominant, its calls decreased the subject prosociality ($F_{(1, 169)} = 3.818$, $P = 0.024$). This effect was greater in female subjects ($F_{(1, 169)} = 7.066$, $P = 0.001$).

As well as in the PCT experiment, recipient's behaviour appeared to modulate the subject's response during the sharing food test. We studied the recipient individual's behaviour before and after sharing. We reported that the movement rate (perching on the separating grid excluded) seemed to enhance the number of sharing (Spearman's $r_s = 0.707$, $P = 0.0301$, $N = 9$).

Learning Speed

We studied individuals learning abilities measuring the number of sessions required to pass the criterion (*i.e.*, less than 10% of null choices) and to maintain it all through the experiment. No differences in subjects learning speeds seemed to be linked to their prosocial tendencies. However, individuals that required the less amount of sessions to reach the criterion, the fast learners, were those that took the longest latency time before choosing a dish in the PCT experiment (Spearman's $r_s = -0.583$, $P = 0.00279$, $N = 6$). Fast learners tended to be the least “reciprocal” individuals (Spearman's $r_s = 0.653$, $P = 0.0501$, $N = 6$).

Besides, subjects that required the greatest number of trials before reaching the criterion were those that emitted the highest rates of calls (Spearman's $r_s = 0.721$, $P < 0.001$, $N = 6$) and the highest rate of perching on the separating grid (Spearman's $r_s = 0.550$, $P = 0.00548$, $N = 6$). Furthermore, fast learner subjects were the most sensitive to the recipient rate of perching on its dish (see Figure 7): the correlation between the recipient perching on its dish and the subject percentage of prosocial choice was higher in fast learners than in slow learners (Spearman's $r_s = -0.980$, $P = 0.00338$, $N = 6$).

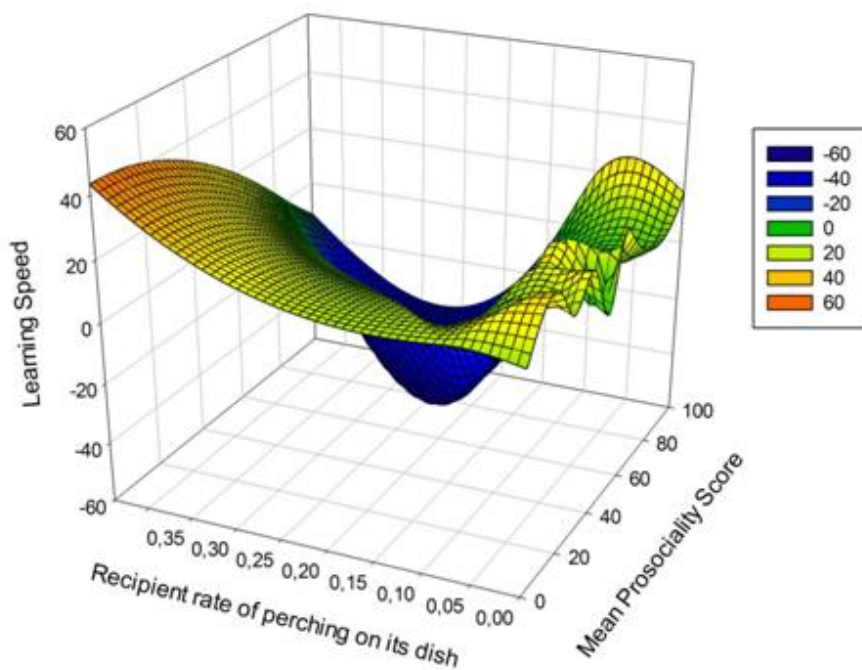


Figure 7: Influence of learning speed on the subject propensity to be impacted by the recipient rate of perching on its own dish.

DISCUSSION

Our experiment reported some abilities to act prosocially in budgerigars, at least under certain conditions. Significant prosociality mostly occurred within female-female dyads (especially toward subordinate individuals), while significant selfishness appeared within male-male dyads.

Since only six budgerigars were involved in our experiment, we have to be careful interpreting our findings. Our discussion should be regarded as suggestions of possible explanations if we found them at a larger scale. Our subjects were highly familiar with each other and their relationships were different from a dyad to another. When a result could be explained only using their relationship specificities, we noted it. However, when a result appeared in several dyads sharing different relationships but being consistent with other variables (sex and/or status of both the subject and the recipient), we allowed ourselves to look for wider explanations and interpretations of their behaviours.

We reported food sharing in two males out of our three male subjects. Individuals more likely to share were also those that shared the most (in frequency) and shared the fastest. Those that shared faster were also the most prosocial individuals in the PCT. Because we did not find any link between the number of sharing and the prosociality in our small sample of males, we cannot conclude about the existence or non existence of related behaviours in PCT and in food sharing test.

During the PCT experiment, no generalised reciprocity appeared. Generalised reciprocity induces that, because A has been prosocial toward B, B will be prosocial toward C. This pattern of behaviour has been rarely reported outside humans: while long-tailed macaques and vampire bats both exhibited direct reciprocity (A helping B in a session because B helped A in the previous session), neither of these species showed evidence of generalised reciprocity (Carter & Wilkinson, 2013; Majolo et al., 2012). However, both reciprocal patterns have been shown in rats (Rutte & Taborsky, 2007, 2008).

However, our subjects seemed to choose the dish according to a reciprocal pattern: the more prosocial an individual A was toward an individual B, the more prosocial the individual B was toward A in the reverse dyad. This pattern, called “direct reciprocity”, has been reported in chimpanzees, individual helping most those from which they received the most help (Hemelrijk, 1991), and in Japanese macaques, in which individuals supported most the conspecifics that groomed them the most over the course of a year even though grooming within the past half hour was not reciprocated (Schino, 2007). However, we verified if this result could be related to a stimulus enhancement effect in analysing the training data. It appeared that a strong correlation between prosociality of reverse dyads appeared since the very first training data, suggesting this “reciprocity” would be due to a stimulus enhancement effect or an imitation phenomenon (choosing the same dish just because it rewarded the subject right before), rather than a complex calculation or strategy. Still, our subject being very familiar with each other, it is also possible that their “reciprocal” pattern would reflect subjects’ affiliations or kind of “thrust”. Therefore, we considered the features influencing this phenomenon yet interesting to be investigated (as detailed below). Besides, for some researchers, imitation has been considered as a necessary condition for cooperation to appear and evolve as a stable strategy (Rivas, 2013).

Sex and Parental Care

In our experiment, female budgerigars seemed to be, overall, more prosocial than males. While this difference would be expected in species presenting only maternal care, it was not expected in budgerigars, in which males also greatly invest in parental care. Considering our small sample, the sex influence of hierarchical status (females outranking males), and “reciprocity” (higher in same-sex dyads, as discussed below), it is difficult to conclude about females propensity to act prosocially in our birds. However, if this difference was observed in other experiments, it could be argued that females have more to lose (in time and energy) in failed reproduction than males as, even in biparental care bird species, they may undergo the risks of laying. Besides, we could wonder if this difference would disappear or be strengthened in a reproductive context.

Moreover, we found a greater (and faster) propensity to act prosocially toward female recipients, this effect being greater in parents. Regardless of the sex of the subject, a higher propensity to help and a greater generosity (in likelihood, frequency and amount of resources

shared) toward females were reported, but mostly in humans (Bolton & Katok, 1995; Eckel & Grossman, 2001; Solnick, 2001; Dufwenberg & Muren, 2002). These differences between sexes of both subjects and recipients induced that female-female dyads were the most prosocial (see Table 2). In humans, as well, prosociality was found to be the highest in female-female dyads (Eckel & Grossman, 2001).

Parents were more prosocial and chose the prosocial dish faster than nulliparous individuals; this effect was greater in males (probably because nulliparous males were significantly selfish, while females were already prosocial). This result might suggest that parental care would induce a behavioural modification, like a higher tendency to share, to act prosocially, or might even increase the sensitivity to other's needs, in a long term. In addition, we also reported more prosociality toward parents. However, "reciprocity" only occurred within parent dyads. This latter result may explain the two former ones ("reciprocity" enhancing parents' prosocial tendencies and tendency from others to act prosocial toward parents).

But even the mere fact that "reciprocity" only occurred within parents could constitute an interesting result, as it may suggest that parents would be more sensitive to other former action (even considering our "reciprocity" as a simple imitation pattern). "Parents", in our experiment, labelled individuals that successively reproduced in the past, and thus, involve males that succeeded to attract a female. Therefore, it is not unlikely that their mating and parental experience made them more efficient and motivated to pay attention to social interactions.

Unexpectedly, we did not find more prosociality toward the reproductive mate than toward any other conspecific. Similarly, we did not find any "reciprocity" between sexes, not even between reproductive mates. We reported "reciprocal" choices within same-sex dyads, though. First, we have to note that we conducted our experiment outside the budgerigars' reproductive period. Not fostering the reproductive mate could constitute a strategy to maximise the chances to get new mates or just to maximise the possibility of it. It could also be less important to help the mate or reinforce pair bonds when the ecological constraints are low (outside the reproductive period, captivity with enough food). Although budgerigars are known to maintain close bonds with their reproductive mate outside the reproduction period, relationships with others conspecifics might be important (as any of them being a potential new mate in the future), and investing in social bond outside the reproductive pair (at least

during the non-reproductive period) might be a way to build and maintain close bonds with other member of the colony, as reported in pinyon jays, jackdaws and rooks (von Bayern et al., 2007; Scheid et al., 2008; Duque & Stevens, 2016). Moreover, Boucherie et al. (2016) observed that affiliations and sexual behaviours were not restricted to reproductive pairs, even in a strongly monogamous bird species like rooks. They highlighted that relationships with conspecifics could be qualitatively equivalent to relationships with reproductive mates. In addition, other bird species, like Eurasian jays, have been shown to exhibit consolation behaviours toward other conspecifics more than toward their reproductive mate (Logan et al., 2013). Common marmosets, as well, have been reported to behave equally prosocially with their reproductive mate and with other members of their social group (Burkart et al., 2007). Besides, Carter & Wilkinson (2013) argued that selection could favour indiscriminate prosociality within social groups, when the average within-group relatedness is high enough and the cost of helping is low enough. This “group-level altruism hypothesis” would predict that donors indiscriminately act prosocially toward other group members (Foster, 2004; Paolucci et al., 2006).

Hierarchy

We found strong interactions between the influence of the sex of the subject and the impact of the hierarchical rank of the recipient. While males did not seem to be significantly affected by the recipient's rank, females were much more prosocial toward their subordinate than toward their dominant. Interactions between sex and social status in social behaviours, in agonistic supports, in post-conflict reconciliations and consolations have been reported in other experiments in budgerigars (Ikkatai et al., 2016). In this species, females dominate all the males. Therefore, it is not totally surprising that females were more affected by hierarchy than males. Hierarchy has been reported to influence prosociality in the same way in other bird species. In pinyon jays, dominant were more prosocial than subordinate individuals (Duque & Stevens, 2016), the pattern of sharing matching perfectly the dominance hierarchy. Similarly, in rooks, subjects were more prosocial and shared more food with subordinate recipients than with dominant ones (Scheid et al., 2008; Duque & Stevens, 2016). Moreover, a similar pattern of prosociality down the hierarchy has also been found in females only in long-tailed macaques (Massen et al., 2010). In this despotic species, females inherit family-rank, and thus have been thought to be prosocial in order to maintain their dominance ranks (van

Noordwijk & van Schaik, 1999). Likewise, our female budgerigars may exhibit prosociality toward their subordinate in a way to signal and maintain their hierarchical rank.

Besides, parents were also found to be more prosocial toward their subordinate than nulliparous individuals. Considering our small sample, confounding effects of status and sex might appear. However, parents might also exhibit a greater propensity to the recipient's needs and communications (see below), as they were more used to provide care to weaker individuals (*i.e.*, their young).

Communication

Recipient's communications, in our PCT experiment as in our food sharing test, highly influenced the subject choice. Like in literature about the impact of recipient's communications on the subject's choice in primates, some sort of communications seemed to have a clear enhancement effect on prosociality and sharing tendencies (perching on the recipient's dish, exhibiting a high rate of movements other than perching on the separating grid) and could be considered as similar to attention-getting and "interest in the reward" behaviours observed in chimpanzees (Horner et al., 2011), while others (perching on the separating grid, exhibiting a high calls rate) could be perceived as directed requests or pressures and inhibited prosocial tendencies.

Unlike Schwab et al. (2012), our experimental set-up avoided these effects of communication to be interpreted as stimulus enhancement effects. While in Schwab et al. the subject chose the prosocial option (opening a box) much more often when the recipient was already near this box, our experiment did not let the recipient being closer to a dish than to another one.

We investigated the possible existence of harassment, studying the communication according to subjects' and recipients' relative ranks. First, we showed that a high dominance asymmetry elicited more perching on the separating grid from the recipient, a communication that decreased the subject's prosociality. This might explain why dominance asymmetry has been found to decrease prosociality in many species (Connor & Norris, 1982; Suchak et al., 2014; Benenson et al., 2014). We also reported that, when the recipient was a subordinate of

the subject, the recipient emitted more calls. These results might suggest the existence of a harassment phenomenon in budgerigars.

We also studied the efficiency of this harassment on the subject prosociality. It appeared that, when a subordinate recipient emitted calls, subject choose more prosocially, while when the recipient was dominant, its calls decreased the subject prosociality. This effect was greater in female subjects. Considering the fact that in budgerigars females outrank males, these findings suggest the harassment might be efficient when it came from subordinate individuals. Harassment has been reported in other psittacids, such as keas, in which dominant individuals were found to harass subordinate to make them participate to the cooperation task (Tebbich et al., 1996).

Learning Speed

While we did not show any link between learning speed and prosocial tendencies, we found that fast learner individuals were the least “reciprocal” ones, which is consistent with literature (Guillette et al., 2009; Scheid & Noë, 2010; Exnerová et al., 2010; Guenther et al., 2014; van Horik et al., 2016).

Besides, fast learners exhibited a higher latency time to choose the dish, while slow learners were shown to exhibit more calls and to perch more on the separating grid as recipients (both communications that decrease prosociality in our subjects). These results suggest that learning speed might be linked to a sort of self-control ability, taking time to choose demanding a greater self-control, while emitting emotional behaviour (probably linked to the recipient’s frustration) being link to a lower level of self-control.

Our study reported prosociality and food sharing in budgerigars, mainly highlighting a greater prosociality from females down the hierarchy and influence of the recipient’s communications on both PCT and food sharing experiments. These experiments suggest that prosociality is worth to be studied in bird species, particularly when investing in long experiments to let the subjects enough sessions to reach a strict criterion and exhibit strong patterns of behaviours.

ACKNOWLEDGMENTS

I would like to thank the students who participated in this experiment: Sophie Le Ray, Nelly Prager, Pauline Schaffner, Agatha Liévin-Bazin, and Laura Bento Da Costa, as well as Philippe Groué for taking care of the birds.

REFERENCES

- Abbassi, P., & Burley, N. T. (2012). Nice guys finish last: same-sex sexual behavior and pairing success in male budgerigars. *Behavioral Ecology*, 23(4), 775-782.
- Amici, F., Call, J., Brosnan, S., Watzek, J., & Aureli, F. (2014). When the social context changes: Social inhibition and fission-fusion dynamics. *Folia Primatologica*, 86(4), 238-239.
- Anderson, J. R., & Meno, P. (2003). Psychological influences on yawning in children. *Current psychology letters. Behaviour, brain & cognition*, 11(2).
- Asakawa-Haas, K., Schiestl, M., Bugnyar, T., & Massen, J. J. (2016). Partner choice in raven (*Corvus corax*) cooperation. *PloS one*, 11(6), e0156962.
- Auersperg, A. M., Szabo, B., von Bayern, A. M., & Kacelnik, A. (2012). Spontaneous innovation in tool manufacture and use in a Goffin's cockatoo. *Current Biology*, 22(21), R903-R904.
- Aureli, F., & van Schaik, C. P. (1991). Post-conflict Behaviour in Long-tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, 89(2), 101-114.
- Aureli, F., Cords, M., & van Schaik, C. P. (2002). Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. *Animal Behaviour*, 64(3), 325-343.

- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., ... & Holekamp, K. (2008). Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627-654.
- Axelrod, R., Hamilton, W. D. (1981). The Evolution of Cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.
- Bang, A., Deshpande, S., Sumana, A., & Gadagkar, R. (2010). Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: a comparison of three indices. *Animal Behaviour*, 79(3), 631-636.
- Barnes, J. L., Hill, T., Langer, M., Martinez, M., & Santos, L. R. (2008). Helping behaviour and regard for others in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Biology Letters*, 4(6), 638-640.
- Beadle, J. N., Tranel, D., Cohen, N. J., & Duff, M. (2013). Empathy in hippocampal amnesia. *Frontiers in psychology*, 4, 69.
- Bednarz, J. C. (1988). Cooperative hunting in Harris' hawks (*Parabuteo unicinctus*). *Science*, 239(4847), 1525-1527.
- Benenson, J. F., Markovits, H., & Wrangham, R. (2014). Rank influences human sex differences in dyadic cooperation. *Current Biology*, 24(5), R190-R191.
- Bentley-Condit, V. K., & Smith, E. O. (2010). Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, 147(2), 185-221.
- Bolton, G. E., & Katok, E. (1995). An experimental test for gender differences in beneficent behavior. *Economics Letters*, 48(3), 287-292.
- Boucherie, P. H., Mariette, M. M., Bret, C., & Dufour, V. (2016). Bonding beyond the pair in a monogamous bird: impact on social structure in adult rooks (*Corvus frugilegus*). *Behaviour*, 153(8), 897-925.
- Braun, A., Walsdorff, T., Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2012). Socialized sub-groups in a temporary stable Raven flock?. *Journal of ornithology*, 153(1), 97-104.
- Brockway, B. F. (1964a). Ethological studies of the budgerigar: reproductive behavior. *Behaviour*, 23, 294-323.

- Brockway, B. F. (1964b). Ethological studies of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): non-reproductive behaviour. *Behaviour*, 22, 193-222.
- Brown, G. R., Almond, R. E., & van Bergen, Y. (2004). Begging, stealing, and offering: food transfer in nonhuman primates. *Advances in the Study of Behavior*, 34, 265-295.
- Brown, J. L. (1987). *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Burkart, J. M., Allon, O., Amici, F., Fichtel, C., Finkenwirth, C., Heschl, A., Huber, J., Isler, K., Kosonen, Z. K., Martins, E., Meulman, E. J., Richiger, R., Rueth, K., Spillmann, B., Wiesendanger, S., & van Schaik, C. P. (2014). The evolutionary origin of human hyper-cooperation. *Nature communications*, 5, 4747.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19762-19766.
- Campbell, M. W., & de Waal, F. B. (2010). Methodological problems in the study of contagious yawning. *The mystery of yawning in physiology and disease*, Karger Publishers, 28, 120-127.
- Campbell, M. W., & de Waal, F. B. (2014). Chimpanzees empathize with group mates and humans, but not with baboons or unfamiliar chimpanzees. *Proceeding of the Royal Society B*, 281, 20140013.
- Carleton, W. M. (1980). Speech 66. In: Vygotsky, L. S., *Mind in Society: the Development of Higher Psychological Processes* (pp. 224-225). Harvard university press.
- Carter, G. G., & Wilkinson, G. S. (2013). Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1753), 20122573.
- Chang, S. W., Winecoff, A. A., & Platt, M. L. (2011). Vicarious reinforcement in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Frontiers in neuroscience*, 5, 27.
- Charvet, C. J., & Striedter, G. F. (2008). Developmental species differences in brain cell cycle rates between northern bobwhite quail (*Colinus virginianus*) and parakeets

- (*Melopsittacus undulatus*): implications for mosaic brain evolution. *Brain, behavior and evolution*, 72(4), 295-306.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395(6699), 272-274.
- Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2015). Avian models for human cognitive neuroscience: a proposal. *Neuron*, 86(6), 1330-1342.
- Clutton-Brock, T. (2009). Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, 462(7269), 51.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M., & Guinness, F. E. (1979). The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour*, 27, 211-225.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., & Albon, S. D. (1982). *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. Chicago: University of Chicago press.
- Colman, A. D., Liebold, K. E., & Boren, J. J. (1969). A method for studying altruism in monkeys. *The Psychological Record*, 19, 401-405.
- Connor, R. C., & Norris, K. S. (1982). Are dolphins reciprocal altruists? *American Naturalist*, 119(3), 358-374.
- Cronin, K. A. (2012). Prosocial behaviour in animals: the influence of social relationships, communication and rewards. *Animal Behaviour*, 84(5), 1085-1093.
- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., & Snowdon, C. T. (2010). Prosocial behaviour emerges independent of reciprocity in cottontop tamarins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1701), 3845-3851.
- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., Rothwell, E. S., Silk, J. B., & Snowdon, C. T. (2009). Cooperatively breeding cottontop tamarins (*Saguinus oedipus*) do not donate rewards to their long-term mates. *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 231-241.
- David, H. A. (1987). Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, 74(2), 432-436.
- David, H. A. (1988). *The Method of Paired Comparisons*. London: Charles Griffin.

- de Kort, S. R., Dickinson, A., & Clayton, N. S. (2005). Retrospective cognition by food-caching western scrub-jays. *Learning and Motivation*, 36(2), 159-176.
- de Kort, S. R., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2003). Food offering in jackdaws (*Corvus monedula*). *Naturwissenschaften*, 90(5), 238-240.
- de Kort, S. R., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2006). Food sharing in jackdaws, *Corvus monedula*: what, why and with whom?. *Animal Behaviour*, 72(2), 297-304.
- de Vries, J. I., Visser, G. H., & Prechtl, H. F. (1982). The emergence of fetal behaviour. I. Qualitative aspects. *Early human development*, 7(4), 301-322.
- de Waal, F. B. M. (1997). Food transfers through mesh in brown capuchins. *Journal of Comparative Psychology*, 111, 370-378.
- de Waal, F. B. M. (2008). Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy. *The Annual Review of Psychology*, 59, 279-300.
- de Waal, F. B. M., & Yoshihara, D. (1983). Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*, 85(3), 224-241.
- de Waal, F. B., Leimgruber, K., & Greenberg, A. R. (2008). Giving is self-rewarding for monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36), 13685-13689.
- Decety, J., & Cowell, J. M. (2014). The complex relation between morality and empathy. *Trends in cognitive sciences*, 18(7), 337-339.
- Di Lascio, F., Nyffeler, F., Bshary, R., & Bugnyar, T. (2013). Ravens (*Corvus corax*) are indifferent to the gains of conspecific recipients or human partners in experimental tasks. *Animal cognition*, 16(1), 35-43.
- Diamond, J., & Bond, A. B. (1999). *Kea, bird of paradox: the evolution and behavior of a New Zealand parrot*. University of California Press.
- Dickinson, J. L., & Hatchwell, B. J. (2004). Fitness consequences of helping. In: Koenig, W. D., & Dickinson, J. L. (Eds.), *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*, (Pp. 48-66). Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Dolivo, V., & Taborsky, M. (2015). Norway rats reciprocate help according to the quality of help they received. *Biology letters*, 11(2), 20140959.

- Dücker, G., & Rensch, B. (1977). The solution of patterned string problems by birds. *Behaviour*, 62(1), 164-173.
- Dufour, V., Pelé, M., Neumann, M., Thierry, B., & Call, J. (2009). Calculated reciprocity after all: computation behind token transfers in orang-utans. *Biology letters*, 5, 172-175.
- Dufwenberg, M., & Muren, A. (2002). *Discrimination by gender and social distance*. Department of Economics, Stockholm University.
- Duque, J. F., & Stevens, J. R. (2016). Voluntary food sharing in pinyon jays: the role of reciprocity and dominance. *Animal Behaviour*, 122, 135-144.
- Eckel, C. C., & Grossman, P. J. (2001). Chivalry and solidarity in ultimatum games. *Economic Inquiry*, 39(2), 171-188.
- Emery, N. J. (2006). Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 361(1465), 23-43.
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004). The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, 306(5703), 1903-1907.
- Emery, N. J., Seed, A. M., Von Bayern, A. M., & Clayton, N. S. (2007). Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 489-505.
- Exnerová, A., Svádová, K. H., Fučíková, E., Drent, P., & Štys, P. (2010). Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1682), 723-728.
- Fehr, E., Bernhard, H., & Rockenbach, B. (2008). Egalitarianism in young children. *Nature*, 454(7208), 1079-1083.
- Feneran, A. N., O'donnell, R., Press, A., Yosipovitch, G., Cline, M., Dugan, G., Papoiu, D. P., Nattkamper, L. A., Chan, Y. H., & Shively, C. A. (2013). Monkey see, monkey do: contagious itch in nonhuman primates. *Acta dermato-venereologica*, 93(1), 27-29.

- Forshaw, J. M., & Cooper, W. T. (1977). *Parrots of the world*. Neptune, NJ: TFH Publications.
- Foster, K. R. (2004). Diminishing returns in social evolution: the not-so-tragic commons. *Journal of evolutionary biology*, 17(5), 1058-1072.
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2010). Do ravens show consolation? Responses to distressed others. *PLoS One*, 5(5), e10605.
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2011). Ravens reconcile after aggressive conflicts with valuable partners. *PLoS One*, 6(3), e18118.
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2012). Reciprocity of agonistic support in ravens. *Animal Behaviour*, 83(1), 171-177.
- Freidin, E., Carballo, F., & Bentosela, M. (2015). Direct reciprocity in animals: the roles of bonding and affective processes. *International Journal of Psychology*, 52(2), 163-170.
- Gaesser, B. (2013). Constructing memory, imagination, and empathy: a cognitive neuroscience perspective. *Frontiers in psychology*, 3, 576.
- Gallup, A. C., Militello, J., Swartwood, L., & Sackett, S. (2017). Experimental evidence of contagious stretching and ingroup bias in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 131(1), 69.
- Gallup, A. C., Swartwood, L., Militello, J., & Sackett, S. (2015). Experimental evidence of contagious yawning in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Animal cognition*, 18(5), 1051-1058.
- Gammell, M. P., Vries, H. D., Jennings, D. J., Carlin, C. M., & Hayden, T. J. (2003). David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal behaviour*, 66(3), 601-605.
- Giganti, F., & Zilli, I. (2011). The daily time course of contagious and spontaneous yawning among humans. *Journal of ethology*, 29(2), 215-219.

- Giganti, F., Hayes, M. J., Cioni, G., & Salzarulo, P. (2007). Yawning frequency and distribution in preterm and near term infants assessed throughout 24-h recordings. *Infant Behavior and Development*, 30(4), 641-647.
- Gilby, I. C. (2006). Meat sharing among the Gombe chimpanzees: harassment and reciprocal exchange. *Animal Behaviour*, 71(4), 953-963.
- Guenther, A., Brust, V., Dersen, M., & Trillmich, F. (2014). Learning and personality types are related in caviies (Cavia aperea). *Journal of Comparative Psychology*, 128(1), 74.
- Guillette, L. M., Reddon, A. R., Hurd, P. L., & Sturdy, C. B. (2009). Exploration of a novel space is associated with individual differences in learning speed in black-capped chickadees, Poecile atricapillus. *Behavioural Processes*, 82(3), 265-270.
- Gwinner, E. (1964). Untersuchungen über das Ausdrucks-und Sozialverhalten des Kolkraben (Corvus corax corax L.). *Ethology*, 21(6), 657-748.
- Hassabis, D., Spreng, R. N., Rusu, A. A., Robbins, C. A., Mar, R. A., & Schacter, D. L. (2013). Imagine all the people: how the brain creates and uses personality models to predict behavior. *Cerebral Cortex*, bht042.
- Hatchwell, B. J. (2009). The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1533), 3217-3227.
- Hatchwell, B. J., Sharp, S. P., Beckerman, A. P., & Meade, J. (2013). Ecological and demographic correlates of helping behaviour in a cooperatively breeding bird. *Journal of Animal Ecology*, 82(2), 486-494.
- Hauser, M. D., Chen, M. K., Chen, F., & Chuang, E. (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1531), 2363-2370.
- Heinrich, B. (1995). An experimental investigation of insight in common ravens (Corvus corax). *The Auk*, 994-1003.

- Heinrich, B. (1999). *Mind of the raven: investigating and adventures with wolf-birds*. New York: Harper Collins.
- Heinrich, B., & Bugnyar, T. (2005). Testing problem solving in ravens: String-pulling to reach food. *Ethology*, 111(10), 962-976.
- Heinrich, B., & Marzluff, J. (1995). Why ravens share. *American Scientist*, 83(4), 342-349.
- Heinrich, B., & Marzluff, J. M. (1991). Do common ravens yell because they want to attract others?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(1), 13-21.
- Helt, M. S., Eigsti, I. M., Snyder, P. J., & Fein, D. A. (2010). Contagious yawning in autistic and typical development. *Child development*, 81(5), 1620-1631.
- Hemelrijk, C. K., & Ek, A. (1991). Reciprocity and interchange of grooming and 'support' in captive chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41(6), 923-935.
- Hendricks, P., & Schlang, S. (1998). Aerial attacks by Common Ravens, *Corvus corax*, on adult feral pigeons, *Columbia livia*. *Canadian Field-Naturalist*, 112(4), 702-703.
- Holle, H., Warne, K., Seth, A. K., Critchley, H. D., & Ward, J. (2012). Neural basis of contagious itch and why some people are more prone to it. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(48), 19816-19821.
- Hoogenhout, M., van der Straaten, K., Pileggi, L. A., & Malcolm-Smith, S. (2013). Young children display contagious yawning when looking at the eyes. *J Child Adolesc Behav*, 1(101), 2.
- Horn, L., Scheer, C., Bugnyar, T., & Massen, J. J. (2016). Proactive prosociality in a cooperatively breeding corvid, the azure-winged magpie (*Cyanopica cyana*). *Biology letters*, 12(10), 20160649.
- Horner, V., Carter, J. D., Suchak, M., & de Waal, F. B. (2011). Spontaneous prosocial choice by chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(33), 13847-13851.
- House, B. R., Silk, J. B., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2014). Task design influences prosociality in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PloS one*, 9(9), e103422.

- Huber, L., & Gajdon, G. K. (2006). Technical intelligence in animals: the kea model. *Animal cognition*, 9(4), 295-305.
- Ikkatai, Y. & Izawa, E. I. (2012). Relevance of social interactions to pair-bond formation and maintenance in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Studies in Social Psychology of Education*, 73, 49-55.
- Ikkatai, Y., & Watanabe, S. (2012). Reconciliation with Pair-Bond Partner in Budgerigar, *Melopsittacus Undulatus*. *CARLS Series of Advanced Study of Logic and Sensibility*, 5, 87-92.
- Ikkatai, Y., Watanabe, S., & Izawa, E. I. (2016). Reconciliation and third-party affiliation in pair-bond budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Behaviour*, 153, 1173-1193.
- Jackson, J. R. (1960). Keas at arthur's pass. *Notornis*, 9, 20.
- Jaeggi, A. V., Burkart, J. M., & Van Schaik, C. P. (2010). On the psychology of cooperation in humans and other primates: combining the natural history and experimental evidence of prosociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2723-2735.
- Jaeggi, A. V., De Groot, E., Stevens, J. M., & Van Schaik, C. P. (2013). Mechanisms of reciprocity in primates: testing for short-term contingency of grooming and food sharing in bonobos and chimpanzees. *Evolution and Human Behavior*, 34(2), 69-77.
- Jensen, K., Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2006). What's in it for me? Self-regard precludes altruism and spite in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1589), 1013-1021.
- Johnsson, K. (1994). Colonial breeding and nest predation in the Jackdaw *Corvus monedula* using old Black Woodpecker *Dryocopus martius* holes. *Ibis*, 136(3), 313-317.
- Jolles, J. W., Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2013). Dominance, pair bonds and boldness determine social-foraging tactics in rooks, *Corvus frugilegus*. *Animal Behaviour*, 85(6), 1261-1269.
- Jones, P., & Tye, A. (2006). *The birds of São Tomé & Príncipe, with Annobón, islands of the Gulf of Guinea: an annotated checklist*. British Ornithologists' Union, Oxford.

- Juniper, P., & Parr, M. (1998). *Parrots: A Guide to Parrots of the World*. Yale University Press: New Haven, CT.
- Kabadayi, C., & Osvath, M. (2017). Ravens parallel great apes in flexible planning for tool-use and bartering. *Science*, 357(6347), 202-204.
- Komeda, S., Yamagishi, S., & Fujioka, M. (1987). Cooperative breeding in azure-winged magpies, *Cyanopica cyana*, living in a region of heavy snowfall. *Condor*, 835-841.
- Krams, I., Krama, T., Igaune, K., & Mänd, R. (2008). Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 599-605.
- Krasheninnikova, A., Bräger, S., & Wanker, R. (2013). Means–end comprehension in four parrot species: explained by social complexity. *Animal cognition*, 16(5), 755-764.
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.
- Lakshminarayanan, V. R., & Santos, L. R. (2008). Capuchin monkeys are sensitive to others' welfare. *Current Biology*, 18(21), R999-R1000.
- Lambert, M. L., Massen, J. J., Seed, A. M., Bugnyar, T., & Slocombe, K. E. (2017). An ‘unkindness’ of ravens? Measuring prosocial preferences in *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 123, 383-393.
- Lehmann, H. D. (1979). Yawning: a homeostatic reflex and its psychological significance. *Bulletin of the Menninger Clinic*, 43, 123-136.
- Logan, C. J., Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2013). Rook, But Not Jackdaw, Post-Conflict Third-Party Affiliation Reduces Aggression for Aggressors. *Ethology*, 119(5), 427-435.
- Majolo, B., Schino, G., & Aureli, F. (2012). The relative prevalence of direct, indirect and generalized reciprocity in macaque grooming exchanges. *Animal behaviour*, 83(3), 763-771.
- Marzluff, J. M., Heinrich, B., & Marzluff, C. S. (1996). Raven roosts are mobile information centres. *Animal Behaviour*, 51(1), 89-103.

- Massen, J. J., & Gallup, A. C. (2017). Why contagious yawning does not (yet) equate to empathy. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 80, 573-585.
- Massen, J. J., Church, A. M., & Gallup, A. C. (2015b). Auditory contagious yawning in humans: an investigation into affiliation and status effects. *Frontiers in psychology*, 6.
- Massen, J. J., Lambert, M., Schiestl, M., & Bugnyar, T. (2015c). Subadult ravens generally don't transfer valuable tokens to conspecifics when there is nothing to gain for themselves. *Frontiers in psychology*, 6.
- Massen, J. J., Luyten, I. J., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2011). Benefiting friends or dominants: prosocial choices mainly depend on rank position in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates*, 52(3), 237-247.
- Massen, J. J., Pašukonis, A., Schmidt, J., & Bugnyar, T. (2014). Ravens notice dominance reversals among conspecifics within and outside their social group. *Nature communications*, 5, 3679.
- Massen, J. J., Ritter, C., & Bugnyar, T. (2015a). Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Scientific reports*, 5.
- Massen, J. J., Van Den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2010). Generous leaders and selfish underdogs: pro-sociality in despotic macaques. *PLoS One*, 5(3), e9734.
- Masure, R. H., & Allee, W. C. (1934). Flock organization of the shell parrakeet *Melopsittacus undulatus* Shaw. *Ecology*, 15(4), 388-398.
- McGrew, W. C. (2013). Is primate tool use special? Chimpanzee and New Caledonian crow compared. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368(1630), 20120422.
- Melis, A. P., Warneken, F., Jensen, K., Schneider, A. C., Call, J., & Tomasello, M. (2011). Chimpanzees help conspecifics obtain food and non-food items. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1710), 1405-1413.

- Miller, M. L., Gallup, A. C., Vogel, A. R., Vicario, S. M., & Clark, A. B. (2012). Evidence for contagious behaviors in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): an observational study of yawning and stretching. *Behavioural processes*, 89(3), 264-270.
- Mui, R., Haselgrove, M., Pearce, J., & Heyes, C. (2008). Automatic imitation in budgerigars. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1651), 2547-2553.
- Nam, K. B., Simeoni, M., Sharp, S. P., & Hatchwell, B. J. (2010). Kinship affects investment by helpers in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1698), 3299-3306.
- Norscia, I., Demuru, E., & Palagi, E. (2016). She more than he: gender bias supports the empathic nature of yawn contagion in *Homo sapiens*. *Open Science*, 3(2), 150459.
- Olkowicz, S., Kocourek, M., Lučan, R. K., Porteš, M., Fitch, W. T., Herculano-Houzel, S., & Němec, P. (2016). Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(26), 7255-7260.
- Ostojić, L., Legg, E. W., Shaw, R. C., Cheke, L. G., Mendl, M., & Clayton, N. S. (2014). Can male Eurasian jays disengage from their own current desire to feed the female what she wants?. *Biology letters*, 10(3), 20140042.
- Ostojić, L., Shaw, R. C., Cheke, L. G., & Clayton, N. S. (2013). Evidence suggesting that desire-state attribution may govern food sharing in Eurasian jays. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(10), 4123-4128.
- Palagi, E., Leone, A., Mancini, G., & Ferrari, P. F. (2009). Contagious yawning in gelada baboons as a possible expression of empathy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(46), 19262-19267.
- Paolucci, M., Conte, R., & Tosto, G. D. (2006). A model of social organization and the evolution of food sharing in vampire bats. *Adaptive Behavior*, 14(3), 223-238.
- Pelé, M., Dufour, V., Thierry, B., & Call, J. (2009). Token transfers among great apes (*Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*, *Pan paniscus*, and *Pan troglodytes*): species differences, gestural requests, and reciprocal exchange. *Journal of Comparative Psychology*, 123(4), 375-384.

- Péron, F., John, M., Sapowicz, S., Bovet, D., & Pepperberg, I. M. (2013). A study of sharing and reciprocity in grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal cognition*, 16(2), 197-210.
- Péron, F., Rat-Fischer, L., Lalot, M., Nagle, L., & Bovet, D. (2011). Cooperative problem solving in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal cognition*, 14(4), 545-553.
- Péron, F., Thornberg, L., Gross, B., Gray, S., & Pepperberg, I. M. (2014). Human–Grey parrot (*Psittacus erithacus*) reciprocity: a follow-up study. *Animal cognition*, 17(4), 937-944.
- Pfuhl, G. (2012). Two strings to choose from: do ravens pull the easier one?. *Animal cognition*, 15(4), 549-557.
- Pinto, A., Oates, J., Grutter, A., & Bshary, R. (2011). Cleaner wrasses *Labroides dimidiatus* are more cooperative in the presence of an audience. *Current Biology*, 21(13), 1140-1144.
- Platek, S. M., Critton, S. R., Myers, T. E., & Gallup, G. G. (2003). Contagious yawning: the role of self-awareness and mental state attribution. *Cognitive Brain Research*, 17(2), 223-227.
- Platek, S. M., Mohamed, F. B., & Gallup, G. G. (2005). Contagious yawning and the brain. *Cognitive brain research*, 23(2), 448-452.
- Preston, S. D., & de Waal, F. B. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and brain sciences*, 25(1), 1-20.
- Prior, H., Schwarz, A., & Güntürkün, O. (2008). Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): evidence of self-recognition. *PLoS biology*, 6(8), e202.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raby, C. R., Alexis, D. M., Dickinson, A., & Clayton, N. S. (2007). Planning for the future by western scrub-jays. *Nature*, 445(7130), 919-921.

- Rivas, J. (2013). Cooperation, imitation and partial rematching. *Games and Economic Behavior*, 79, 148-162.
- Russell, A. F., & Hatchwell, B. J. (2001). Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1481), 2169-2174.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2007). Generalized reciprocity in rats. *PLoS Biology*, 5(7), e196.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2008). The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 499-505.
- Scheiber, I. B., Weiß, B. M., Frigerio, D., & Kotrschal, K. (2005). Active and passive social support in families of greylag geese (*Anser anser*). *Behaviour*, 142(11-12), 1535-1557.
- Scheid, C., & Noë, R. (2010). The performance of rooks in a cooperative task depends on their temperament. *Animal Cognition*, 13(3), 545-553.
- Scheid, C., Schmidt, J., & Noë, R. (2008). Distinct patterns of food offering and co-feeding in rooks. *Animal Behaviour*, 76(5), 1701-1707.
- Schino, G. (2007). Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, 18(1), 115-120.
- Schuck-Paim, C., Borsari, A., & Ottoni, E. B. (2009). Means to an end: Neotropical parrots manage to pull strings to meet their goals. *Animal cognition*, 12(2), 287-301.
- Schwab, C., Swoboda, R., Kotrschal, K., & Bugnyar, T. (2012). Recipients affect prosocial and altruistic choices in jackdaws, *Corvus monedula*. *PLoS One*, 7(4), e34922.
- Schwing, R., Jocteur, E., Wein, A., Noë, R., & Massen, J. J. (2016). Kea cooperate better with sharing affiliates. *Animal cognition*, 19(6), 1093-1102. Seed et al., 2008
- Sharp, S. P., McGowan, A., Wood, M. J., & Hatchwell, B. J. (2005). Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature*, 434(7037), 1127.

- Sharp, S. P., Simeoni, M., McGowan, A., Nam, K. B., & Hatchwell, B. J. (2011). Patterns of recruitment, relatedness and cooperative breeding in two populations of long-tailed tits. *Animal behaviour*, 81(4), 843-849.
- Shumaker, R. W., Walkup, K. R., & Beck, B. B. (2011). *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. JHU Press.
- Silk, J. B., & House, B. R. (2011). Evolutionary foundations of human prosocial sentiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 10910-10917.
- Silk, J. B., Brosnan, S. F., Vonk, J., Henrich, J., Povinelli, D. J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Mascaró, J., & Schapiro, S. J. (2005). Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members. *Nature*, 437(7063), 1357-1359.
- Singer, T., Seymour, B., O'doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2004). Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. *Science*, 303(5661), 1157-1162.
- Solnick, S. J. (2001). Gender differences in the ultimatum game. *Economic Inquiry*, 39(2), 189-200.
- Spreng, R. N. (2013). Examining the role of memory in social cognition. *Frontiers in psychology*, 4, 437.
- Stevens, J. R., & Gilby, I. C. (2004). A conceptual framework for nonkin food sharing: timing and currency of benefits. *Animal Behaviour*, 67(4), 603-614.
- Suchak, M., Eppley, T. M., Campbell, M. W., & de Waal, F. B. (2014). Ape duos and trios: spontaneous cooperation with free partner choice in chimpanzees. *PeerJ*, 2, e417.
- Takimoto, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2010). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) are sensitive to others' reward: an experimental analysis of food-choice for conspecifics. *Animal cognition*, 13(2), 249-261.
- Taylor, A. H., Miller, R., & Gray, R. D. (2012). New Caledonian crows reason about hidden causal agents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40), 16389-16391.

- Tebbich, S., Taborsky, M., & Winkler, H. (1996). Social manipulation causes cooperation in keas. *Animal Behaviour*, 52(1), 1-10.
- Trillmich, F. (1976). Spatial Proximity and Mate-specific Behaviour in a Flock of Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*; Aves, Psittacidae). *Ethology*, 41(3), 307-331.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly review of biology*, 46, 35-57.
- van Horik, J. O., & Emery, N. J. (2016). Transfer of physical understanding in a non-tool-using parrot. *Animal cognition*, 19(6), 1195-1203.
- van Horik, J. O., Langley, E. J., Whiteside, M. A., & Madden, J. R. (2016). Differential participation in cognitive tests is driven by personality, sex, body condition and experience. *Behavioural processes*, 134, 22-30.
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, 40(1), 105-130.
- von Bayern, A. M., de Kort, S. R., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2007). The role of food- and object-sharing in the development of social bonds in juvenile jackdaws (*Corvus monedula*). *Behaviour*, 144(6), 711-733.
- Vonk, J., Brosnan, S. F., Silk, J. B., Henrich, J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Povinelli, D. J. (2008). Chimpanzees do not take advantage of very low cost opportunities to deliver food to unrelated group members. *Animal Behaviour*, 75(5), 1757-1770.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2006). Altruistic helping in human infants and young chimpanzees. *Science*, 311(5765), 1301-1303.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2009). The roots of human altruism. *British Journal of Psychology*, 100(3), 455-471.
- Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. (2007). Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biology*, 5(7), 1414-1420.

- Wascher, C. A., & Bugnyar, T. (2013). Behavioral responses to inequity in reward distribution and working effort in crows and ravens. *PLoS One*, 8(2), e56885.
- Werdenich, D., & Huber, L. (2006). A case of quick problem solving in birds: string pulling in keas, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour*, 71(4), 855-863.
- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308(5955), 181-184.
- Wilkinson, G. S. (1985). The social organization of the common vampire bat I and II. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(2), 111-134.
- Wilkinson, G. S. (1988). Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethology and Sociobiology*, 9(2-4), 85-100.
- Wyndham, E. (1980). Diurnal cycle, behaviour and social organization of the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Emu*, 80(1), 25-33.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2009a). How did altruism and reciprocity evolve in humans? Perspectives from experiments on chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Interaction Studies*, 10(2), 150-182.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2009b). Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) spontaneously take turns in a reciprocal cooperation task? *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 242-249.
- Yosef, R., & Yosef, N. (2010). Cooperative hunting in brown-necked raven (*Corvus rufficollis*) on Egyptian mastigure (*Uromastyx aegyptius*). *Journal of ethology*, 28(2), 385-388.
- Yu, Y. Q., Barry, D. M., Hao, Y., Liu, X. T., & Chen, Z. F. (2017). Molecular and neural basis of contagious itch behavior in mice. *Science*, 355(6329), 1072-1076.

DISCUSSION GENERALE

I. RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS

A. Résultats chez les Cochons d'Inde (*Cavia porcellus*)

Nous avons trouvé de la prosocialité chez les cochons d'Inde qui est influencée par plusieurs facteurs

Le score de dominance n'a pu être mesuré que chez les mâles, les femelles n'ayant jamais montré de signes d'agressivité lors des tests. Nos résultats montrent un effet négatif de l'asymétrie de dominance entre sujet et receveur sur le taux de choix prosociaux du sujet. En ce qui concerne les données avant la période de reproduction, les mâles cochons d'Inde se sont montrés plus prosociaux envers leur subordonnés qu'envers leur dominants (pour les autres données, les tendances égoïstes au sein des dyades de mâles ont probablement trop augmenté pour nous permettre de percevoir des différences significatives).

Mesurer le taux de prosocialité des cochons d'Inde avant, pendant et après la phase de reproduction (devenant alors une période de soins aux jeunes pour les femelles multipares), nous a permis de nous intéresser non seulement à l'influence du sexe des individus mais également à l'interaction des influences du sexe et de la période de test sur leur prosocialité. Avant la période de reproduction, l'ensemble des choix paraissaient globalement « neutres » (ni significativement prosocial, ni significativement égoïste). Lors de la phase de reproduction et, plus encore, après la parturition des femelles multipares, des différences marquées ont commencé à apparaître entre les sexes. Les femelles nullipares sont devenues de plus en plus prosociales au fur et à mesure de l'expérience mais ne se sont pas montrées plus prosociales envers les jeunes qu'envers n'importe quel autre receveur. Les femelles multipares sont devenues prosociales envers les mâles (leur partenaire de reproduction) et leur jeune mais n'ont pas modifié leur tendance envers les autres femelles multipares (pattern « neutre »). Les mâles sont devenus de plus en plus égoïstes envers les autres mâles et se sont montrés très prosociaux envers les femelles multipares (leur partenaire de reproduction) et envers leur jeune, mais n'ont pas modifié leur tendance envers les femelles nullipares (pattern « neutre »). Nos résultats ont montré des taux de prosocialité similaires des deux parents envers leur jeune, ainsi que des taux de prosocialité similaires envers le ou la partenaire de reproduction et son jeune.

Il apparaît que les communications du receveur (émises avant le choix) influencent la prosocialité du sujet. Nous nous sommes intéressés au statut du receveur émettant plus fréquemment certains types de vocalisations, ainsi qu'au statut des sujets y étant le plus sensibles (*i.e.*, modifiant le plus leur comportement en présence de ces vocalisations). Les couinements, par exemple, influençaient positivement le choix du sujet. En effet, lorsque le receveur émettait des couinements, le sujet se montrait alors plus prompt à choisir l'objet prosocial. Les jeunes étaient les receveurs émettant le plus de couinements. L'influence de ces vocalisations était cependant conservée indépendamment du fait que le receveur soit ou non un des jeunes. Le groupe le plus influencé par les couinements des jeunes était celui des femelles multipares. D'autre part, les jeunes émettaient davantage de couinements lorsque le sujet était leur mère. D'autres communications, comme les claquements de dents, avaient une influence négative sur la prosocialité du sujet. En effet, lorsque le receveur effectuait des claquements de dents avant le choix du sujet, ce dernier choisissait plus souvent l'objet égoïste. Les mâles étaient les receveurs qui effectuaient le plus de claquements de dents. L'influence de ces vocalisations était cependant conservée indépendamment du sexe du receveur. Les sujets les plus influencés par les claquements de dents des mâles étaient les autres mâles.

Nos résultats ont également mis en évidence un phénomène de réciprocité directe qui, mettant du temps à s'installer, présente peu de probabilités d'être lié à un phénomène d'imitation. Nous avons trouvé que la réciprocité était plus importante entre dyades tolérantes et que les attaques au sein d'une dyade étaient liées à une diminution de la réciprocité. Après la parturition, les dyades de femelles multipares présentaient une réciprocité plus importante que les autres dyades. Les partenaires de reproduction ne sont devenus réciproques qu'après la parturition.

B. Résultats chez les Capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*)

Les capybaras présentant une hiérarchie particulièrement stable et linéaire, l'influence des scores de dominance sur les choix prosociaux des individus a pu être mesurée. Nos résultats ont montré qu'une grande asymétrie de dominance entre le sujet et le receveur

diminuait le taux de prosocialité de ce dernier et que les sujets se montraient plus prosociaux envers leur subordonnés qu'envers leurs dominants.

Nos résultats suggèrent que les femelles testées pourraient être plus prosociales que les mâles.

Nous avons mis en évidence un pattern de réciprocité directe dans les choix des capybaras. Ce pattern mettant du temps à s'installer, il est peu probable qu'il soit dû à un phénomène d'imitation. Nous n'avons pas constaté d'influence du sexe ou du statut social concernant la réciprocité des sujets, ce qui peut être dû à la faiblesse de notre échantillon (notre effectif n'étant que de quatre individus).

Durant quelques essais, il est arrivé que plusieurs individus soient dans la zone receveur. Nous avons observé que plus il y avait d'individus en zone receveur, plus le sujet se montrait prosocial.

C. Résultats chez les Dauphins souffleurs (*Tursiops truncatus*)

Nos résultats suggèrent que les femelles testées pourraient être plus prosociales que les mâles. Nous avons également trouvé une plus grande prosocialité des sujets envers les receveurs du sexe opposé (cet effet étant plus fort chez les mâles).

Nous avons observé la mise en place d'un pattern de réciprocité directe qui aurait peu de chance d'être liée à un phénomène d'imitation. Cette réciprocité n'est apparue qu'entre individu de même sexe.

Lors de certains essais, il est arrivé que des individus non impliqués dans la session de test en cours (*i.e.*, « témoins ») soient à proximité du sujet ou du receveur. Il se trouve que lorsque la dyade testée n'impliquait que des femelles, la présence d'un témoin adulte diminuait la probabilité d'un choix prosocial tandis que la présence d'un juvénile en tant que témoin l'augmentait.

Nous nous sommes également intéressés à la vitesse d'apprentissage de nos sujets, mesurant le nombre de sessions nécessaires à chaque individu avant d'atteindre et de

maintenir le critère pendant tout le reste de l'expérience. Les sujets qui ont atteint et maintenu le critère le plus rapidement durant la phase d'entraînement étaient aussi ceux qui se sont montrés les plus prosociaux par la suite.

D. Résultats chez les Canaris domestiques (*Serinus canaria*)

Chez les canaris testés, 28 sujet sur les 32 testés (15 mâles et 13 femelles) sont parvenus à atteindre le critère (*i.e.*, choisir l'objet nul moins de 10% des fois) et à le maintenir durant tout le reste de l'expérience. Parmi ces individus, 18 se sont globalement montrés prosociaux, 6 se sont montrés neutres et 4 se sont montrés significativement égoïstes. Lors des tests de partages de nourritures, 21 individus ont partagé avec leur partenaire de reproduction (8 femelles et 13 mâles).

Lors de l'expérience de PCT, les femelles se sont montrées plus prosociales que les mâles en période de reproduction. Toutefois, les mâles se sont montrés plus prompts à partager que les femelles lors du test de partage de nourriture, partageant plus et plus vite que les femelles et ce, pour les deux phases (hors période de reproduction et en période de reproduction).

Le fait d'avoir déjà été parents par le passé semble avoir modulé certaines capacités des canaris. En effet, chez les mâles comme chez les femelles, les parents se sont montrés plus prosociaux que les nullipares. Ils ont également montré une plus grande réciprocité lors de la période de reproduction. Les parents ont aussi mis moins de temps avant de partager de la nourriture avec leur partenaire de reproduction lors du test de partage.

Les communications (vocalisations, postures et mouvements) émises par le receveur avant le choix du sujet ont grandement influencé la prosocialité de ce dernier. Lorsque le receveur présentait une forte activité locomotrice avant le choix du sujet, celui-ci était plus prompt à choisir l'option prosociale, alors que lorsque le receveur émettait un fort taux de cris d'appel, le sujet se montrait plus égoïste. Selon son statut de parentalité, le sujet n'était pas influencé par ces cris de la même manière. En effet, les individus ayant déjà été parents se voyaient être positivement influencés par les cris d'appels du receveur alors que les nullipares devenaient plus égoïstes lorsque le receveur émettait des cris d'appel. Du côté du receveur,

nous avons observé une modulation de la part des individus ayant déjà été parents concernant leur cris d'appels : ils émettaient plus de cris face à un sujet parent (donc positivement influencé par ces cris) et moins de cris face à un sujet nullipare (donc influencé négativement par ces cris). De plus, les individus ayant déjà été parents émettaient un taux de mouvement plus important que les nullipares. L'expérience de partage de nourriture a, elle aussi, mis en évidence une influence des communications du receveur sur le choix du sujet. Le fait que le receveur se perche sur la grille de séparation diminuait la probabilité que le sujet partage de la nourriture et, s'il partageait quand même, augmentait son temps de latence.

Nous avons observé un pattern de réciprocité directe se mettre en place dans notre expérience de PCT. La mise en place tardive de ce phénomène tend à nous faire penser qu'il ne serait pas du à une simple imitation. Cependant, nous n'avons pas observé de réciprocité lors du test de partage de nourriture.

Nous nous sommes intéressés à la vitesse d'apprentissage des individus, mesurant le nombre de sessions qui leur étaient nécessaire pour atteindre le critère lors de la phase d'entraînement. Les sujets qui avaient atteint et maintenu le critère le plus rapidement tendaient à être les plus prosociaux, étaient ceux qui partageaient le plus rapidement et étaient les moins réciproques.

Nous avons également mesuré certains traits de personnalité de nos canaris. Il se trouve que les sujets les plus prosociaux étaient aussi les plus obstinés, les plus téméraires et tendaient à être les plus agressifs et les moins sociaux. Par ailleurs, les sujets les plus réciproques étaient aussi les moins obstinés, les moins téméraires et tendaient à être les plus sociaux et les plus actifs. Lors du test de partage de nourriture, les individus les plus prompts à partager étaient les moins sociaux. Des liens sont également apparus entre la personnalité des individus et leur vitesse d'apprentissage, les individus ayant passés le critère le plus rapidement étant aussi les plus agressifs. De même, les individus ayant atteint le critère étaient plus téméraires que ceux ne l'ayant jamais atteint.

E. Résultats chez les Perruches ondulées (*Melopsittacus undulatus*)

Nos résultats chez les perruches ondulées testées ont permis de pallier tout biais de position et de vérifier l'absence de préférence pour un objet indépendamment de sa conséquence. Après neuf mois d'entraînement, nos six individus testés sont parvenus à atteindre le critère (*i.e.*, choisir l'objet nul moins de 10% des fois) et à le maintenir durant le reste de l'expérience. Lors des tests de partages de nourritures, deux mâles sur les trois testés ont partagé avec leur partenaire de reproduction.

Concernant l'influence de la hiérarchie, nos données ont montré que les femelles se montraient prosociales envers leurs subordonnés mais pas envers leurs dominants.

Nos résultats suggèrent également que, d'une manière générale, les femelles testées pourraient s'être montrées plus prosociales que les mâles. Mâles comme femelles se sont montrés plus prosociaux envers les femelles qu'envers les mâles. Les dyades femelle-femelle ont donc été les plus prosociales et les dyades mâle-mâle ont été les plus égoïstes.

Les individus ayant déjà été parents se sont montrés plus prosociaux, mais aussi plus « réciproques ».

Les communications du receveur avant le choix du sujet ont influencé ce dernier. Le fait que le receveur se perche la « mangeoire receveur » augmentait la probabilité que le sujet se montre prosocial, alors que le fait que le receveur se perche sur la grille de séparation ou émette des cris d'appel augmentait la probabilité que le sujet se montre égoïste. Lors du test de partage de nourriture, un fort taux de mouvement (en excluant le fait de se percher sur la grille de séparation) de la femelle (alors receveur) augmentait la promptitude du mâle à partager.

Nous avons observé la mise en place d'un pattern de réciprocité directe. Toutefois, ce pattern s'étant installé de manière significative dès les premières sessions d'entraînement et avant même d'avoir associé leurs conséquences aux différentes mangeoires, nous ne pouvons pas exclure que ce phénomène soit dû à une simple imitation. Ce phénomène n'est apparu qu'au sein des dyades de même sexe.

Nous n'avons pas observé d'influence de cette vitesse d'apprentissage de la tâche de PCT sur la prosocialité de nos sujets. Nous avons cependant remarqué que les individus qui ont appris la tâche le plus rapidement étaient ceux qui prenaient le plus de temps avant de choisir une mangeoire lors de l'expérience de PCT. Ils étaient aussi ceux qui étaient le moins « réciproques » (le moins influencés par les choix du sujet lorsqu'ils étaient receveurs).

II. FACTEURS INFLUENÇANT NOS TESTS DE PROSOCIALITE

Nos expériences ont également démontré que, sur les espèces étudiées ici (excepté les dauphins) et avec ce type de protocole, de longs mois d'entraînement étaient nécessaires à certains individus pour atteindre et maintenir le critère strict que nous avons choisi (*i.e.*, choisir l'objet nul moins de 10% des fois). Cette longueur d'expérimentation n'est pas étonnante puisque les autres études de PCT ayant fait mention de la durée requise pour que les sujets atteignent des critères bien moins stricts que le nôtre nécessitaient déjà un grand nombre de sessions. Par exemple, dans l'expérience de Lakshminarayanan & Santos (2008), les singes capucins ont mis en moyenne 100 essais pour atteindre leur critère de réussite, dans l'expérience de Cronin et al. (2009), les tamarins ont mis en moyenne 70 essais, et celle de Lambert et al. (2017), les corbeaux ont mis en moyenne 190 essais. Dans nos expériences, nos sujets qui ont passé le critère ont mis en moyenne : 22 sessions pour les cochons d'Inde (soit 89 essais), 25 sessions pour les capybaras (de 20 minutes), 12 sessions pour les dauphins souffleurs (soit 47 essais), 15 sessions pour les canaris (soit 59 essais), 15 sessions pour les perruches ondulées (soit 120 essais).

Nous avons conçu nos dispositifs et nos protocoles de façon à contrôler un certain nombre de facteurs étant sources de résultats négatifs (Warneken & Tomasello, 2006, 2009 ; Horner et al., 2011 ; Melis et al., 2011 ; Silk & House, 2011 ; House et al., 2014) : nous avons veillé (entre autres) à éviter une trop grande complexité de la tâche, à éliminer les biais de position, à limiter l'apparition de comportements de compétition (la récompense alimentaire n'étant visible qu'après le choix du sujet), et à rendre la consommation de la récompense visible et audible pour le sujet comme pour le receveur.

Les expériences réalisées sur les cochons d'Inde, les canaris et les perruches ondulées ont été réalisées en conditions contrôlées, notamment concernant la composition des dyades,

ce qui nous a permis de séparer plus nettement nos variables. Les expériences sur les capybaras ne nous permettant pas de contrôler la composition des dyades, nous avons pris le parti de la rendre la plus écologique possible, socialement parlant. Les capybaras ont donc été testés avec un dispositif en libre accès ; ils avaient la possibilité de participer ou non à la tâche et leur accès au group social n'était aucunement restreint. De nombreuses études ont testé des animaux dans leur environnement d'hébergement et au sein de leur group social (Chalmeau, 1994 ; Chalmeau & Gallo, 1996 ; Cronin et al., 2014) et l'importance de pouvoir choisir le congénère avec lequel réaliser la tâche a été grandement soulignée dans ce type d'expériences (Nishida & Turner, 1996 ; Mitani, 2006 ; Melis et al., 2006 ; Boesch et al., 2006 ; Langergraber et al., 2007 ; Mitani, 2009 ; Massen et al., 2015a).

Dans certaines de nos expériences, l'effectif des sujets est restreint (en particulier concernant nos tests chez les capybaras, les dauphins et les perruches ondulées). Nous devons donc nous montrer prudents quant à l'interprétation de nos résultats. Certains points de cette discussion doivent donc être considérés comme des suggestions d'explications possibles dès lors que des résultats similaires seraient démontrés sur des échantillons plus larges. Nos sujets étant hautement familiers, leurs relations sociales peuvent différer d'une dyade à une autre. Lorsqu'un résultat pouvait être expliqué en utilisant uniquement les spécificités d'une relation sociale, nous en avons fait mention. Cependant, lorsqu'un résultat apparaissait de la même façon dans plusieurs dyades partageant des relations différentes tout en semblant être lié à une variable particulière (sexe et statut du sujet ou du receveur, par exemple), nous nous sommes permis d'en présenter une interprétation plus large. D'autre part, nos effectifs ne sont pas différents de ceux d'un grand nombre d'expériences ayant étudié des comportements prosociaux (de Kort et al., 2003, 2006 ; von Bayern et al., 2007 ; Scheid et al., 2008 ; Schwab et al., 2012 ; Sabbatini et al., 2012 ; Ostojić et al., 2013, 2014).

A. Identité du Receveur & Relation partagée avec le Sujet

1. Tolérance

L'effet de la tolérance au sein des dyades a été mesuré lors de l'expérience effectuée sur les cochons d'Inde uniquement, les autres espèces étudiées présentant des groupes sociaux de trop faible effectif (*e.g.*, capybaras, dauphins, perruches) ou n'impliquant pas de dyades assez diversifiées (*e.g.*, canaris) pour nous permettre d'étudier ce facteur de manière précise. Notre expérience sur la prosocialité des cochons d'Inde a montré que la prosocialité au sein des dyades augmentait avec leur degré de tolérance. Ce résultat est cohérent avec l'hypothèse qu'une bonne qualité de relation pourrait être un facteur facilitant la prosocialité, comme le suggèrent plusieurs études (Werdenich & Huber, 2002 ; Snowden & Cronin, 2007 ; Hare et al., 2007 ; Wobber et al., 2010 ; Tan & Hare, 2013).

Chez nos cochons d'Inde, les femelles multipares étaient plus tolérantes entre elles que n'importe quel autre groupe, ce qui est cohérent avec leurs comportements sociaux en milieu naturel, où les femelles dépendent les unes des autres pour les soins aux jeunes en coopération. De même, le fait que les mâles aient montré le plus faible taux de tolérance est cohérent avec leur fort taux d'attaques entre eux ainsi qu'avec l'idée qu'ils présentent une interdépendance beaucoup plus faible en milieu naturel. Le fait que, au sein même du groupe de femelles multipares, la prosocialité soit plus forte entre les dyades les plus tolérantes après la parturition de ces femelles, et donc pendant les soins aux jeunes en coopération, appuie l'hypothèse de Burkart et al. (2009), selon laquelle une grande interdépendance augmenterait le degré de tolérance des dyades.

2. Hiérarchie de Dominance

L'effet de la dominance au sein des dyades a été mesuré lors des expériences réalisées sur les cochons d'Inde, les capybaras et les perruches (les dyades de dauphins et de canaris telles que nous les avons choisies ne permettant pas de mesurer ce facteur).

Les résultats de nos expériences sur les cochons d'Inde et les capybaras ont montré que l'asymétrie de dominance avait un effet négatif sur la prosocialité des dyades, une grande asymétrie de dominance avec le receveur étant liée à un taux de prosocialité plus faible de la part du sujet. Des résultats similaires ont été observés chez différentes espèces de primates (Schaub, 1996 ; Massen et al., 2011 ; Suchak et al., 2014 ; Benenson et al., 2014).

Nos résultats chez les cochons d'Inde, les capybaras et les perruches ondulées ont également révélé une influence des statuts relatifs du sujet et du receveur : les sujets se sont

montrés plus prosociaux envers leurs subordonnés qu'envers leurs dominants. Chez les cochons d'Indes, cet effet n'a été montré que chez les mâles (le statut hiérarchique des femelles n'ayant pas été calculé en raison de leur absence de comportements agressifs). Chez les capybaras, cet effet avait lieu chez les deux sexes. Chez les perruches, cet effet n'était significatif que chez les femelles. Au vu du fait que, chez les perruches ondulées, les femelles dominant collectivement les mâles, les comportements des femelles sont plus souvent influencés par la hiérarchie de dominance que ceux des mâles. Par exemple, il a été montré que les femelles perruches ondulées étaient plus influencées que les mâles par la hiérarchie des individus lors des formations de coalitions, ainsi que lors des comportements de réconciliations et de consolations après un conflit (Ikkatai et al., 2016).

La littérature présente de nombreuses études de PCT montrant une plus grande prosocialité des sujets envers leurs subordonnés qu'envers leurs dominants et ce, chez différentes espèces de mammifères et d'oiseaux, telles que les humains (Dovidio & Gaertner, 1981 ; Mast & Bischof, 1999), les chimpanzés (Horner et al., 2011), les macaques crabiers (Massen et al., 2010), les singes capucins (Lakshminarayanan & Santos, 2008 ; Takimoto et al., 2010), les rats (Hernandez-Lallement et al., 2015), les corbeaux freux (Scheid et al., 2008) et les geais des pinèdes (Duque & Stevens, 2016). Les auteurs de ces études ont suggéré que les individus dominants pourraient utiliser leurs comportements prosociaux pour asseoir et montrer leur position hiérarchique, se comportant ainsi comme des leaders généreux plutôt que comme des despotes régnant par la peur. Cette stratégie permettrait non seulement aux dominants d'augmenter (au mieux) ou de maintenir (au pire) leur rang de dominance (Moore, 1984 ; de Waal, 1989), mais aussi d'annoncer ce rang aux autres membres du groupe social (Massen et al., 2010). Il a également été suggéré que cette stratégie de générosité pourrait convaincre les subordonnés d'accepter le haut rang des dominants, permettant ainsi d'inhiber leurs possibles envies de renverser la hiérarchie (Zahavi, 1977, 2004).

3. Sexe & Potentialité de Reproduction

a. Différence Entre les Sexes

Malgré les faibles effectifs de nos sujets, toutes nos expériences de PCT ont suggéré une plus grande prosocialité chez les femelles que chez les mâles. Cette différence a

également été observée lors d'expériences de prosocialité chez des macaques crabiers (Massen et al., 2010) et lors d'observation de partage de nourriture chez des chauves-souris vampires (Carter & Wilkinson, 2013). Dans ces deux études, la plus grande prosocialité des femelles étaient expliquée par leur plus grande propension à rester dans le même groupe social toute leur vie durant. En effet, d'autres études ont montré que les mâles chauve-souris vampires partageaient rarement le fruit de leur chasse lorsqu'ils vivaient dans leur milieu naturel, où leurs relations sociales sont éphémères (Wilkinson, 1985), alors qu'ils partagent souvent en captivité, où leurs relations sociales sont plus stables (DeNault & McFarlane, 1995). Chez les macaques crabiers, les femelles restent dans le même groupe toute leur vie (van Noordwijk & van Schaik, 1987) et présentent des statuts hiérarchiques familiaux, hérités de mères en filles (Hill & Okayasu, 1996), ce qui n'est pas le cas des mâles. Les femelles macaques auraient alors plus d'intérêts que les mâles à se montrer prosociales pour conserver leur rang hiérarchique (Chance et al., 1977). Une plus grande motivation à conserver un rang hiérarchique a semble aussi exister chez nos femelles perruches ondulées. Elles dominent collectivement les mâles et ont montré (dans notre expérience) une plus grande sensibilité au statut hiérarchique du receveur (étant plus prosociales envers leur subordonnées). Le fait d'observer une plus grande prosocialité chez les femelles perruches ondulées pourrait donc être dû, comme chez les macaques crabiers, à leur gestion de leur hiérarchie de dominance. Chez les capybaras, bien que les groupes sociaux restent stables le plus souvent (Maldonado-Chaparro & Blumstein, 2008), le taux de dispersion n'est pas le même selon le sexe. A forte densité de population, les mâles tendent à disperser plus que les femelles (Herrera et al., 2011). Il est possible que cette plus grande tendance des mâles à se séparer d'un groupe soit liée à une propension à construire des liens sociaux légèrement moins forts que les femelles, ce qui pourrait éventuellement expliquer la plus grande prosocialité des femelles capybaras dans notre expérience de PCT.

Une autre interprétation de la plus grande propension des femelles à la prosocialité a souvent été avancée : cette différence serait due à la prévalence des femelles à se charger des soins parentaux chez de nombreux mammifères. Selon Decety & Cowell (2014), par exemple, les différences entre les sexes apparaîtraient parce que certains mécanismes sous-tendant la prosocialité (*e.g.*, empathie) auraient évolué en étroite relation avec les soins parentaux. Chez les espèces au sein desquelles les soins sont exclusivement maternels, les femelles pourraient alors avoir développé de plus grandes prédispositions à la prosocialité. Elles auraient plus à perdre (en temps et en énergie) dans le fait de « rater » une reproduction (*i.e.*, diminuer le

succès reproducteur de leurs jeunes en diminuant leurs chances de survie et/ou leur attractivité) que les mâles, qui s'investissent alors beaucoup moins. Cela pourrait expliquer la plus grande prosocialité que l'on observe chez nos femelles cochons d'Inde et dauphins souffleurs, qui présentent, en plus d'un pattern de soins uniquement maternel, une coopération entre femelles pour ces soins aux jeunes. Selon cette hypothèse, les différences entre mâles et femelles, concernant les comportements prosociaux, devraient être moins nettes chez les espèces présentant des patterns de soins biparentaux. Nos expériences de prosocialité chez les canaris pourraient appuyer cela, dans le sens où nous avons observé à la fois une plus grande prosocialité des femelles lors des tâches de PCT mais aussi une plus grande efficacité de partage de nourriture chez les mâles, partageant plus et plus rapidement que les femelles lors des tests de partage.

Nous avons observé des partages de nourriture actifs et spontanés chez chacun des deux sexes envers leur partenaire de reproduction, comme cela avait déjà été rapporté dans plusieurs études chez différentes espèces (Marzluff & Balda, 1992 ; Ostojić et al., 2013, 2014 ; Duque & Stevens, 2016). Nos résultats des tests de partages de nourritures n'ont pas montré de corrélation nette avec ceux des expériences de PCT. Il se pourrait donc que ces deux phénomènes ne reposent pas exactement sur les mêmes mécanismes (*e.g.*, empathie, réciprocité). Il se pourrait également que le côté très artificiel de la tâche de PCT ait inhibé une tendance naturelle à la prosocialité des mâles, davantage guidés par une prédétermination génétique à accomplir certains comportements (sans nécessairement montrer une motivation à améliorer le bien-être d'un congénère). Il est aussi envisageable que notre test de partage de nourriture induise un coût que les femelles ne seraient pas prêtes à payer.

Cependant, le fait que nos sujets mâles canaris soient plus prompts à partager avec leur partenaire de reproduction que les femelles est cohérent avec le fait que, en milieu naturel, ce sont plus souvent eux qui partagent la nourriture par régurgitation avec la femelle, en particulier quand cette dernière doit couvrir les œufs. En période de reproduction et de soins aux jeunes, le partage de nourriture entre partenaires de reproduction constitue un avantage évolutif dans le sens où le coût du don de nourriture du mâle est compensé par un bénéfice au niveau du succès reproducteur de ses petits (indirectement, en nourrissant la femelle qui investira de l'énergie dans la production des œufs et dans les soins parentaux). Le don de nourriture du mâle à la femelle peut également servir à la rendre plus rapidement réceptive à une prochaine reproduction (Galván & Sanz, 2011). Ce qui pourrait expliquer la plus grande propension de nos mâles canaris à partager, même en dehors de la période de reproduction.

De plus, il a souvent été considéré que les offres de nourriture d'un mâle à une femelle constituaient une sorte de cadeau nuptial, renforçant l'efficacité de la parade nuptiale des mâles et servant à créer ou à renforcer des liens sociaux avec la femelle convoitée (Marzluff & Balda, 1992).

Certaines de nos expériences ont également mis en évidence une influence du sexe du receveur sur la prosocialité du sujet. Par exemple, chez les perruches que nous avons testées, nous avons observé une plus grande prosocialité envers les receveurs femelles (cet effet étant plus fort chez les individus s'étant déjà reproduits). Le fait que les dyades femelle-femelle se soient montrées prosociales chez les perruches ondulées pourrait être dû à un effet masquant de l'influence de la dominance (cet influence étant plus prononcée chez les femelles, qui sont particulièrement prosociales envers leurs subordonnées). Nos dauphins ont montré une plus grande prosocialité envers les receveurs du sexe opposé (cet effet étant plus grand chez les sujets mâles). Chez les cochons d'Indes, les mâles sont devenus de plus en plus égoïstes envers les autres mâles et de plus en plus prosociaux envers les femelles multipares (leur partenaire de reproduction), tout en conservant un pattern « neutre » envers les femelles nullipares.

De nombreux auteurs considèrent que tout individu du sexe opposé pourrait être considéré comme un possible futur partenaire de reproduction. Se montrer prosocial envers les individus de sexe opposé pourrait donc constituer une stratégie visant à maximiser ses potentialités de reproduction. Une plus forte prosocialité envers les femelles (quel que soit le sexe du sujet) a déjà été observée, mais principalement chez les humains (Bolton & Katok, 1995 ; Eckel & Grossman, 2001 ; Solnick, 2001 ; Dufwenberg & Muren, 2002). Les mâles pourraient être davantage enclins à être prosociaux envers les femelles pour maximiser leurs chances de se reproduire, une plus grande générosité pouvant constituer un trait attractif pour les femelles (Roberts, 1998 ; Stavrova & Ehlebracht, 2015) et pouvant augmenter leur réceptivité (Fabre, 2014). Roberts (1998) a avancé l'argument que les comportements prosociaux des mâles envers des partenaires de reproduction potentiels pourrait être considéré comme des cadeaux nuptiaux (Noë & Hammerstein, 1994 ; Roberts, 1998).

Si une plus grande prosocialité a souvent été observée entre partenaires de reproduction (tamarin : Cronin et al., 2009, 2010 ; chauves-souris vampires : Carter & Wilkinson, 2013), ceux-ci ne se sont pas toujours comportés selon un pattern de réciprocité

(Cronin et al., 2010). De même, nos résultats sur la prosocialité des dauphins ont montré de la prosocialité uniquement entre dyades de sexes opposés alors que des patterns de réciprocité s'étaient établis seulement entre dyades de même sexe. Ces deux phénomènes pourraient donc être sous-tendus par des processus différents, une plus grande prosocialité se mettant en place entre partenaires potentiels et une attention toute particulière aux interactions passées étant davantage dirigée vers les coopérateurs potentiels (les dauphins coopérant dans leur milieu naturel entre individus de même sexe).

b. Période de Reproduction & Soins Parentaux

L'étude de la prosocialité des cochons d'Inde en période de reproduction tendrait à appuyer cette hypothèse. En effet, pendant la période de reproduction (mais avant la parturition), les mâles se sont montrés plus prosociaux envers les femelles multipares mais aucun pattern de réciprocité n'est apparu dans ces dyades reproductrices. Après la parturition, alors que les femelles multipares coopéraient pour les soins aux jeunes, celles-ci ont montré le plus fort pattern de réciprocité de toute l'expérience.

Le fait que les partenaires de reproduction n'aient pas montré un pattern réciproque pendant la phase de reproduction pourrait être dû au fait, qu'à cette période, les mâles étaient bien plus prosociaux envers les femelles multipares que ces dernière envers les mâles. La générosité des mâles pourraient être considéré par les femelles comme un trait attractif chez un partenaire de reproduction (Roberts, 1998 ; Stavrova & Ehlebracht, 2015), comme c'est le cas chez les humains, chez lesquels plusieurs études ont montré que l'altruisme des hommes étaient plus attractif pour les femmes hétérosexuelles que la beauté physique ou le sens de l'humour (Farrelly et al., 2016 ; Arnocky et al., 2016 ; Stavrova & Ehlebracht, 2015 ; Farrelly, 2013). Par ailleurs, dans un but ultime de répandre ses gènes, le mâle cochon d'Inde aurait tout intérêt à ce que sa partenaire de reproduction fasse des réserves énergétiques avant la gestation et la lactation.

D'autre part, après la parturition, les femelles multipares et les mâles se sont montrés plus prosociaux envers leur partenaire de reproduction et leur jeune qu'envers tout autre individu. Il est à noter que les deux parents étaient autant prosocial l'un que l'autre envers leur jeune et que leur taux de prosocialité étaient alors aussi élevés envers leur jeune qu'envers leur partenaire de reproduction. Ce résultat, inattendu considérant le pattern polygyne de

l'espèce, pourrait s'expliquer si l'on concède une certaine flexibilité à celui-ci. S'il est considéré très largement que les cochons d'Inde étaient polygames en milieu naturel, certains chercheurs pensent que la domestication pourrait avoir modifié leur pattern de reproduction, leur permettant de passer d'un pattern polygame à monogame selon la façon de répartir les individus dans les enclos. Les cochons d'Indes seraient alors bien plus flexibles dans leur pattern de reproduction (et de soins parentaux). Certaines études ont même montré que, lorsque les cochons d'Indes exprimaient des comportements s'apparentant à de la monogamie, les mâles devenaient très protecteurs envers leur partenaire de reproduction (Banks, 1989 ; Terril & Clemons, 1998). Cette flexibilité pourrait être liée à des modifications génétiques apparues lors du processus de domestication, mais pourrait aussi représenter un des nombreux exemples de pattern de reproduction attribués trop rapidement et sans tenir compte du contexte environnemental. En effet, de récentes études ont mis en évidence une grande flexibilité du pattern de reproduction chez plusieurs espèces de rongeurs. Par exemple, le rat-kangourou géant, *Dipodomys ingens* (Randall et al., 2002), la souris glaneuse, *Mus spicilegus* (Poteaux et al., 2008), le rat rayé champêtre, *Rhabdomys pumilio* (Schradin et al., 2012) et beaucoup d'autres rongeurs, sont connus pour changer rapidement de pattern de reproduction en fonction du sex-ratio au sein de leur environnement social. Même chez les espèces monogames à soins biparentaux, de grandes différences inter-individuelles ont été observées quant à l'investissement effectif des mâles dans les soins aux jeunes (Féron & Gouat, 2007). Il est donc tout à fait possible que, dans notre échantillon de cochons d'Inde, les mâles se soient attachés à leur partenaire de reproduction et, puisque les conditions (si artificielles soient-elles) s'y prêtaient, se soient également montré prosociaux envers les jeunes du fait de leur prédisposition à s'attacher et parce qu'ils en avaient la possibilité sans que cela ne leur induise un coût (ce qui est rarement le cas en milieu naturel).

Nos résultats chez les canaris et les perruches ondulées ont suggéré que les individus ayant déjà été parents seraient plus prosociaux et plus réciproques que les nullipares et ce, quel que soit leur sexe. Les tests de partage de nourriture ont également montré qu'ils partageaient plus et plus vite à leur partenaire de reproduction que les nullipares. Ces résultats suggèrent qu'une sorte d'expertise à la parentalité aurait pu modifier durablement leurs aptitudes à la prosocialité ainsi que leurs capacités à se souvenir et/ou à prendre en compte les interactions antérieures au sein de chaque dyade (les rendant plus prompts à ajuster leur prosocialité selon un pattern réciproque). Cette modification de la motivation à agir de façon prosociale pourrait avoir été induite par de changements hormonaux lors des expériences de

parentalité. En effet, il a été montré que l'exposition à des expériences sociales positives ou négatives entraînait des modifications hormonales significatives chez des primates et des rongeurs (Raleigh et al., 1991 ; Blanchard et al., 1993). Plus récemment, il a été montré que l'ocytocine influençait les comportements prosociaux chez les humains (Kosfeld et al., 2005 ; Zak et al., 2005) comme chez les rongeurs (Uvnas-Moberg, 1998 ; Lukas et al., 2011). Le fait que plusieurs années après leur dernière expérience de parentalité, les oiseaux que nous avons testés soient toujours plus prosociaux que les nullipares suggère que les modifications hormonales pourraient avoir induit des changements cérébraux à long terme.

B. Comportement du Receveur

1. Communications

L'étude des communications émises par le receveur avant le choix du sujet a permis de mettre en évidence une grande influence de celles-ci. Nos expériences sur la prosocialité des canaris et des perruches ondulées ont donné des résultats comparables dans le sens où certains types de communications émises par le receveur (*e.g.*, se percher sur la mangeoire receveur, montrer une grande activité locomotrice) entraînait une plus forte prosocialité chez le sujet tandis que d'autres types de communications (*e.g.*, se percher sur la grille de séparation, émettre un fort taux de cris d'appels) entraînait une plus grande tendance à choisir l'option égoïste chez le sujet et ce, que ce soit lors des expériences de PCT ou lors des tests de partage de nourriture. Notre expérience sur la prosocialité des cochons d'Inde a également mis en évidence un effet positif sur la prosocialité du sujet des couinements du receveur (vocalisations associée à des comportements alimentaires, émises aussi bien pour prévenir les congénères de la présence d'une source de nourriture que pour quémander de la nourriture auprès de congénères), ainsi qu'un effet négatif sur la prosocialité du sujet des claquements de dents du receveur (vocalisations associée à des comportements agressifs). Ces résultats sont tout à fait cohérents avec ceux répertoriés dans la littérature, notamment ceux montrés par Horner et al. (2011) chez les chimpanzés. Les communications ayant un effet positif sur la prosocialité du sujet (*i.e.*, émettre des couinements, se percher sur la mangeoire receveur,

montrer une grande activité locomotrice) pourraient donc être comparées à des comportements visant à « attirer l'attention » (*i.e.*, comportements dirigés vers la récompense ou attirant l'attention du sujet sans être spécifiquement dirigés vers lui), tandis que les communications ayant un effet négatif sur la prosocialité du sujet (*i.e.*, émettre des claquements de dents, se percher sur la grille de séparation, émettre un fort taux de cris d'appels) pourraient alors être comparées à des comportements de « demandes dirigées et pressions » (*i.e.*, comportements dirigés vers le sujet, allant d'une quémante insistante à des comportements plus agressifs, comme des postures de menaces).

Contrairement à l'expérience de Schwab et al. (2012), nos dispositifs expérimentaux (notamment la présence d'une grille de séparation et la distance entre les mangeoires du sujet et du receveur) ont permis d'éviter que les influences de ces communications puissent être interprétées comme des effets d'attraction vers un stimulus. En effet, dans leur expérience, le sujet choisissait d'ouvrir la boîte prosociale plus souvent que la boîte égoïste mais uniquement lorsque le receveur l'attendait déjà près de la boîte en question, ce qui pouvait être interprété comme une envie de contact social (*e.g.*, manger près d'un congénère).

Le fait d'étudier le sexe et le statut de l'individu émettant ces communications (*i.e.*, le receveur) et de celui pouvant en tenir compte (*i.e.*, le sujet) nous a permis de mettre en évidence certaines interactions intéressantes. Par exemple, chez les cochons d'Inde, les mâles ont émis davantage de claquements de dents que les femelles. L'influence de ces vocalisations était cependant conservée indépendamment de l'identité du receveur. D'autre part, le seul groupe significativement influencé par les claquements de dents des mâles était les autres mâles. Ces résultats sont cohérents avec le fait que les mâles cochons d'Inde sont des compétiteurs pour l'accès aux ressources (*e.g.*, femelles, nourriture) ; leurs comportements sociaux sont perpétuellement teintés de comportements agressifs.

Par ailleurs, nous avons observé que les jeunes étaient les receveurs qui avaient émis le plus de couinements. Cependant, l'influence de ces vocalisations était conservée indépendamment de l'identité du receveur. Le seul groupe significativement influencé par les couinements des jeunes était les femelles multipares et les jeunes émettaient davantage de couinements lorsque le sujet était leur mère, ce qui suggère, si ce n'est une forme d'intentionnalité, au moins une sorte d'effet excitateur déclenché par la présence de la mère, considérée par le jeune comme un individu nourricier. Les relations mère-jeune semblent donc être au cœur de l'établissement de ce type de communication. Alors que ce n'est pas rare

d'observer une mère partager de la nourriture avec ses jeunes, certains chercheurs ont souligné que ces transferts de nourriture étaient bien plus souvent initiés par le jeune que par la mère (Nishida & Turner, 1996 ; Ueno & Matsuzawa, 2004). Le fait que les femelles multipares soient plus influencées par les couinements de leur jeune que n'importe quel autre groupe reflète probablement plus une expertise de ces mères (étant alors dans une période de soins aux jeunes et ayant déjà eu des petits lors de précédentes reproductions) qu'une prédisposition naturelle des femelles, puisque les femelles nullipares ne se sont pas montrées plus prosociales envers les jeunes qu'envers n'importe quel autre receveur et que leurs choix n'étaient pas impactés par les couinements des jeunes.

Nos résultats sur l'influence des communications sur la prosocialité des oiseaux ont également suggéré un effet de l'expertise des parents. En effet, les individus ayant déjà été parents ont émis davantage de mouvements lorsqu'ils étaient receveurs, ce qui avait pour effet d'augmenter le taux de prosocialité du sujet. D'autre part, l'influence des cris d'appels variait en fonction du statut du sujet : les cris du receveur augmentait la prosocialité des sujets parents mais diminuait celle des sujets nullipares. Des résultats comparables ont déjà été montrés chez les humains (Swain, 2008 ; Pialiini et al., 2015 ; Riem et al., 2016). Chez nos perruches, les individus receveurs ayant déjà été parents ont modulé leur émissions de cris d'appels en fonction du statut du receveur : émettant davantage de cris face à un sujet parent que face à un sujet nullipare. Cette stratégie a permis aux individus ayant été parents de maximiser leurs chances de bénéficier d'un choix prosocial, quel que soit le statut du sujet. Il est possible que ces individus aient ajusté leur taux de cris d'appel en fonction de l'effet que cela avait sur chaque sujet. Le receveur pourrait se remémorer chaque interaction avec ses propres actions et leurs conséquences. Il pourrait également avoir directement accès à ce type d'information (*i.e.*, influence des cris d'appels sur un sujet donné) de par le comportement du sujet lui-même avant le choix, notamment en réponse aux cris d'appels du receveur. Considérant la familiarité des individus et la longueur de nos expériences, ces deux hypothèses pourraient être considérées.

La façon dont les sujets traitent les communications et les mécanismes internes entraînant leurs effets sur la prosocialité des sujets restent difficiles à identifier. Il se pourrait que l'augmentation de la prosocialité des sujets sous l'influence de la communication des receveurs soit due à une augmentation de l'empathie du sujet envers le receveur (même par simple contagion émotionnelle). L'influence des communications du receveur pourrait également être le reflet de la volonté du sujet à faire cesser ces communications émises par le

receveur. Ces communications pourraient alors être considérées comme une forme de harcèlement (Gilby, 2006 ; House et al., 2014). Le modèle de chapardage toléré de Stevens & Stephens (2002) prédit en effet que, lors de partages de nourriture, si les communications du receveur sont suffisamment coûteuses pour le sujet, ce dernier sera enclin à partager une partie de sa nourriture pour faire cesser le harcèlement du receveur.

2. Réciprocité

Dans l'ensemble de nos expériences de PCT, nous avons mené nos protocoles de manière à obtenir des dyades réciproques : dès lors qu'un individu A était sujet et qu'un individu B était receveur lors d'une session, la session suivante (réalisée dans la même journée) plaçait A dans le rôle du receveur et B dans le rôle du sujet. Cette façon de procéder a favorisé la mise en place de pattern de réciprocité directe entre les différents individus. La totalité de nos expériences a mis en évidence une influence du choix qu'avait précédemment fait un sujet A envers un receveur B sur le choix du receveur devenu alors sujet (B) envers le sujet devenu receveur (A) dans la session qui suivait.

La réciprocité directe étant un phénomène qui met du temps à s'établir (Dufour et al., 2009 ; Gomes & Boesch, 2009 ; Gomes et al., 2009 ; Gilby et al., 2010), nous avons choisi de prendre nos mesures sur les dix dernières sessions de chaque dyades (pour chaque période de test). Pour vérifier que ce phénomène ne serait pas dû à un simple phénomène d'imitation ou d'attraction vers un stimulus (*e.g.*, choisir un objet parce que le congénère l'avait choisi dans la session précédente), nous avons vérifié si ce pattern avait lieu de manière précoce, avant même d'avoir appris les conséquences de chaque option. Excepté chez les perruches ondulées, aucune réciprocité n'est apparue lors des dix premières sessions de chaque dyade, ce qui, d'après Rutte & Taborsky (2007, 2008) suggère que ce phénomène ne serait pas lié à une imitation mais bien à une réciprocité directe. Un phénomène de réciprocité directe implique de se souvenir de l'identité des congénères et de leurs comportements passés (notamment, en l'occurrence, concernant leur tendance prosociales), ce qui nécessite des capacités de reconnaissance individuelles et de mémoire sociale (Milinski & Wedekind, 1998 ; Stevens et al., 2005). Le pattern s'étant installé très tôt chez nos perruches ondulées, nous ne pouvons pas conclure à de la réciprocité directe, puisque nous ne pouvons pas exclure un phénomène d'imitation. Cependant, nos sujets étant très familiers les uns avec les autres, il est

aussi possible que leur pattern de « réciprocité » soit le reflet du degré d'affiliation et de « confiance » régnant au sein de chaque dyade.

Si une réciprocité directe s'est installée dans nos expériences de PCT, ce n'est pas le cas dans nos tests de partage de nourriture. Cette absence de réciprocité pourrait être due au fait que ces tests impliquent des sessions plus longues mais bien moins fréquentes que nos tests de PCT (chaque canari n'ayant été sujet que deux fois et receveur que deux fois, par exemple). Il est probable qu'un pattern réciproque ait requis davantage de sessions pour se mettre en place, comme suggéré par Dufour et al. (2009). Le temps nécessaire à la mise en place de ce type de comportements est probablement une des raisons principales pour laquelle il a été si rarement montré. Si de la réciprocité a parfois été observée chez des primates lors d'échanges de services (Hemelrijk, 1991 ; Schino et al., 2007), ces observations sont plus rares dès lors que l'on s'intéresse à d'autres espèces que les primates, d'une part, et à des échanges de nourriture, d'autre part. Des patterns réciproques impliquant des récompenses alimentaires ont tout de même été observés chez des chauves-souris vampires (Carter & Wilkinson, 2013), des rats (Rutte & Taborsky, 2008), des corbeaux (Müller et al., 2017), des choucas (de Kort et al., 2006) et des perroquets (Péron et al., 2013).

Nous avons observé une plus grande réciprocité chez les dyades les plus tolérantes chez nos sujets cochons d'Inde. Des résultats similaires ont été mis en évidence chez les chauves-souris vampires (Carter & Wilkinson, 2013). Ce résultats pourrait être dû au fait que les dyades les plus tolérantes partagent des relations sociales plus symétriques, ce qui est également un facteur connu pour favoriser la prosocialité (Connor & Norris, 1982).

L'ensemble de nos expériences a mis en évidence une plus forte réciprocité au sein des dyades qui seraient supposées coopérer le plus pour d'autres comportements en milieu naturel, que ce soit pour la recherche de nourriture ou pour les soins aux jeunes. Par exemple, chez les dauphins souffleurs, seules les dyades de même sexe ont manifesté un pattern de réciprocité. Or, chez cette espèce, les femelles coopèrent entre elles pour les soins aux jeunes (Jefferson et al., 2008) et les mâles coopèrent entre eux pour la chasse et l'accès aux femelles (Connor et al., 2001). Chez les cochons d'Indes, les femelles multipares ont montré un taux de réciprocité plus fort que n'importe quel autre groupe au moment où elles effectuaient les soins aux jeunes en coopération. Chez les capybaras, la réciprocité n'est pas apparue plus forte chez un sexe qu'un autre, tous les individus se sont montrés réciproques. Ce résultat est cohérent avec le fait que cette espèce présente des soins aux jeunes impliquant une coopération de tous

les membres du groupe en milieu naturel quel que soit leur sexe (Greene et al., 1998 ; Swenson, 2003), en particulier si, comme dans notre étude, le groupe présente un petit effectif (Courchamp et al., 1999).

Les dyades supposées coopérer en milieu naturel pourraient être davantage enclines à évaluer la qualité de l'aide apportée par le congénère. Au sein de ces dyades, établir une relation de réciprocité pourrait être plus pertinent que de se montrer simplement prosocial, puisque cela pourrait maintenir la motivation des deux congénères à se montrer prosocial à chaque interaction (en « punissant » un choix égoïste par un égoïsme réciproque par exemple). Il a en effet été montré chez des rats que la réciprocité supplantait la prosocialité lorsqu'il était important pour les sujets d'estimer la qualité d'un congénère en tant que coopérateur (Dolivo & Taborsky, 2015).

C. Caractéristiques Individuelles du Sujet

1. Vitesse d'Apprentissage

Le fait d'avoir mesuré le nombre de sessions nécessaires à chaque individu pour atteindre et maintenir le critère (*i.e.*, choisir l'option nulle moins de 10% des fois) durant le reste de l'expérience nous a permis d'avoir un indicateur de leur vitesse d'apprentissage.

Nous avons observé, chez les oiseaux et les dauphins testés que les individus apprenant rapidement la tâche durant la phase d'entraînement étaient aussi ceux qui se sont montrés les plus prosociaux par la suite, tandis que les individus qui ont appris la tâche plus lentement se sont montrés les plus réciproques. Ces résultats suggèrent (comme abordé précédemment) que les mécanismes qui sous-tendent la prosocialité et la réciprocité ne seraient pas les mêmes. En outre, il a été montré chez les humains que les individus les plus prosociaux étaient les moins réciproques (Kenward et al., 2015). Les individus apprenant le plus lentement ont également été les plus influencés par certaines communications du receveur (*e.g.*, taux de mouvements).

Le fait que ces mécanismes sociaux (*e.g.*, prosocialité, réciprocité) puissent être interconnectés avec des mécanismes utilisés en situations non-sociales (*e.g.*, différenciation des objets en leur associant différentes conséquences) a déjà été suggéré par plusieurs chercheurs. Par exemple, Hassabis et al. (2013) ont montré que les zones cérébrales responsables du fait de se souvenir d'expériences passées étaient également impliquées dans le fait d'imaginer des expériences d'autres personnes. Gaesser (2013) a suggéré que ces processus pourraient faciliter les mécanismes d'empathie et favoriser l'apparition de comportements prosociaux. D'autres chercheurs ont soutenu son hypothèse, en montrant que la mémoire épisodique (impliquée dans le fait de se souvenir d'événements passés) modulait les réponses empathiques face à des congénères dans des situations similaires à celles vécues par le sujet (Ciaramelli et al., 2013), et en montrant que les sujets atteints d'amnésie manifestaient des niveaux d'empathie très bas et ne montraient pas d'augmentation de la prosocialité lors d'un protocole visant à induire de l'empathie, contrairement aux sujets sains (Beadle et al., 2013).

2. Personnalité

Nous avons mesuré des traits de personnalité chez les canaris, dans le but d'étudier une éventuelle influence des caractéristiques propres à l'individu dans la manifestation des comportements prosociaux. En effet, certains chercheurs ont proposé l'idée que les capacités de prosocialité pourraient être considérées comme un trait de personnalité (Ashton & Lee, 2001), suggérant que des liens entre les traits prosociaux et d'autres traits de personnalité pourraient exister. De même, Ackermann et al. (2016) ont récemment proposé que le degré de réciprocité pourrait, lui aussi, être considéré comme une caractéristique individuelle.

Selon Koski (2011), la principale exigence de toute tentative d'évaluation de la personnalité chez l'animal est que les mesures soient répétables (*i.e.*, que les rangs de chaque traits de chaque individu du groupe soit stables au fil du temps et en fonction des contextes). Certaines de nos mesures étaient répétables (*e.g.*, agressivité, obstination et témérité), tandis que d'autres ne remplissaient pas cette condition (*e.g.*, activité locomotrice et sociabilité). Nous considérerons donc certaines de nos mesures (celle qui n'étaient pas répétables) comme des états de personnalité plutôt que comme des traits (Forgays et al., 1997 ; Kantor et al., 2001 ; Fleeson, 2001 ; Clark et al., 2003 ; Spielberger, 2006). Nos données ont mis en évidence un phénomène pouvant être associé à un syndrome comportemental (Sih et al.,

2004), vu que nous avons observé une corrélation positive entre le fait d'être obstiné, d'être téméraire et d'être actif, ce qui suggère une cohérence entre nos traits (*i.e.*, obstination et témérité) et états de personnalité (*i.e.*, activité locomotrice).

Nos résultats montrent que les sujets les plus prosociaux lors du PCT étaient aussi les plus obstinés, les plus téméraires et tendaient à être les plus agressifs et les moins sociaux, tandis que les sujets les plus réciproques étaient les moins obstinés, les moins téméraires et tendaient à être les plus sociaux. Lors des tests de partage de nourriture, nous avons observé que les individus les plus partageurs étaient aussi les moins sociaux. Les niveaux de chaque trait et état de personnalité semblaient donc pointer dans deux directions opposées entre les prosociaux et les réciproques.

Nous avons aussi remarqué que les individus ayant passés le critère le plus rapidement étaient aussi les plus agressifs. De même, les individus ayant atteint le critère étaient plus téméraires que ceux ne l'ayant jamais atteint. Le fait que les individus les plus enclins à apprendre la tâche soient les plus agressifs et les plus téméraires, que les individus les plus agressifs et les plus téméraires soient les plus prosociaux et que les plus prosociaux soient également ceux qui ont appris la tâche le plus rapidement laisse penser qu'un syndrome comportemental pourrait englober l'ensemble de ces facteurs.

L'ensemble de ces résultats sont cohérents la littérature sur ce sujet. En effet, il a été montré que les individus qualifiés « proactifs » (*i.e.*, obstiné, téméraires et agressifs) apprenaient plus vite une tâche de cognition non-sociale (Guenther et al., 2014) et étaient plus enclins à coopérer activement (Scheid & Noë, 2010), alors qu'il a été montré que les individus qualifiés de « réactifs » (peu obstinés, peu téméraires, peu agressifs) manifestaient de meilleures performances dans des tâches d'apprentissage d'inversion d'une règle (Guillette et al., 2011 ; Guenther et al., 2014). Dans notre expérience, nous pouvons donc considérer que les canaris proactifs (les plus obstinés, téméraires et agressifs) ont appris la tâche plus rapidement et se sont montrés les plus prosociaux, tandis que les canaris réactifs ont appris plus lentement et se sont montrés plus réciproques. Ces différences individuelles pourraient être le reflet de stratégies différentes. Les individus réactifs pourraient être plus sensibles aux changements de leur environnement (notamment social), ce qui est cohérent avec le fait que les canaris qui ont appris plus lentement étaient plus influencés par certaines communications du receveur (*e.g.*, taux de mouvements). Les individus proactifs, quant à eux, tendraient à

apprendre plus vite mais également à persister à suivre les réponses apprises antérieurement, même quand cela ne constitue plus la meilleure stratégie (Benus et al., 1987 ; Ruiz-Gomez et al., 2011).

D. Effet d'Audience

Nos expériences chez les capybaras et les dauphins souffleurs se déroulant au sein même de leur zone d'hébergement, les sujets avaient accès à leur groupe social. Il est donc parfois arrivé que des individus non directement impliqués dans l'essai en cours restent à proximité du sujet ou du receveur. Nous avons considéré ces individus comme des « témoins ».

Le contexte expérimental plus écologique de ces études pourrait avoir laissé l'opportunité aux individus de voler la récompense d'un autre, comme ce fut le cas pour l'expérience de Massen et al. (2015a). En effet, dans leur expérience étudiant la coopération des corbeaux, il était parfois arrivé que l'un des deux sujets (généralement le dominant) force l'autre à se déplacer, lui permettant ainsi de voler les deux récompenses alimentaires. Ce comportement de « triche » résulte en une division inégale des récompenses, engendrant une inéquité très aversive pour ces corbeaux dont la motivation à coopérer avec ces individus avait fortement diminué par la suite. Par ailleurs, les individus victimes de cette « tricherie » ont ensuite commencé à tricher eux même. Les tricheurs originels n'ayant pas cessé ce comportements, le pattern social de l'ensemble des interactions a montré deux phénomènes : une diminution de la tendance à coopérer avec les tricheurs d'une part, une grande propension à tenter de voler les deux récompenses en cas de coopération d'autre part. Ces comportements ont cohérents avec l'aversion à l'inéquité dont font preuve ces corbeaux (Wascher & Bugnyar, 2013 ; Schwing et al., 2016).

Dans notre expérience sur les dauphins souffleurs, il n'y a pas eu de vol de nourriture. En revanche, dans notre expérience sur les capybaras, c'est arrivé un petit nombre de fois (lors de 28 essais sur 6040). Il est à noter que ces comportements de « vol » n'étaient jamais actifs (faire déplacer l'individu) et était toujours dus au fait de trouver la récompense alimentaire avant l'individu à qui elle était destiné. Ces comportements n'ont pas induit de

baisse de motivation à participer aux tests, chez aucun individu. De plus, l'aversion à l'inéquité n'a pas été montrée chez les capybaras (mais elle n'a pas été testée chez cette espèce). En outre, ces vols ont été trop rares pour pouvoir considérer qu'ils pourraient constituer une explication fiable aux patterns de prosocialité des capybaras.

Dans le cas de notre expérience sur les capybaras, les témoins se plaçaient systématiquement près du receveur. Nos résultats ont montré que les sujets étaient plus souvent prosociaux lorsque le receveur était accompagné d'un témoin. Ce résultat pourrait être interprété comme une augmentation de la prosocialité du sujet due à de plus grands enjeux et/ou contraintes sociales. Les sujets pourraient en effet avoir plus à perdre à ne pas se montrer prosociaux envers plusieurs congénères. De plus, un plus grand nombre d'individus en zone receveur implique une plus grande probabilité d'y avoir un receveur pour lequel le sujet se serait montré prosocial (*e.g.*, un subordonné, un individu ayant été prosocial envers le sujet juste avant).

Notre expérience sur les dauphins souffleurs a mis en évidence que, lorsque la dyade testée n'impliquait que des femelles, la présence d'un témoin adulte diminuait la probabilité d'un choix prosocial tandis que la présence d'un juvénile en tant que témoin l'augmentait.

Dans plusieurs études, il a été montré que les effets d'audiences étaient modulés par l'identité des témoins, montrant même que le sujet pouvait parfois être plus influencé par l'identité de l'audience que par sa taille (Slocombe et al., 2010). L'influence d'une audience peut aussi être modulée selon son sexe (Matos & McGregor, 2002), son statut reproducteur (Vignal et al., 2004), son degré de familiarité avec le sujet (Dziewieczynski & Perazio, 2012), son degré d'affiliation (Slocombe et al., 2010), son rang de dominance (Townsend & Zuberbuhler, 2009), voire même par une interaction de plusieurs de ces facteurs (Ung et al., 2011). Par exemple, il a été observé que les chimpanzés produisaient davantage de cris associés à la présence d'une source de nourriture dès lors qu'un congénère « important » pour eux (*e.g.*, individu avec lequel le sujet réalise souvent des coalitions ou des toilettages réciproques) était à proximité (Slocombe et al., 2010).

Chez les dauphins que nous avons testés, la simple présence d'un jeune provoquait une augmentation de la prosocialité des sujets dans les dyades femelle-femelle. La présence de ce jeune pourrait avoir induit une production d'ocytocine chez les mères, ce qui aurait augmenté leur tendances prosociales (Uvnas-Moberg, 1998 ; Kosfeld et al., 2005 ; Zak et al., 2005 ; Lukas et al., 2011). Par ailleurs, puisque les femelles de cette espèce s'occupent des jeunes

en coopérant entre elles (Jefferson et al., 2008), être à proximité de leur jeune pendant qu'elles établissent une relation de réciprocité avec une autre femelle pourrait entraîner davantage de prosocialité par le simple fait de se trouver dans une situation plus écologiquement proche de leurs comportements naturels. D'autres expériences ont remarqué une augmentation de la prosocialité en présence des jeunes lorsque les femelles étaient entourées d'autres femelles. Chez les humains, par exemple, les femmes se sont montrées plus attentives aux enfants quand elles étaient en groupes uniquement constitués de femmes ; contrairement aux hommes, qui se sont montrés plus attentifs aux enfants lorsqu'ils étaient seuls plutôt qu'entourés d'autres hommes (Berman, 1976). Chez les singes vervets, les femelles produisent plus de cris d'alarmes quand elles sont avec leurs petits (Cheney & Seyfarth, 1985).

La forte diminution de la prosocialité de nos femelles dauphins en présence d'un témoin adulte pourrait être interprétée comme une stratégie pour éviter les conflits. En effet, dès lors que les individus récompensés présentent une plus grande probabilité d'être la cible de conflits (pour leur voler la récompense), l'effet d'audience est supposé diminuer les comportements visant à produire ou à faire apparaître ces récompenses (Peake et al., 2001). Dans notre étude, l'individu receveur n'avait pas la possibilité d'influencer leur probabilité d'être récompensés ; seul le sujet pouvait agir là-dessus. Nous avons donc émis l'hypothèse que nos sujets femelles avaient acquis une compréhension de la tâche et des conséquences de leurs choix suffisante pour être capables d'éviter de récompenser le receveur lorsqu'un compétiteur potentiel était présent. Une hypothèse alternative pourrait être que la présence d'un autre congénère adulte aurait entraîné une diminution de l'attention que portait le sujet à la tâche, causant alors des erreurs de choix, comme Oviatt (2005) l'avait suggéré dans son étude sur les effets d'audience sur les performances motrices chez les humains. Avec cette hypothèse, le fait que cette diminution n'ait pas eu lieu en présence des jeunes serait plus difficile à expliquer. De plus, des erreurs de choix auraient amené le pourcentage de choix prosociaux à se rapprocher du hasard, ce qui n'a pas été le cas dans notre étude. Par ailleurs, vu qu'il a été montré que les dauphins souffleurs régulaient et géraient les conflits au sein du group social (Holobinko & Waring, 2010 ; Cords & Mann, 2014), notre première hypothèse, même si elle semble plus exigeante sur le plan cognitif, nous a paru plus cohérente avec les comportements et capacités de cette espèce en milieu naturel.

CONCLUSIONS & PERSPECTIVES

Traditionnellement, trois hypothèses étaient utilisées dans la littérature pour prédire chez quelles espèces il était probable de voir émerger des comportements prosociaux : l'hypothèse phylogénétique, l'hypothèse de la coopération pour les soins aux jeunes et l'hypothèse communicative.

L'hypothèse phylogénétique prédisait que la prosocialité n'apparaîtrait qu'au sein de l'Ordre des Primates. Or, en plus des nôtres, de nombreuses études citées dans cette thèse ont montré ces comportements chez des espèces plus éloignées de l'humain, d'une part, et des unes des autres, d'autre part. L'ensemble de ces études nous laisse penser qu'il y aurait une convergence évolutive de plusieurs espèces, basée sur les modalités de leur socialité. L'apparition des comportements prosociaux serait donc davantage liée aux caractéristiques du monde social de l'espèce qu'à une simple proximité phylogénétique avec l'humain. Ce fait étant de plus en plus admis, il apparaît que la liste des comportements spécifiquement humains diminue donc une fois de plus.

L'hypothèse de la coopération pour les soins aux jeunes a, elle aussi, été ébranlée par la découverte de comportements prosociaux chez des espèces ne coopérant pas pour les soins aux jeunes (*e.g.*, macaques). Il a donc été avancé que le fait de coopérer, que ce soit dans le domaine des soins aux jeunes ou dans d'autres domaines (*e.g.*, recherche de nourriture, défense du groupe), provoquerait suffisamment d'interdépendance entre les individus pour que des comportements prosociaux puissent s'installer. Il est à noter que, selon les contraintes induites par l'interdépendance des individus, ainsi que par la probabilité de trouver rapidement un nouveau partenaire satisfaisant, un partenaire de coopération peut être remplacé par un autre s'il n'est pas jugé comme étant assez efficace. L'évaluation systématique de l'efficacité du sujet (*e.g.*, par sa réciprocité) pourrait alors amener les individus à devenir plus sensibles lors de tests d'aversion à l'inéquité.

La troisième hypothèse utilisée dans la littérature pour prédire la mise en place de comportements prosociaux est celle basée sur la communication. Selon cette hypothèse, les communications du receveur seraient nécessaires à l'apparition de réponses prosociales du sujet. Cette hypothèse, relativement récente, diffère des deux autres concernant les causes proximales et ultimes des comportements prosociaux. Nous avons effectivement vu que certaines communications facilitaient grandement la prosocialité du sujet, mais nous avons également montré que ce n'était pas le cas de tous les types de communications. Nous avons également observé que certaines communications pouvaient être typiques de certains groupes

d'individus (*e.g.*, les jeunes cochons d'Inde émettant davantage de couinements). Ni nos résultats, ni ceux des autres études ayant étudié ce facteur, ne nous permettent pour l'instant d'attester à coup sûr les caractères nécessaires et suffisants de la communication ; mais ils ne contredisent pas non plus ses caractères.

Nos expériences ont montré de la prosocialité et de la réciprocité chez différentes espèces de mammifères et d'oiseaux, et que nos sujets pouvaient moduler ces comportements en tenant compte d'informations spécifiques du receveur, telles que les caractéristiques de son identité ou ses comportements avant et pendant la session de test. Ils suggèrent donc que l'étude de la prosocialité chez des espèces autres que les primates est tout à fait envisageable dès lors que suffisamment de sessions sont effectuées pour laisser le temps aux sujets les plus lents de passer et de maintenir un critère strict, comme proposé par Lambert et al. (2017). Si certaines de nos études ont le défaut de présenter un effectif réduit de sujets, il est à noter que les influences des différents facteurs étudiés sont de même ordre et présentent une cohérence d'une espèce à l'autre, appuyant l'hypothèse selon laquelle ces influences auraient des effets similaires chez des espèces diverses, dépendant davantage des modalités de leur socialité que de leur phylogénie. L'idée que ces comportements puissent reposer sur des mécanismes et des capacités relativement simples a été proposée par plusieurs chercheurs. Müller et al. (2017), ainsi que Fraser & Bugnyar (2012), par exemple, ont suggéré que les animaux impliqués dans ce genre d'étude, au lieu de tenter de retenir la totalité des interactions passées avec chaque partenaire, pourraient simplement associer certaines émotions à chaque partenaire, ce qui est moins exigeant sur le plan cognitif. En effet, plusieurs études ont suggéré que les émotions pourraient moduler les comportements flexibles, tels que la réciprocité (Aureli & Whiten, 2003 ; Aureli & Schino, 2004).

Certains de nos résultats ont également suggérés un effet d'expertise de la parentalité, ainsi que le fait que des « enjeux » (*e.g.*, succès reproducteur) pourraient être, si ce n'est nécessaire, au moins facilitateurs dans la mise en place de tendances prosociales significatives chez nos sujets. En effet, en dehors de la période de reproduction (quand les contraintes étaient considérées comme basses) les choix des cochons d'Inde reflétaient un pattern de réciprocité mais ne montraient pas de tendance significativement prosociale (*i.e.*, pattern neutre), alors que dès la période de reproduction et, encore plus, après la parturition (quand les contraintes sont plus fortes), les différents groupes se sont montrés significativement

prosociaux ou égoïstes en fonction du receveur et les femelles multipares ont manifesté une plus forte réciprocité. D'autre part, chez les canaris, les différences de prosocialité selon le sexe et le statut des individus n'ont été significatives qu'en période de reproduction. Ce phénomène a également été observé chez les humains, chez qui les comportements prosociaux avaient également besoins d'être induits par certaines contraintes sociales pour montrer des tendances significativement différentes du hasard (Pinker, 2011 ; Castano, 2012 ; Kidd & Castano, 2013). Le fait que ces « enjeux » soient du domaine de la reproduction est cohérent avec le fait que la prosocialité puisse avoir parmi ses fonctions ultimes de favoriser la reproduction (par la survie ou par l'attractivité) au sein du groupe (Hamilton, 1964a, 1964b ; Preston & de Waal, 2002 ; Decety & Svetlova, 2012). En outre, concernant la réciprocité qui serait exacerbée par ces enjeux, il a été montré que les singes vervets étaient plus réciproques lorsque l'objet de l'échange était considéré comme précieux pour eux (Fruteau et al., 2009). Ces fonctions ne seraient pas les seules liées à la prosocialité. Les comportements prosociaux peuvent, comme nous l'avons montré, également servir à former des alliances ou asseoir son rang de dominance. Les fonctions ultimes de la prosocialité se limitent donc pas à la reproduction.

Nos résultats ont également suggéré que la réciprocité se mettrait en place plus facilement entre les dyades qui seraient susceptibles de coopérer en milieu naturel. La réciprocité pourrait donc être une capacité issue d'une tendance à la coopération. La prosocialité s'établissant particulièrement entre individus de sexes opposés, il est possible qu'elle puisse être utilisée (entre autres) pour instaurer de bonnes relations sociales entre les individus. La réciprocité, quant à elle, serait utilisée pour tester la fiabilité de cette relation, et reposerait davantage sur de la confiance que sur de la générosité. En effet, il est considéré que l'une des fonctions adaptatives de la réciprocité serait d'évaluer la qualité de l'aide apportée par chaque partenaire (Dolivo & Taborsky, 2015). La réciprocité permettrait alors l'émergence et le maintien d'un réseau de coopération présentant des relations préférentielles entre certaines dyades, comme observé chez certains primates (Cheney et al., 2010 ; Jaeggi et al., 2013) et chez les chauves-souris vampires (Carter & Wilkinson, 2013). Dolivo & Taborsky (2015) ont suggéré que ces phénomènes d'échanges réciproques, pour peu que les objets des échanges (*e.g.*, ressources ou services) puissent varier d'un individu à l'autre, seraient à l'origine de la spécialisation des tâches entre membres d'un groupe social.

Toutes choses étant égales par ailleurs, Jaeggi et al. (2010) ont suggéré que la réciprocité pourrait faciliter la prosocialité entre congénères, du fait que les bénéfices nets de

tous les participants s'en trouveraient augmentés. Rutte & Taborsky (2007) ont souligné qu'il est plus avantageux (en bénéfices nets) de coopérer dans un environnement coopératif que dans un environnement où personne d'autre ne coopère. La réciprocité devrait donc se stabiliser avec le fait que la décision de rester ou de partir d'un groupe évolue avec la décision d'y coopérer ou non. En termes de succès reproducteur, le ratio coût/bénéfice de la règle d'Hamilton (Hamilton, 1964a, 1964b), décrite dans l'introduction, est modifié par la réciprocité, entraînant des interactions complexes entre les bénéfices directs et indirects de chacun des individus (Wilkinson, 1988 ; Griffin & West, 2003 ; West et al., 2007 ; Ratnieks & Wenseleers, 2008). Si des interactions entre le degré de parenté et le taux de réciprocité ont été montrés chez certaines espèces (*e.g.*, le partage de nourriture étant plus important d'une mère à ses petits mais également des petits, une fois adultes, à leur mère chez les chauves-souris vampires), le fait prendre des décisions en fonction de la réciprocité plutôt qu'en fonction de la proximité génétique permet une plus grande flexibilité et donc une meilleure adaptabilité aux circonstances (Dugatkin, 2002 ; Carter & Wilkinson, 2013).

D'un point de vue neuro-anatomique, la réciprocité fait intervenir des zones cérébrales impliquées dans le circuit de la récompense (Phan et al., 2010 ; Rilling et al., 2002, 2004), telles que le striatum ventral antérieur, qui est impliqué dans la régulation des comportements motivés comme, par exemple, les comportements liés à l'obtention d'une récompense (Koob, 1992 ; Ikemoto & Panksepp, 1996 ; White & Hiroi, 1998 ; Baldo et al., 2007). Il est à noter que ces zones ne sont donc pas les mêmes que celles dont on observe l'activation lors de réponses empathiques (Decety, 2015).

Tandis que selon la théorie du gène égoïste (Dawkins, 1976), seuls des comportements égoïstes devraient se produire (car le coût de production d'un acte altruiste diminuerait le succès reproducteur des individus qui l'effectuent), certains auteurs, tels que Heinrich & Marzluff (1995) considèrent que ces comportements viseraient à augmenter le bénéfice du groupe en restreignant de manière temporaire ses intérêts personnels, sans pour autant les supprimer. En effet, nos études et bien d'autres ont suggéré que les choix prosociaux pouvaient bénéficier au sujet en induisant une relation de réciprocité, en signalant aux autres congénères sa position hiérarchique, en évitant un harcèlement (Stevens & Gilby, 2004 ; Brown et al., 2004 ; Jaeggi et al., 2010). Par ailleurs, les interactions entre le statut social et les comportements prosociaux sont considérées comme s'influençant mutuellement : un individu peut signaler (et ainsi, augmenter sa probabilité de conserver) son statut de

dominance en effectuant des comportements prosociaux, mais un individu peut aussi, du fait de ses comportements prosociaux, monter dans la hiérarchie (Kafashan et al., 2014).

Cette thèse nous a permis de faire un tri théorique entre certains précurseurs de la morale afin de mieux distinguer les différentes briques regroupant les comportement pouvant être à l'origine des différents aspects de notre morale. Expérimentalement, elle nous a permis d'étudier les influences des nombreux facteurs d'identité et de comportement passés du receveur sur la prosocialité du sujet, tout en investiguant l'existence de capacité à se montrer prosocial chez d'autres espèces que celles de l'Ordre des Primates.

Les recherches dans le domaine de la morale ont permis de séparer les comportements considérés comme ses précurseurs en trois catégories : les comportements prosociaux, les comportements ayant pour but de respecter ou de faire respecter des règles sociales et une équité entre les membres du groupe, et les comportements de gestion des conflits. Si la troisième catégorie nous apparaît encore comme ayant des mécanismes pouvant servir aux deux autres, les deux premières pourraient avoir des causes proximales et des mécanismes neuropsychologique bien distincts. En effet, plusieurs de nos résultats semblent indiquer que la réciprocité, bien qu'elle ait un effet facilitateur de la mise en place d'une relation prosociale, pourrait être sous-tendue par des mécanismes distincts de ceux sous-tendant la prosocialité. Cet ensemble de résultats nous laisse émettre l'hypothèse que la réciprocité, de par son rôle adaptatif (*i.e.*, évaluer l'efficacité d'un partenaire), pourrait être liée à notre deuxième catégorie de précurseurs de la morale ; elle résulterait de la tendance de l'espèce à instaurer et à suivre des règles sociales, ce qui pourrait avoir également évolué avec une certaine sensibilité à l'équité (voir Figure 5).

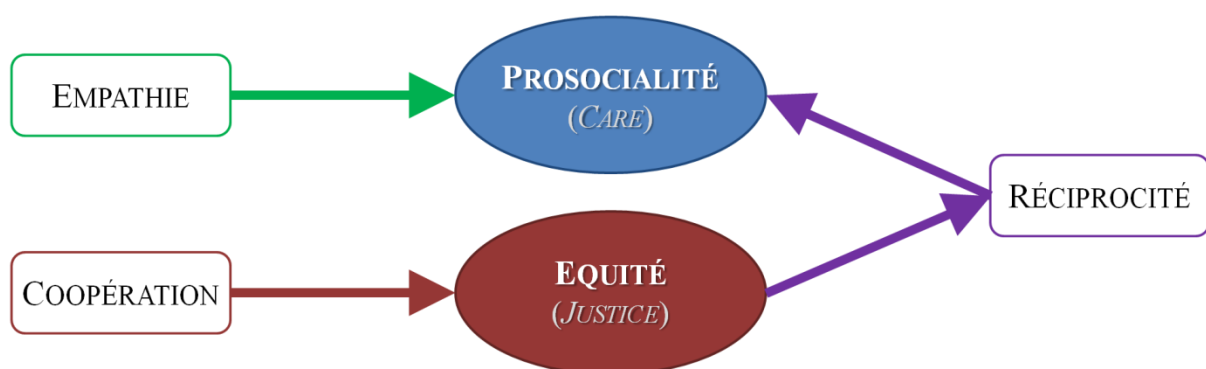


Figure 5 : Influences de certaines capacités sur nos deux premières catégories de précurseurs de la morale.

Les termes *Care* et *Justice* de la Figure 5 font référence à deux des composants fondamentaux de la morale selon de nombreux chercheurs en philosophie morale (Nurock, 2008). Le *Care* serait alors associé à la capacité à se soucier et à prendre soin des autres et serait grandement influencé par les capacités d'empathie de l'individu, tandis que la *Justice* serait associée au respect des règles et de l'équité (Paperman & Laugier-Rabaté, 2005 ; Nurock, 2008). Par ailleurs, il a été récemment montré que l'espèce de rats chez laquelle a été mise en évidence des patterns de réciprocité généralisées et directes (Rutte & Taborsky, 2007, 2008), *Rattus norvegicus*, présentaient également une aversion à l'inéquité (Oberliessen et al., 2016). Ce qui semble cohérent avec l'idée que ces deux comportements puissent être liés.

Les perspectives de recherches futures dans ces domaines sont vastes. Concernant les tests de partage de nourriture, Duque & Stevens (2016) ont souligné que les partages pouvaient être diversifiés quant à la relation entre le donneur et le receveur (*e.g.*, mâle à femelle, femelle à mâle, adulte à jeune, subadulte à vieux, etc.). Il serait donc intéressant d'étudier les choix des échanges entre un individu donneur arrivé à satiété et deux individus receveurs, l'un repu, l'autre privé de nourriture. Cela permettrait de vérifier d'éventuelles capacités à prendre en compte l'état de satiété de ses congénères, ainsi qu'une possible motivation à aider l'individu qui en a effectivement besoin (l'affamé).

Il serait également intéressant d'étudier l'influence de l'investissement effectif des parents sur leur taux de prosocialité, en créant des familles « monoparentales » artificielles, à comparer avec les résultats de couples avec et sans petits.

Du côté de l'imagerie cérébrale, il pourrait être intéressant (même si coûteux à réaliser et difficilement réalisable quant aux contraintes d'immobilité et de stress engendré) d'effectuer systématiquement des IRMf lors de tests de prosocialité pour observer si le processus derrière chaque décision tendraient à être de l'ordre de la motivation empathique ou de la réciprocité. Les mêmes sujets pourraient également subir (ou être témoins de) situations inéquitables (toujours sous IRMf). Cela permettrait de comparer les zones cérébrales

impliquées dans la réciprocité et dans l'aversion à l'inéquité, d'une part, et de comparer les zones impliquées dans le fait de subir une inéquité et d'en être témoin, d'autre part. Le premier facteur limitant des études impliquant de l'imagerie cérébrale serait toutefois d'isoler les zones cérébrales liées à la motivation.

Un long chemin reste donc à parcourir pour espérer avoir un jour des réponses précises quant aux mécanismes sous-jacents de la prosocialité.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbassi, P., & Burley, N. T. (2012). Nice guys finish last: same-sex sexual behavior and pairing success in male budgerigars. *Behavioral Ecology*, 23(4), 775-782.
- Acebo, C., & Thoman, E. B. (1995). Role of infant crying in the early mother-infant dialogue. *Physiology & behavior*, 57(3), 541-547.
- Ackermann, K. A., Fleiß, J., & Murphy, R. O. (2016). Reciprocity as an individual difference. *Journal of Conflict Resolution*, 60(2), 340-367.
- Akyazi, I., & Eraslan, E. (2014). Transmission of stress between cagemates: a study in rats. *Physiology & behavior*, 123, 114-118.
- Amici, F., Call, J., Brosnan, S., Watzek, J., & Aureli, F. (2014). When the social context changes: Social inhibition and fission-fusion dynamics. *Folia Primatologica*, 86(4), 238-239.
- Anderson, J. R., & Meno, P. (2003). Psychological influences on yawning in children. *Current psychology letters. Behaviour, brain & cognition*, 11(2).
- Andreoni, J., & Vesterlund, L. (2001). Which is the fair sex? Gender differences in altruism. *The Quarterly Journal of Economics*, 116(1), 293-312.
- Andreoni, J., Castillo, M., & Petrie, R. (2003). What do bargainers' preferences look like? Experiments with a convex ultimatum game. *The American Economic Review*, 93(3), 672-685.
- Arnocky, S., Piché, T., Albert, G., Ouellette, D., & Barclay, P. (2016). Altruism predicts mating success in humans. *British Journal of Psychology*.
- Ashton, M. C., & Lee, K. (2001). A theoretical basis for the major dimensions of personality. *European Journal of Personality*, 15(5), 327-353.
- Atsak, P., Orre, M., Bakker, P., Cerliani, L., Roozendaal, B., Gazzola, V., Moita, M., & Keysers, C. (2011). Experience modulates vicarious freezing in rats: a model for empathy. *PloS one*, 6(7), e21855.
- Aureli, F., & Schino, G. (2004). The role of emotions in social relationships. In: Thierry, B., Singh M., & Kaumanns, W. (Eds) *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization* (Pp. 38-60). Cambridge: Cambridge University Press.

- Aureli, F., & van Schaik, C. P. (1991). Post-conflict Behaviour in Long-tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, 89(2), 101-114.
- Aureli, F., & Whiten, A. (2003). Emotions and behavioural flexibility. In: Maestripieri, D. (Ed) *Primate Psychology: The Mind and Behavior of Human and Nonhuman Primates* (Pp. 289-323). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Aureli, F., Cords, M., & van Schaik, C. P. (2002). Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. *Animal Behaviour*, 64(3), 325-343.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., ... & Holekamp, K. (2008). Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627-654.
- Axelrod, R., Hamilton, W. D. (1981). The Evolution of Cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.
- Baldo, B. A., & Kelley, A. E. (2007). Discrete neurochemical coding of distinguishable motivational processes: insights from nucleus accumbens control of feeding. *Psychopharmacology*, 191(3), 439-459.
- Ballard, B., & Cheek, R. (2003). *Exotic animal medicine for the veterinary technician*. Ames Iowa: Blackwell Publishing Professional.
- Banks, R. (1989). *The Guinea Pig: biology, care, identification, nomenclature, breeding and genetics*. USAMRIID Seminar Series.
- Barnes, J. L., Hill, T., Langer, M., Martinez, M., & Santos, L. R. (2008). Helping behaviour and regard for others in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Biology Letters*, 4(6), 638-640.
- Baron-Cohen, S., & Wheelwright, S. (2004). The empathy quotient: an investigation of adults with Asperger syndrome or high functioning autism, and normal sex differences. *Journal of autism and developmental disorders*, 34(2), 163-175.
- Barraza, J. A., & Zak, P. J. (2009). Empathy toward strangers triggers oxytocin release and subsequent generosity. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1167(1), 182-189.

- Barrett, L., Henzi, S. P., Weingrill, T., Lycett, J. E., & Hill, R. A. (2000). Female baboons do not raise the stakes but they give as good as they get. *Animal Behaviour*, 59(4), 763-770.
- Bartlett, M. Y., & DeSteno, D. (2006). Gratitude and prosocial behavior: Helping when it costs you. *Psychological science*, 17(4), 319-325.
- Bates, L. A., & Byrne, R. W. (2007). Creative or created: using anecdotes to investigate animal cognition. *Methods*, 42(1), 12-21.
- Bateson, M., Nettle, D., & Roberts, G. (2006). Cues of being watched enhance cooperation in a real-world setting. *Biology letters*, 2(3), 412-414.
- Batson, C. D. (1998). Altruism and prosocial behavior. In: Gilbert, D. T., Fiske, S., & Lindzey, G. (Eds.), *The Handbook of Social Psychology*. (4th Ed., Vol. 2, Pp. 282-316). McGraw-Hill, New York.
- Baumard, N. (2010). *Comment nous sommes devenus moraux: Une histoire naturelle du bien et du mal*. Odile Jacob.
- Beadle, J. N., Tranel, D., Cohen, N. J., & Duff, M. (2013). Empathy in hippocampal amnesia. *Frontiers in psychology*, 4, 69.
- Ben-Ami Bartal, I., Decety, J., & Mason, P. (2011). Empathy and pro-social behavior in rats. *Science*, 334(6061), 1427-1430.
- Ben-Ami Bartal, I., Rodgers, D. A., Sarria, M. S. B., Decety, J., & Mason, P. (2014). Pro-social behavior in rats is modulated by social experience. *Elife*, 3, e01385.
- Benenson, J. F., Markovits, H., & Wrangham, R. (2014). Rank influences human sex differences in dyadic cooperation. *Current Biology*, 24(5), R190-R191.
- Ben-Ner, A., Putterman, L., Kong, F., & Magan, D. (2004). Reciprocity in a two-part dictator game. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 53(3), 333-352.
- Benus, R. F., Koolhaas, J. M., & Van Oortmerssen, G. A. (1987). Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats. *Behaviour*, 100(1), 105-121.

- Bereby-Meyer, Y., & Niederle, M. (2005). Fairness in bargaining. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 56(2), 173-186.
- Berkowitz, L., & Daniels, L. R. (1964). Affecting the salience of the social responsibility norm: effects of past help on the response to dependency relationships. *The Journal of Abnormal and Social Psychology*, 68(3), 275-281.
- Berman, P. W. (1976). Social context as a determinant of sex differences in adults' attraction to infants. *Developmental Psychology*, 12(4), 365-366.
- Berndt, T. J. (1981). Relations between social cognition, nonsocial cognition, and social behavior: The case of friendship. *Social cognitive development: Frontiers and possible futures*, 176-199.
- Bernhardt, B. C., & Singer, T. (2012). The neural basis of empathy. *Annual review of neuroscience*, 35, 1-23.
- Bernstein, I. S. (1988). Metaphor, cognitive belief, and science. *Behavioral and Brain Sciences*, 11(2), 247-248.
- Birgersson, S., Birot de la Pommeraye, S., & Delfour, F. (2014). *Dolphin personality study based on ethology and social network theory*. Lambert Academic Publishing
- Bischof-Khöler, D. (1991). The development of empathy in infants. In: Lamb, M. E., Keller, H. (Eds), *Infant development: perspectives from German speaking countries* (Pp 245-273). Erlbaum, Hillsdale.
- Blanchard, D. C., Sakai, R. R., McEwen, B., Weiss, S. M., & Blanchard, R. J. (1993). Subordination stress: behavioral, brain, and neuroendocrine correlates. *Behavioural brain research*, 58(1), 113-121.
- Boehm, C. (1999). *Hierarchy in the Forest: The Evolution of Egalitarian Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1989). Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American journal of physical anthropology*, 78(4), 547-573.
- Boesch, C., & Boesch-Achermann, H. (2000). *The chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural ecology and evolution*. Oxford University Press.

- Boesch, C., Boesch, H., & Vigilant, L. (2006). Cooperative hunting in chimpanzees: kinship or mutualism? In: Schaik, C. P., & Kappeler, P. M. (Eds), *Cooperation in primates and humans*. (pp. 139-150). Springer Berlin Heidelberg.
- Bolton, G. E., & Katok, E. (1995). An experimental test for gender differences in beneficent behavior. *Economics Letters*, 48(3), 287-292.
- Bowlby, J. (1958). The nature of the child's tie to his mother. *The International journal of psycho-analysis*, 39, 350-373.
- Boysen, S. T., Berntson, G. G., & Mukobi, K. L. (2001). Size matters: impact of item size and quantity on array choice by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of comparative psychology*, 115(1), 106-110.
- Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2009). Are apes inequity averse? New data on the token-exchange paradigm. *American Journal of Primatology*, 71(2), 175-181.
- Braun, A., Walsdorff, T., Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2012). Socialized sub-groups in a temporary stable Raven flock?. *Journal of ornithology*, 153(1), 97-104.
- Brockway, B. F. (1964a). Ethological studies of the budgerigar: reproductive behavior. *Behaviour*, 23, 294-323.
- Brockway, B. F. (1964b). Ethological studies of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): non-reproductive behaviour. *Behaviour*, 22, 193-222.
- Brody, L. R., & Hall, J. A., (2000). Gender, emotion, and expression. In: Lewis, M., & Haviland-Jones, J. M. (Eds.), *Handbook of Emotions* (Pp. 265–280). New York: Guilford Press.
- Brosnan, S. F. (2006). Nonhuman species' reactions to inequity and their implications for fairness. *Social Justice Research*, 19(2), 153-185.
- Brosnan, S. F. (2011). A hypothesis of the co-evolution of cooperation and responses to inequity. *Frontiers in neuroscience*, 5.
- Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. (2003). Monkeys reject unequal pay. *Nature*, 425(6955), 297-299.

- Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. (2004). A concept of value during experimental exchange in brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Folia primatologica*, 75(5), 317-330.
- Brosnan, S. F., Flemming, T. E., Talbot, C., Mayo, L., & Stoinski, T. S. (2011). Responses to inequity in orangutans. *Folia Primatol*, 82, 56-70.
- Brosnan, S. F., Houser, D., Leimgruber, K., Xiao, E., Chen, T., & de Waal, F. B. (2010b). Competing demands of prosociality and equity in monkeys. *Evolution and Human Behavior*, 31(4), 279-288.
- Brosnan, S. F., Salwiczek, L., & Bshary, R. (2010c). The interplay of cognition and cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2699-2710.
- Brosnan, S. F., Silk, J. B., Henrich, J., Marenco, M. C., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2009). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) do not develop contingent reciprocity in an experimental task. *Animal cognition*, 12(4), 587-597.
- Brosnan, S. F., Talbot, C., Ahlgren, M., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2010a). Mechanisms underlying responses to inequitable outcomes in chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 79(6), 1229-1237.
- Brown, G. R., Almond, R. E., & van Bergen, Y. (2004). Begging, stealing, and offering: food transfer in nonhuman primates. *Advances in the Study of Behavior*, 34, 265-295.
- Brown, J. L. (1987). *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Brownell, C. A., & Carriger, M. S. (1990). Changes in cooperation and self-other differentiation during the second year. *Child development*, 61(4), 1164-1174.
- Brownell, C. A., Svetlova, M., & Nichols, S. (2009). To share or not to share: When do toddlers respond to another's needs? *Infancy*, 14(1), 117-130.
- Bshary, R., & Grutter, A. S. (2005). Punishment and partner switching cause cooperative behaviour in a cleaning mutualism. *Biology Letters*, 1(4), 396-399.
- Bshary, R., & Grutter, A. S. (2006). Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature*, 441(7096), 975-978.

- Buchan, N. R., Croson, R. T., & Solnick, S. (2008). Trust and gender: An examination of behavior and beliefs in the Investment Game. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 68(3), 466-476.
- Buell, R. W., & Norton, M. I. (2011). The labor illusion: How operational transparency increases perceived value. *Management Science*, 57(9), 1564-1579.
- Burkart, J. M., & van Schaik, C. P. (2010). Cognitive consequences of cooperative breeding in primates? *Animal cognition*, 13(1), 1-19.
- Burkart, J. M., Allon, O., Amici, F., Fichtel, C., Finkenwirth, C., Heschl, A., Huber, J., Isler, K., Kosonen, Z. K., Martins, E., Meulman, E. J., Richiger, R., Rueth, K., Spillmann, B., Wiesendanger, S., & van Schaik, C. P. (2014). The evolutionary origin of human hyper-cooperation. *Nature communications*, 5, 4747.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19762-19766.
- Burkart, J. M., Hrdy, S. B., & van Schaik, C. P. (2009). Cooperative breeding and human cognitive evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 18(5), 175-186.
- Burton, M., & Burton, R. (2002). *International Wildlife Encyclopedia: Index volume* (Vol. 22). Marshall Cavendish.
- Caldwell, M. C., & Caldwell, D. K. (1966). Epimeletic (care-giving) behavior in Cetacea. In: Norris, K. S. (Ed), *Whales, porpoises and dolphins*. (Pp. 755-789). Berkeley: University of California Press.
- Campbell, M. W., & de Waal, F. B. (2010). Methodological problems in the study of contagious yawning. *The mystery of yawning in physiology and disease*, Karger Publishers, 28, 120-127.
- Campbell, M. W., & de Waal, F. B. (2011). Ingroup-outgroup bias in contagious yawning by chimpanzees supports link to empathy. *PloS one*, 6(4), e18283.

- Campbell, M. W., & de Waal, F. B. (2014). Chimpanzees empathize with group mates and humans, but not with baboons or unfamiliar chimpanzees. *Proceeding of the Royal Society B*, 281, 20140013.
- Capitanio, J. P. (2004). Personality factors between and within species. In: Thierry, B., Singh, M., & Kaumanns W. (Eds.), *Macaque societies* (pp. 13-33). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Carleton, W. M. (1980). Speech 66. In: Vygotsky, L. S., *Mind in Society: the Development of Higher Psychological Processes* (pp. 224-225). Harvard university press.
- Carpenter, J. P. (2007). The demand for punishment. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 62(4), 522-542.
- Carpenter, J. P., & Matthews, P. H. (2004). Why punish? Social reciprocity and the enforcement of prosocial norms. *Journal of evolutionary economics*, 14(4), 407-429.
- Carter, G. G., & Wilkinson, G. S. (2013). Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1753), 20122573.
- Castano, E. (2012). Antisocial behavior in individuals and groups: an empathy-focused approach. In: *The Oxford handbook of personality and social psychology* (pp. 419-445). Oxford University Press.
- Castles, D. L., & Whiten, A. (1998). Post-conflict behaviour of wild olive baboons. I. Reconciliation, redirection and consolation. *Ethology*, 104(2), 126-147.
- Chakrabarti, B., & Baron-Cohen, S. (2006). Empathizing: neurocognitive developmental mechanisms and individual differences. *Progress in brain research*, 156, 403-417.
- Chalmeau, R. (1994). Do chimpanzees cooperate in a learning task? *Primates*, 35(3), 385-392.
- Chalmeau, R., & Gallo, A. (1996). What chimpanzees (*Pan troglodytes*) learn in a cooperative task. *Primates*, 37(1), 39-47.
- Chalmeau, R., Visalberghi, E., & Gallo, A. (1997). Capuchin monkeys, *Cebus apellafail* to understand a cooperative task. *Animal Behaviour*, 54(5), 1215-1225.

- Chance, M. R. A., Emory, G. R., & Payne, R. G. (1977). Status referents in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): Precursors and effects of a female rebellion. *Primates*, 18(3), 611-632.
- Chang, S. W., Barter, J. W., Ebitz, R. B., Watson, K. K., & Platt, M. L. (2012). Inhaled oxytocin amplifies both vicarious reinforcement and self reinforcement in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(3), 959-964.
- Chang, S. W., Winecoff, A. A., & Platt, M. L. (2011). Vicarious reinforcement in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Frontiers in neuroscience*, 5, 27.
- Charvet, C. J., & Striedter, G. F. (2008). Developmental species differences in brain cell cycle rates between northern bobwhite quail (*Colinus virginianus*) and parakeets (*Melopsittacus undulatus*): implications for mosaic brain evolution. *Brain, behavior and evolution*, 72(4), 295-306.
- Chaudhuri, A., & Gangadharan, L. (2003). *Gender differences in trust and reciprocity*. University of Auckland.
- Chaumette, M., Dale, R., Dania, R., Marshall-Pescini, S., & Range, F. (2014). Pro-social behavior in pet dogs. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, 9(6), e6.
- Chen, Q., Panksepp, J. B., & Lahvis, G. P. (2009). Empathy is moderated by genetic background in mice. *PloS one*, 4(2), e4387.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1985). Vervet monkey alarm calls: manipulation through shared information? *Behaviour*, 94(1), 150-166.
- Cheney, D. L., Moscovice, L. R., Heesen, M., Mundry, R., & Seyfarth, R. M. (2010). Contingent cooperation between wild female baboons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(21), 9562-9566.
- Chevallier, C., Kohls, G., Troiani, V., Brodtkin, E. S., & Schultz, R. T. (2012). The social motivation theory of autism. *Trends in cognitive sciences*, 16(4), 231-239.
- Church, R. M. (1959). Emotional reactions of rats to the pain of others. *Journal of comparative and physiological psychology*, 52(2), 132-134.

- Cialdini, R. B., Brown, S. L., Lewis, B. P., Luce, C., & Neuberg, S. L. (1997). Reinterpreting the empathy–altruism relationship: When one into one equals oneness. *Journal of personality and social psychology*, 73(3), 481.
- Ciaramelli, E., Bernardi, F., & Moscovitch, M. (2013). Individualized Theory of Mind (iToM): when memory modulates empathy. *Frontiers in psychology*, 4, 4.
- Clark, L. A., Vittengl, J., Kraft, D., & Jarrett, R. B. (2003). Separate personality traits from states to predict depression. *Journal of personality disorders*, 17(2: Special issue), 152-172.
- Clay, Z., & de Waal, F. B. (2013). Bonobos respond to distress in others: consolation across the age spectrum. *PLoS One*, 8(1), e55206.
- Clements, K. C., & Stephens, D. W. (1995). Testing models of non-kin cooperation: mutualism and the Prisoner's Dilemma. *Animal Behaviour*, 50(2), 527-535.
- Clutton-Brock, T. (2002). Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296(5565), 69-72.
- Clutton-Brock, T. (2009). Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, 462(7269), 51.
- Clutton-Brock, T. H., & Parker, G. A. (1995). Punishment in animal societies. *Nature*, 373(6511), 209-216.
- Colman, A. D., Liebold, K. E., & Boren, J. J. (1969). A method for studying altruism in monkeys. *The Psychological Record*, 19, 401-405.
- Connor, R. C. (2007). Dolphin social intelligence: complex alliance relationships in bottlenose dolphins and a consideration of selective environments for extreme brain size evolution in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 587-602.
- Connor, R. C. (2010). Cooperation beyond the dyad: on simple models and a complex society. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2687-2697.

- Connor, R. C., & Norris, K. S. (1982). Are dolphins reciprocal altruists? *American Naturalist*, 119(3), 358-374.
- Connor, R. C., Heithaus, M. R., & Barre, L. M. (1999). Superalliance of bottlenose dolphins. *Nature*, 397(6720), 571-572.
- Connor, R. C., Heithaus, M. R., & Barre, L. M. (2001). Complex social structure, alliance stability and mating access in a bottlenose dolphin 'super-alliance'. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1464), 263-267.
- Connor, R. C., Smolker, R. A., & Richards, A. F. (1992). Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(3), 987-990.
- Connor, R. C., Smolker, R., & Bejder, L. (2006). Synchrony, social behaviour and alliance affiliation in Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops aduncus*. *Animal Behaviour*, 72(6), 1371-1378.
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., & Read, A. J. (2000). The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society. In: Mann, J., Connor, R. C., Tyack, P. L., & Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*. (pp. 91-126). Chicago: University of Chicago Press.
- Cordoni, G., Palagi, E., & Tarli, S. B. (2006). Reconciliation and consolation in captive western gorillas. *International Journal of Primatology*, 27(5), 1365-1382.
- Cords, M., & Mann, J. (2014). Social Conflict Management in Primates: Is There a Case For Dolphins? In: Yamagiwa, J. & Karczmarski, L. (Eds.), *Primates and Cetaceans*. (pp. 207-212). Springer Japan.
- Costin, S. E., & Jones, D. C. (1992). Friendship as a facilitator of emotional responsiveness and prosocial interventions among young children. *Developmental Psychology*, 28(5), 941-947.
- Coulon, J. (1975). Les Relations Sociales Chez Le Cobaye Domestique Male. *Behaviour*, 53(3), 200-215.

- Courchamp, F., Grenfell, B., & Clutton-Brock, T. (1999). Population dynamics of obligate cooperators. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1419), 557-563.
- Crawford, M. P. (1937). The cooperative solving of problems by young chimpanzees. *Comparative Psychology Monographs*, 14, 1-88.
- Creel, S., & Creel, N. M. (1995). Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*, 50(5), 1325-1339.
- Cronin, K. A. (2012). Prosocial behaviour in animals: the influence of social relationships, communication and rewards. *Animal Behaviour*, 84(5), 1085-1093.
- Cronin, K. A., Kurian, A. V., & Snowdon, C. T. (2005). Cooperative problem solving in a cooperatively breeding primate (*Saguinus oedipus*). *Animal Behaviour*, 69(1), 133-142.
- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., & Snowdon, C. T. (2010). Prosocial behaviour emerges independent of reciprocity in cottontop tamarins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1701), 3845-3851.
- Cronin, K. A., Schroeder, K. K., Rothwell, E. S., Silk, J. B., & Snowdon, C. T. (2009). Cooperatively breeding cottontop tamarins (*Saguinus oedipus*) do not donate rewards to their long-term mates. *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 231-241.
- Cronin, K. A., Van Leeuwen, E. J., Vreeman, V., & Haun, D. B. (2014). Population-level variability in the social climates of four chimpanzee societies. *Evolution and Human Behavior*, 35(5), 389-396.
- Croson, R., & Buchan, N. (1999). Gender and culture: International experimental evidence from trust games. *The American Economic Review*, 89(2), 386-391.
- Croson, R., & Gneezy, U. (2009). Gender differences in preferences. *Journal of Economic literature*, 47(2), 448-474.
- Darwin, C. (1871). *La filiation de l'homme et la sélection liée au sexe*. Paris, Éditions Syllepse.
- Davis, M. H. (1994). *Empathy: A social psychological approach*. Boulder, CO: Westview Press.

- Dawes, C. T., Fowler, J. H., Johnson, T., McElreath, R., & Smirnov, O. (2007). Egalitarian motives in humans. *nature*, 446(7137), 794-796.
- Dawes, R. M., McTavish, J., & Shaklee, H. (1977). Behavior, communication, and assumptions about other people's behavior in a commons dilemma situation. *Journal of personality and social psychology*, 35(1), 1-11.
- Dawkins, R. (2016). *The selfish gene*. Oxford university press.
- de Kort, S. R., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2003). Food offering in jackdaws (*Corvus monedula*). *Naturwissenschaften*, 90(5), 238-240.
- de Kort, S. R., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2006). Food sharing in jackdaws, *Corvus monedula*: what, why and with whom?. *Animal Behaviour*, 72(2), 297-304.
- De Quervain, D. J., Fischbacher, U., Treyer, V., & Schellhammer, M. (2004). The neural basis of altruistic punishment. *Science*, 305(5688), 1254-1258.
- de Vries, J. I., Visser, G. H., & Prechtl, H. F. (1982). The emergence of fetal behaviour. I. Qualitative aspects. *Early human development*, 7(4), 301-322.
- de Waal, F. B. M. (1982). *Chimpanzee Politics*. Harper & Row. New York.
- de Waal, F. B. M. (1984). Sex differences in the formation of coalitions among chimpanzees. *Ethology and Sociobiology*, 5(4), 239-255.
- de Waal, F. B. M. (1986). The integration of dominance and social bonding in primates. *The Quarterly review of biology*, 61(4), 459-479.
- de Waal, F. B. M. (1989). Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 18(5), 433-459.
- de Waal, F. B. M. (1992). *De la réconciliation chez les primates*. Paris : Flammarion.
- de Waal, F. B. M. (1997a). *Le bon singe: Les bases naturelles de la morale*. Paris: Editions Bayard.
- de Waal, F. B. M. (1997b). Food transfers through mesh in brown capuchins. *Journal of Comparative Psychology*, 111, 370-378.

- de Waal, F. B. M. (1997c). *Bonobo: the forgotten ape*. Berkeley, CA: University of California Press.
- de Waal, F. B. M. (2008). Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy. *The Annual Review of Psychology*, 59, 279-300.
- de Waal, F. B. M. (2009). *The age of empathy*. New York: Harmony.
- de Waal, F. B. M. (2010). *The age of empathy: Nature's lessons for a kinder society*. Broadway Books.
- de Waal, F. B. M., & Brosnan, S. F. (2006). Simple and complex reciprocity in primates. In: *Cooperation in primates and humans* (Pp. 85-105). Springer Berlin Heidelberg.
- de Waal, F. B. M., & Suchak, M. (2010). Prosocial primates: selfish and unselfish motivations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2711-2722.
- de Waal, F. B. M., & Yoshihara, D. (1983). Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*, 85(3), 224-241.
- de Waal, F. B., & Aureli, F. (1996). Consolation, reconciliation, and a possible cognitive difference between macaques and chimpanzees. *Reaching into thought: The minds of the great apes*, 80-110.
- de Waal, F. B., & Berger, M. L. (2000). Payment for labour in monkeys. *Nature*, 404(6778), 563-563.
- de Waal, F. B., & van Roosmalen, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5(1), 55-66.
- de Waal, F. B., Leimgruber, K., & Greenberg, A. R. (2008). Giving is self-rewarding for monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36), 13685-13689.
- de Waal, F., & Johanowicz, D. L. (1993). Modification of reconciliation behavior through social experience: an experiment with two macaque species. *Child development*, 64(3), 897-908.
- Decety, J. (2011). The neuroevolution of empathy. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1231(1), 35-45.

- Decety, J. (2015). Contributions de la théorie de l'évolution et des neurosciences à notre compréhension du développement de la prosocialité: Commentaire. *Comportement prosocial*, 40-44.
- Decety, J., & Cowell, J. M. (2014). The complex relation between morality and empathy. *Trends in cognitive sciences*, 18(7), 337-339.
- Decety, J., & Svetlova, M. (2012). Putting together phylogenetic and ontogenetic perspectives on empathy. *Developmental cognitive neuroscience*, 2(1), 1-24.
- Decety, J., Norman, G. J., Berntson, G. G., & Cacioppo, J. T. (2012). A neurobehavioral evolutionary perspective on the mechanisms underlying empathy. *Progress in neurobiology*, 98(1), 38-48.
- DeNault, L. K., & McFarlane, D. A. (1995). Reciprocal altruism between male vampire bats, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 49(3), 855-856.
- DeScioli, P., & Kurzban, R. (2009). Mysteries of morality. *Cognition*, 112(2), 281-299.
- Dickinson, J. L., & Hatchwell, B. J. (2004). Fitness consequences of helping. In: Koenig, W. D., & Dickinson, J. L. (Eds.), *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*, (Pp. 48-66). Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Diener, E., Fraser, S. C., Beaman, A. L., & Kelem, R. T. (1976). Effects of deindividuation variables on stealing among Halloween trick-or-treaters. *Journal of personality and social psychology*, 33(2), 178.
- Dimberg, U., & Lundquist, L. O. (1990). Gender differences in facial reactions to facial expressions. *Biological psychology*, 30(2), 151-159.
- Dolivo, V., & Taborsky, M. (2015). Norway rats reciprocate help according to the quality of help they received. *Biology letters*, 11(2), 20140959.
- Douglas-Hamilton, I., Bhalla, S., Wittemyer, G., & Vollrath, F. (2006). Behavioural reactions of elephants towards a dying and deceased matriarch. *Applied Animal Behaviour Science*, 100(1), 87-102.
- Doutrelant, C., & Covas, R. (2007). Helping has signalling characteristics in a cooperatively breeding bird. *Animal Behaviour*, 74(4), 739-747.

- Dovidio, J. F., & Gaertner, S. L. (1981). The effects of race, status, and ability on helping behavior. *Social Psychology Quarterly*, 44, 192-203.
- Dücker, G., & Rensch, B. (1977). The solution of patterned string problems by birds. *Behaviour*, 62(1), 164-173.
- Dufour, V., Pelé, M., Neumann, M., Thierry, B., & Call, J. (2009). Calculated reciprocity after all: computation behind token transfers in orang-utans. *Biology letters*, 5, 172-175.
- Dufwenberg, M., & Muren, A. (2002). *Discrimination by gender and social distance*. Department of Economics, Stockholm University.
- Dufwenberg, M., & Muren, A. (2004). *Gender in Committees*. University of Arizona.
- Dugatkin, L. (2002). Animal cooperation among unrelated individuals. *Naturwissenschaften*, 89(12), 533-541.
- Dugatkin, L. A. (1997). *Cooperation among animals: an evolutionary perspective*. Oxford University Press.
- Dugatkin, L. A., & Alfieri, M. (1991). Guppies and the TIT FOR TAT strategy: preference based on past interaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(4), 243-246.
- Dunbar, R. I. M. (1998). The social brain hypothesis. *Brain*, 9(10), 178-190.
- Dunbar, R. I. M. (2004). Gossip in evolutionary perspective. *Review of general psychology*, 8(2), 100-110.
- Duque, J. F., & Stevens, J. R. (2016). Voluntary food sharing in pinyon jays: the role of reciprocity and dominance. *Animal Behaviour*, 122, 135-144.
- Dzieweczynski, T. L., & Perazio, C. E. (2012). I know you: familiarity with an audience influences male-male interactions in Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(9), 1277-1284.
- Earley, R. L. (2010). Social eavesdropping and the evolution of conditional cooperation and cheating strategies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2675-2686.

- Eberhard, M. J. W. (1975). The evolution of social behavior by kin selection. *Quarterly Review of Biology*, 1-33.
- Echols, S., & Correll, J. (2012). It's more than skin deep: empathy and helping behavior across social groups. In: Decety, J. (Ed.), *Empathy: From bench to bedside*. (pp. 55-71). Cambridge: MIT Press.
- Eckel, C. C., & Grossman, P. J. (1996). The relative price of fairness: Gender differences in a punishment game. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 30(2), 143-158.
- Eckel, C. C., & Grossman, P. J. (1998). Are women less selfish than men?: Evidence from dictator experiments. *The economic journal*, 108(448), 726-735.
- Eckel, C. C., & Grossman, P. J. (2001). Chivalry and solidarity in ultimatum games. *Economic Inquiry*, 39(2), 171-188.
- Eder, D., & Hallinan, M. T. (1978). Sex differences in children's friendships. *American Sociological Review*, 237-250.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1974). *Love and hate: On the natural history of basic behaviour patterns*. New York: Schocken.
- Eisenberg, N. (2000). Empathy and sympathy. In: Lewis, M. & Haviland-Jones, J. M. (Eds.), *Handbook of Emotion* (Pp. 677-691). New York: Guilford Press.
- Eisenberg, N., & Miller, P. A. (1987). The relation of empathy to prosocial and related behaviors. *Psychological bulletin*, 101(1), 91-119.
- Eisenberg, N., Fabes, R. A., Miller, P. A., Fultz, J., Shell, R., Mathy, R. M., & Reno, R. R. (1989). Relation of sympathy and personal distress to prosocial behavior: a multimethod study. *Journal of personality and social psychology*, 57(1), 55-66.
- Emery, N. J., Seed, A. M., Von Bayern, A. M., & Clayton, N. S. (2007). Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 489-505.
- Engelmann, J. M., Herrmann, E., & Tomasello, M. (2012). Five-year olds, but not chimpanzees, attempt to manage their reputations. *PLoS One*, 7(10), e48433.

- Eppley, T. M., Suchak, M., Crick, J., & de Waal, F. B. (2013). Perseverance and food sharing among closely affiliated female chimpanzees. *Primates*, 54(4), 319-324.
- Eskelinen, H. C., Winship, K. A., Jones, B. L., Ames, A. E., & Kuczaj II, S. A. (2016). Acoustic behavior associated with cooperative task success in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Animal cognition*, 1-9.
- Exnerová, A., Svádová, K. H., Fučíková, E., Drent, P., & Štys, P. (2010). Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1682), 723-728.
- Fabre, J. (2014). *La communication acoustique chez le dauphin et l'impact de la pollution sonore* (Doctoral dissertation).
- Falk, A., Fehr, E., & Fischbacher, U. (2003). On the nature of fair behavior. *Economic Inquiry*, 41(1), 20-26.
- Farrelly, D. (2013). Altruism as an indicator of good parenting quality in long-term relationships: Further investigations using the mate preferences towards altruistic traits scale. *The Journal of social psychology*, 153(4), 395-398.
- Farrelly, D., Clemson, P., & Guthrie, M. (2016). Are Women's Mate Preferences for Altruism Also Influenced by Physical Attractiveness? *Evolutionary Psychology*, 1, 6.
- Federowicz, S. M., Beard, D. A., & Connor, R. C. (2003). Food sharing in wild bottlenose dolphins. *Aquatic Mammals*, 29(3), 355-359.
- Fehr, E., & Fischbacher, U. (2003). The nature of human altruism. *Nature*, 425(6960), 785-791.
- Fehr, E., & Gächter, S. (2002). Altruistic punishment in humans. *Nature*, 415(6868), 137-140.
- Fehr, E., & Schmidt, K. M. (1999). A theory of fairness, competition, and cooperation. *The quarterly journal of economics*, 114(3), 817-868.
- Fehr, E., Bernhard, H., & Rockenbach, B. (2008). Egalitarianism in young children. *Nature*, 454(7208), 1079-1083.
- Feneran, A. N., O'donnell, R., Press, A., Yosipovitch, G., Cline, M., Dugan, G., Papoiu, D. P., Nattkamper, L. A., Chan, Y. H., & Shively, C. A. (2013). Monkey see, monkey do: contagious itch in nonhuman primates. *Acta dermato-venereologica*, 93(1), 27-29.

- Fernandez-Duque, E., Vallengia, C. R., & Mendoza, S. P. (2009). The biology of paternal care in human and nonhuman primates. *Annual Review of Anthropology*, 38, 115-130.
- Féron, C., & Gouat, P. (2007). Paternal care in the mound-building mouse reduces inter-litter intervals. *Reproduction, Fertility and Development*, 19(3), 425-429.
- Feshbach, N. D. (1969). Sex differences in children's modes of aggressive responses toward outsiders. *Merrill-Palmer Quarterly of Behavior and Development*, 15(3), 249-258.
- Feshbach, N., & Sones, G. (1971). Sex differences in adolescent reactions toward newcomers. *Developmental Psychology*, 4(3), 381.
- Fessler, D. M.T., & Haley, K. J. (2003). The strategy of affect: Emotions in human cooperation. In: Hammerstein, P. (Ed.), *The genetic and cultural evolution of cooperation* (Pp. 7-36). Cambridge, MIT Press.
- Fischbacher, U., Gächter, S., & Fehr, E. (2001). Are people conditionally cooperative? Evidence from a public goods experiment. *Economics letters*, 71(3), 397-404.
- Flack, J. C., & de Waal, F. B. (2000). 'Any animal whatever'. Darwinian building blocks of morality in monkeys and apes. *Journal of Consciousness Studies*, 7(1-2), 1-29.
- Fleeson, W. (2001). Toward a structure-and process-integrated view of personality: Traits as density distributions of states. *Journal of personality and social psychology*, 80(6), 1011-1027.
- Fletcher, G. E. (2008). Attending to the outcome of others: Disadvantageous inequity aversion in male capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 70(9), 901-905.
- Forgays, D. G., Forgays, D. K., & Spielberger, C. D. (1997). Factor structure of the state-trait anger expression inventory. *Journal of personality assessment*, 69(3), 497-507.
- Forshaw, J. M., & Cooper, W. T. (1977). *Parrots of the world*. Neptune, NJ: TFH Publications.
- Fouts, R., & Mills, T. (1997). *Next of kin*. New York, NY: Morrow.
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2010). Do ravens show consolation? Responses to distressed others. *PLoS One*, 5(5), e10605.

- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2011). Ravens reconcile after aggressive conflicts with valuable partners. *PLoS One*, 6(3), e18118.
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2012). Reciprocity of agonistic support in ravens. *Animal Behaviour*, 83(1), 171-177.
- Fraser, O. N., Stahl, D., & Aureli, F. (2008). Stress reduction through consolation in chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(25), 8557-8562.
- Freeman, H. D., Sullivan, J., Hopper, L. M., Talbot, C. F., Holmes, A. N., Schultz-Darken, N., Williams, L. E., & Brosnan, S. F. (2013). Different responses to reward comparisons by three primate species. *PloS one*, 8(10), e76297.
- Fruteau, C., Lemoine, S., Hellard, E., van Damme, E., & Noë, R. (2011). When females trade grooming for grooming: testing partner control and partner choice models of cooperation in two primate species. *Animal Behaviour*, 81(6), 1223-1230.
- Fruteau, C., Voelkl, B., van Damme, E., & Noë, R. (2009). Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(29), 12007-12012.
- Furuichi, T. (1997). Agonistic interactions and matrifocal dominance rank of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology*, 18(6), 855-875.
- Gaesser, B. (2013). Constructing memory, imagination, and empathy: a cognitive neuroscience perspective. *Frontiers in psychology*, 3, 576.
- Gallup, A. C., Militello, J., Swartwood, L., & Sackett, S. (2017). Experimental evidence of contagious stretching and ingroup bias in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 131(1), 69.
- Gallup, A. C., Swartwood, L., Militello, J., & Sackett, S. (2015). Experimental evidence of contagious yawning in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Animal cognition*, 18(5), 1051-1058.
- Gallup, G. G. (1970). Chimpanzees: self-recognition. *Science*, 167(3914), 86-87.
- Galván, I., & Sanz, J. J. (2011). Mate-feeding has evolved as a compensatory energetic strategy that affects breeding success in birds. *Behavioral Ecology*, 22(5), 1088-1095.

- Garcia-Fernandez, V. (2009). *Qualité du partenaire et qualité de l'oeuf chez les oiseaux*. Doctoral dissertation, Université de Paris Ouest Nanterre La Défense, Nanterre, France.
- Garcia-Fernandez, V., Draganoiu, T. I., Ung, D., Lacroix, A., Malacarne, G., & Leboucher, G. (2013). Female canaries invest more in response to an exaggerated male trait. *Animal behaviour*, 85(3), 679-684.
- Gazda, S. K., Connor, R. C., Edgar, R. K., & Cox, F. (2005). A division of labour with role specialization in group-hunting bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Cedar Key, Florida. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1559), 135-140.
- Giganti, F., & Zilli, I. (2011). The daily time course of contagious and spontaneous yawning among humans. *Journal of ethology*, 29(2), 215-219.
- Giganti, F., Hayes, M. J., Cioni, G., & Salzarulo, P. (2007). Yawning frequency and distribution in preterm and near term infants assessed throughout 24-h recordings. *Infant Behavior and Development*, 30(4), 641-647.
- Gilby, I. C. (2006). Meat sharing among the Gombe chimpanzees: harassment and reciprocal exchange. *Animal Behaviour*, 71(4), 953-963.
- Gilby, I. C., Thompson, M. E., Ruane, J. D., & Wrangham, R. (2010). No evidence of short-term exchange of meat for sex among chimpanzees. *Journal of human evolution*, 59(1), 44-53.
- Gilligan, C. (1982). *In a different voice: psychological theory and the women's movement*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Godard, R. (1993). Tit for tat among neighboring hooded warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(1), 45-50.
- Gomes, C. M., & Boesch, C. (2009). Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. *PLoS One*, 4(4), e5116.
- Gomes, C. M., Mundry, R., & Boesch, C. (2009). Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1657), 699-706.

- Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior*. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).
- Gorrell, J. C., McAdam, A. G., Coltman, D. W., Humphries, M. M., & Boutin, S. (2010). Adopting kin enhances inclusive fitness in asocial red squirrels. *Nature communications*, 1, 22.
- Gouat, P., & Coulon, J. (1981). Les comportements sexuels précoces chez le cobaye domestique. *Biology of Behaviour*, 6, 129-144.
- Greenberg, J. R., Hamann, K., Warneken, F., & Tomasello, M. (2010). Chimpanzee helping in collaborative and noncollaborative contexts. *Animal Behaviour*, 80(5), 873-880.
- Greene, C., Umbanhowar, J., Mangel, M., & Caro, T. (1998). Animal breeding systems, hunter selectivity and consumptive use in wildlife conservation. In: Caro, T. (Ed.), *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. (pp. 271-305). Oxford University Press, New York.
- Griffin, A. S., & West, S. A. (2003). Kin discrimination and the benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science*, 302(5645), 634-636.
- Grutter, A. S., & Bshary, R. (2003). Cleaner wrasse prefer client mucus: support for partner control mechanisms in cleaning interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, S242-S244.
- Guenther, A., Brust, V., Dersen, M., & Trillmich, F. (2014). Learning and personality types are related in caviae (*Cavia aperea*). *Journal of Comparative Psychology*, 128(1), 74.
- Guillette, L. M., Reddon, A. R., Hoeschele, M., & Sturdy, C. B. (2011). Sometimes slower is better: slow-exploring birds are more sensitive to changes in a vocal discrimination task. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1706), 767-773.
- Guillette, L. M., Reddon, A. R., Hurd, P. L., & Sturdy, C. B. (2009). Exploration of a novel space is associated with individual differences in learning speed in black-capped chickadees, *Parus atricapillus*. *Behavioural Processes*, 82(3), 265-270.
- Gurven, M. (2004). To give and to give not: the behavioral ecology of human food transfers. *Behavioral and Brain Sciences*, 27(04), 543-559.

- Güth, W., Schmittberger, R., & Schwarze, B. (1982). An experimental analysis of ultimatum bargaining. *Journal of economic behavior & organization*, 3(4), 367-388.
- Gwinner, E. (1964). Untersuchungen über das Ausdrucks-und Sozialverhalten des Kolkraben (*Corvus corax corax* L.). *Ethology*, 21(6), 657-748.
- Hall, J. A. (1978). Gender effects in decoding nonverbal cues. *Psychological bulletin*, 85(4), 845-857.
- Hall, J. A., Carter, J. D., & Horgan, T. G. (2000). Gender differences in nonverbal communication of emotion. *Gender and emotion: Social psychological perspectives*, 97-117.
- Hall, K., & Brosnan, S. F. (2016). A comparative perspective on the evolution of moral behavior. In: *The evolution of morality* (pp. 157-176). Springer International Publishing.
- Hamilton, I. M., & Taborsky, M. (2005). Contingent movement and cooperation evolve under generalized reciprocity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1578), 2259-2267.
- Hamilton, W. D. (1964a). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1-16.
- Hamilton, W. D. (1964b). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 17-52.
- Hamilton, W. D. (1972). Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and systematics*, 193-232.
- Hammerstein, P. (2003). Why is reciprocity so rare in social animals? A protestant appeal. In: Hammerstein, P. (Ed.), *The genetic and cultural evolution of cooperation*, (pp. 83–93). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hare, B., & Kwetuenda, S. (2010). Bonobos voluntarily share their own food with others. *Current Biology*, 20(5), R230-R231.

- Hare, B., Melis, A. P., Woods, V., Hastings, S., & Wrangham, R. (2007). Tolerance allows bonobos to outperform chimpanzees on a cooperative task. *Current Biology*, 17(7), 619-623.
- Hassabis, D., Spreng, R. N., Rusu, A. A., Robbins, C. A., Mar, R. A., & Schacter, D. L. (2013). Imagine all the people: how the brain creates and uses personality models to predict behavior. *Cerebral Cortex*, bht042.
- Hatchwell, B. J. (2009). The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1533), 3217-3227.
- Hatchwell, B. J., Sharp, S. P., Beckerman, A. P., & Meade, J. (2013). Ecological and demographic correlates of helping behaviour in a cooperatively breeding bird. *Journal of Animal Ecology*, 82(2), 486-494.
- Hauser, M. D. (1992). Costs of deception: cheaters are punished in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(24), 12137-12139.
- Hauser, M. D., & Marler, P. (1993a). Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): I. Socioecological factors. *Behavioral Ecology*, 4(3), 194-205.
- Hauser, M. D., & Marler, P. (1993b). Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): II. Costs and benefits of call production and suppression. *Behavioral Ecology*, 4(3), 206-212.
- Hauser, M. D., Chen, M. K., Chen, F., & Chuang, E. (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1531), 2363-2370.
- Hector, A. C. K., Seyfarth, R. M., & Raleigh, M. J. (1989). Male parental care, female choice and the effect of an audience in vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 38(2), 262-271.
- Heinrich, B. (1999). *Mind of the raven: investigating and adventures with wolf-birds*. New York: Harper Collins.
- Heinrich, B., & Marzluff, J. (1995). Why ravens share. *American Scientist*, 83(4), 342-349.

- Helt, M. S., Eigsti, I. M., Snyder, P. J., & Fein, D. A. (2010). Contagious yawning in autistic and typical development. *Child development*, 81(5), 1620-1631.
- Hemelrijk, C. K., & Ek, A. (1991). Reciprocity and interchange of grooming and 'support' in captive chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41(6), 923-935.
- Henrich, J. P. (Ed.). (2004). *Foundations of human sociality: Economic experiments and ethnographic evidence from fifteen small-scale societies*. Oxford University Press.
- Henrich, J., McElreath, R., Barr, A., Ensminger, J., Barrett, C., Bolyanatz, E., Cardenas, J. C., Gurven, M., & Gwako, E. (2006). Costly punishment across human societies. *Science*, 312, 1767-1770.
- Herman, L. M., Abichandani, S. L., Elhajj, A. N., Herman, E. Y., Sanchez, J. L., & Pack, A. A. (1999). Dolphins (*Tursiops truncatus*) comprehend the referential character of the human pointing gesture. *Journal of Comparative Psychology*, 113(4), 347.
- Hernandez-Lallement, J., van Wingerden, M., Marx, C., & Kalenscher, T. (2015). Rats prefer mutual rewards in a prosocial choice task. *Frontiers in Neuroscience*, 8, 1-9.
- Herrera, E. A., & Macdonald, D. W. (1989). Resource utilization and territoriality in group-living capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *The Journal of Animal Ecology*, 58(2), 667-679.
- Herrera, E. A., & Macdonald, D. W. (1993). Aggression, dominance, and mating success among capybara males (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Behavioral Ecology*, 4(2), 114-119.
- Herrera, E. A., Salas, V., Congdon, E. R., Corriale, M. J., & Tang-Martínez, Z. (2011). Capybara social structure and dispersal patterns: variations on a theme. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 12-20.
- Heyes, C. M., & Dawson, G. R. (1990). A demonstration of observational learning in rats using a bidirectional control. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 42(1), 59-71.
- Hill, D. A., & Okayasu, N. (1996). Determinants of dominance among female macaques: demography nepotism and danger. In: Fa, J. E., & Lindburg, D. G. (Eds.), *Evolution and Ecology of Macaque Societies*. (Pp. 459-472). Cambridge University Press.

- Hirata, S. (2007). Competitive and cooperative aspects of social intelligence in chimpanzees. *Japanese Journal of Animal Psychology*, 57(1), 29-40.
- Hoffman, M. L. (1977). Sex differences in empathy and related behaviors. *Psychological bulletin*, 84(4), 712.
- Hoffman, M. L. (2001). *Empathy and moral development: Implications for caring and justice*. Cambridge University Press, New York.
- Holle, H., Warne, K., Seth, A. K., Critchley, H. D., & Ward, J. (2012). Neural basis of contagious itch and why some people are more prone to it. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(48), 19816-19821.
- Holobinko, A., & Waring, G. H. (2010). Conflict and reconciliation behavior trends of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Zoo biology*, 29(5), 567-585.
- Hoogenhout, M., van der Straaten, K., Pileggi, L. A., & Malcolm-Smith, S. (2013). Young children display contagious yawning when looking at the eyes. *J Child Adolesc Behav*, 1(101), 2.
- Hopper, L. M., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., Bernacky, B. J., & Brosnan, S. F. (2013). The ontogeny of social comparisons by rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Primatology*, 2, 109.
- Horn, L., Scheer, C., Bugnyar, T., & Massen, J. J. (2016). Proactive prosociality in a cooperatively breeding corvid, the azure-winged magpie (*Cyanopica cyana*). *Biology letters*, 12(10), 20160649.
- Horner, V., & Whiten, A. (2007). Learning from others' mistakes? Limits on understanding a trap-tube task by young chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 121(1), 12-21.
- Horner, V., Carter, J. D., Suchak, M., & de Waal, F. B. (2011). Spontaneous prosocial choice by chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(33), 13847-13851.
- Hornstein, H. A. (1978). Promotive tension and prosocial behavior: A Lewinian analysis. In: Wispé, L. (Ed.), *Altruism, sympathy, and helping: Psychological and sociological principles*. (pp. 177-207). New York: Academic.

- House, B. R., Silk, J. B., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2014). Task design influences prosociality in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PloS one*, 9(9), e103422.
- Hrdy, S. B. (2005). Evolutionary context of human development: the cooperative breeding model. In: Carter, C. S., Ahnert, L., Grossmann, K. K., Hrdy, S. B., Lamb, M. E., Porges, S. W., & Sachser, N. (Eds.), *Attachment and bonding: a new synthesis*, (Pp. 9-32). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hrdy, S. B. (2007). Evolutionary context of human development: The cooperative breeding model. *Family relationships: An evolutionary perspective*, 39-68.
- Hrdy, S. B. (2009). *Mothers and others: the evolutionary origins of mutual understanding*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Huck, S., Muller, W., & Normann, H. T. (2001). Stackelberg beats Cournot: on collusion and efficiency in experimental markets. *The Economic Journal*, 111(474), 749-765.
- Huck, S., Müller, W., & Normann, H. T. (2002). To commit or not to commit: endogenous timing in experimental duopoly markets. *Games and Economic Behavior*, 38(2), 240-264.
- Ikemoto, S., & Panksepp, J. (1996). Dissociations between appetitive and consummatory responses by pharmacological manipulations of reward-relevant brain regions. *Behavioral neuroscience*, 110(2), 331-345.
- Ikkatai, Y. & Izawa, E. I. (2012). Relevance of social interactions to pair-bond formation and maintenance in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Studies in Social Psychology of Education*, 73, 49-55.
- Ikkatai, Y., & Watanabe, S. (2012). Reconciliation with Pair-Bond Partner in Budgerigar, *Melopsittacus Undulatus*. *CARLS Series of Advanced Study of Logic and Sensibility*, 5, 87-92.
- Ikkatai, Y., Watanabe, S., & Izawa, E. I. (2016). Reconciliation and third-party affiliation in pair-bond budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Behaviour*, 153, 1173-1193.
- Jackson, J. R. (1960). Keas at Arthur's pass. *Notornis*, 9, 20.

- Jaeggi, A. V., & van Schaik, C. P. (2011). The evolution of food sharing in primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(11), 2125.
- Jaeggi, A. V., Burkart, J. M., & van Schaik, C. P. (2010). On the psychology of cooperation in humans and other primates: combining the natural history and experimental evidence of prosociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1553), 2723-2735.
- Jaeggi, A. V., de Groot, E., Stevens, J. M., & van Schaik, C. P. (2013). Mechanisms of reciprocity in primates: testing for short-term contingency of grooming and food sharing in bonobos and chimpanzees. *Evolution and Human Behavior*, 34(2), 69-77.
- Jandér, K. C., & Herre, E. A. (2010). Host sanctions and pollinator cheating in the fig tree–fig wasp mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1687), 1481-1488.
- Jarvis, E. D., Mirarab, S., Aberer, A. J., Li, B., Houde, P., Li, C., ... & Suh, A. (2014). Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346(6215), 1320-1331.
- Jefferson, T. A., Webber, M. A., & Pitman, R. L. (2008). *Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification*. Academic Press.
- Jensen, K., Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2006). What's in it for me? Self-regard precludes altruism and spite in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1589), 1013-1021.
- Jensen, K., Vaish, A., & Schmidt, M. F. (2014). The emergence of human prosociality: aligning with others through feelings, concerns, and norms. *Frontiers in psychology*, 5(822).
- Jeon, D., Kim, S., Chetana, M., Jo, D., Ruley, H. E., Lin, S. Y., Rabah, D., Kinet, J. P., & Shin, H. S. (2010). Observational fear learning involves affective pain system and Cav1.2 Ca²⁺ channels in ACC. *Nature neuroscience*, 13(4), 482-488.
- Johnson, T., Dawes, C. T., Fowler, J. H., McElreath, R., & Smirnov, O. (2009). The role of egalitarian motives in altruistic punishment. *Economics Letters*, 102(3), 192-194.
- Johnsson, K. (1994). Colonial breeding and nest predation in the Jackdaw *Corvus monedula* using old Black Woodpecker *Dryocopus martius* holes. *Ibis*, 136(3), 313-317.

- Jolles, J. W., Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2013). Dominance, pair bonds and boldness determine social-foraging tactics in rooks, *Corvus frugilegus*. *Animal Behaviour*, 85(6), 1261-1269.
- Jones, B., & Rachlin, H. (2006). Social discounting. *Psychological science*, 17(4), 283-286.
- Joubert, D. (1991). Elephant wake. *National Geographic*, 179, 39–42.
- Juniper, P., & Parr, M. (1998). *Parrots: A Guide to Parrots of the World*. Yale University Press: New Haven, CT.
- Kafashan, S., Sparks, A., Griskevicius, V., & Barclay, P. (2014). Prosocial behavior and social status. In: *The psychology of social status* (Pp. 139-158). Springer New York.
- Kahn, A., Hottes, J., & Davis, W. L. (1971). Cooperation and optimal responding in the Prisoner's Dilemma game: Effects of sex and physical attractiveness. *Journal of Personality and Social Psychology*, 17(3), 267.
- Kantor, L., Endler, N. S., Heslegrave, R. J., & Kocovski, N. L. (2001). Validating self-report measures of state and trait anxiety against a physiological measure. *Current Psychology*, 20(3), 207-215.
- Kaplan, H. S., Hooper, P. L., & Gurven, M. (2009). The evolutionary and ecological roots of human social organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3289-3299.
- Kaplan, H., & Gurven, M., (2005). The natural history of human food sharing and cooperation: a review and a new multi-individual approach to the negotiation of norms. *Moral sentiments and material interests: The foundations of cooperation in economic life*, 6, 75-113.
- Kenward, B., Hellmer, K., Winter, L. S., & Eriksson, M. (2015). Four-year-olds' strategic allocation of resources: Attempts to elicit reciprocation correlate negatively with spontaneous helping. *Cognition*, 136, 1-8.
- Kidd, D. C., & Castano, E. (2013). Reading literary fiction improves theory of mind. *Science*, 342(6156), 377-380.

- Kiers, E. T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J. A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C. R., Kowalchuk, G. A., Hart, M. M., Bago, A., Palmer, T. M., West, S. A., Vandenkoornhuyse, P., Jansa, J., & Bücking, H. (2011). Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333(6044), 880-882.
- Kiers, E. T., Rousseau, R. A., West, S. A., & Denison, R. F. (2003). Host sanctions and the legume-rhizobium mutualism. *Nature*, 425(6953), 78-81.
- King, A. J., Clark, F. E., & Cowlshaw, G. (2011). The dining etiquette of desert baboons: the roles of social bonds, kinship, and dominance in co-feeding networks. *American Journal of Primatology*, 73(8), 768-774.
- King, S. L., & Janik, V. M. (2013). Bottlenose dolphins can use learned vocal labels to address each other. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(32), 13216-13221.
- Knapska, E., Mikosz, M., Werka, T., & Maren, S. (2010). Social modulation of learning in rats. *Learning & memory*, 17(1), 35-42.
- Koenig, A. (1995). Group size, composition, and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 35(4), 311-317.
- Komeda, S., Yamagishi, S., & Fujioka, M. (1987). Cooperative breeding in azure-winged magpies, *Cyanopica cyana*, living in a region of heavy snowfall. *Condor*, 835-841.
- Koob, G. F. (1992). Neural mechanisms of drug reinforcement. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 654(1), 171-191.
- Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P. J., Fischbacher, U., & Fehr, E. (2005). Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, 435(7042), 673-676.
- Koski, S. E. (2011). How to measure animal personality and why does it matter? Integrating the psychological and biological approaches to animal personality. In: *From Genes to Animal Behavior* (Pp. 115-136). Springer Japan.
- Krams, I., & Krama, T. (2002). Interspecific reciprocity explains mobbing behaviour of the breeding chaffinches, *Fringilla coelebs*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1507), 2345-2350.

- Krams, I., Krama, T., Igaune, K., & Mänd, R. (2008). Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 599-605.
- Krebs, J. R., Davies, N. B., & Parr, J. (1993). *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications.
- Kring, A. M., & Gordon, A. H. (1998). Sex differences in emotion: expression, experience, and physiology. *Journal of personality and social psychology*, 74(3), 686-703.
- Kring, A. M., Smith, D. A., & Neale, J. M. (1994). Individual differences in dispositional expressiveness: development and validation of the Emotional Expressivity Scale. *Journal of personality and social psychology*, 66(5), 934.
- Krützen, M., Sherwin, W. B., Connor, R. C., Barré, L. M., van de Castele, T., Mann, J., & Brooks, R. (2003). Contrasting relatedness patterns in bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) with different alliance strategies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1514), 497-502.
- Kuczaj, S. A., Frick, E. E., Jones, B. L., Lea, J. S., Beecham, D., & Schnöller, F. (2015a). Underwater observations of dolphin reactions to a distressed conspecific. *Learning & behavior*, 43(3), 289-300.
- Kuczaj, S. A., Winship, K. A., & Eskelinen, H. C. (2015b). Can bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) cooperate when solving a novel task? *Animal cognition*, 18(2), 543-550.
- Kurzban, R., DeScioli, P., & O'Brien, E. (2007). Audience effects on moralistic punishment. *Evolution and Human behavior*, 28(2), 75-84.
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.
- Lakshminarayanan, V. R., & Santos, L. R. (2008). Capuchin monkeys are sensitive to others' welfare. *Current Biology*, 18(21), R999-R1000.
- Lalot, M., Nurock, V., & Bovet, D. (2015). L'éthique animale au croisement des perspectives de recherche entre éthologie et philosophie. *Histoire de la recherche contemporaine. La revue du Comité pour l'histoire du CNRS*, 4(1), 44-49.

- Lalot, M., Ung, D., Péron, F., d'Ettorre, P., & Bovet, D. (2016). You know what? I'm happy. Cognitive bias is not related to personality but is induced by pair-housing in canaries (*Serinus canaria*). *Behavioural processes*, 134, 70-77.
- Lambert, M. L., Massen, J. J., Seed, A. M., Bugnyar, T., & Slocombe, K. E. (2017). An 'unkindness' of ravens? Measuring prosocial preferences in *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 123, 383-393.
- Lamm, C., Batson, C. D., & Decety, J. (2007). The neural substrate of human empathy: effects of perspective-taking and cognitive appraisal. *Journal of cognitive neuroscience*, 19(1), 42-58.
- Lamm, C., Meltzoff, A. N., & Decety, J. (2010). How do we empathize with someone who is not like us? A functional magnetic resonance imaging study. *Journal of cognitive neuroscience*, 22(2), 362-376.
- Langergraber, K. E., Mitani, J. C., & Vigilant, L. (2007). The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(19), 7786-7790.
- Langford, D. J., Crager, S. E., Shehzad, Z., Smith, S. B., Sotocinal, S. G., Levenstadt, J. S., Chanda, M. L., Levitin, D. J., & Mogil, J. S. (2006). Social modulation of pain as evidence for empathy in mice. *Science*, 312(5782), 1967-1970.
- Latane, B. (1970). Field studies of altruistic compliance. *Representative Research in Social Psychology*, 1, 49-61.
- Lavery, J. J., & Foley, P. J. (1963). Altruism or Arousal in the Rat? *Science*, 140(3563), 172-173.
- Lee, P. C. (1987). Allomothering among African elephants. *Animal Behaviour*, 35(1), 278-291.
- Lehmann, H. D. (1979). Yawning: a homeostatic reflex and its psychological significance. *Bulletin of the Menninger Clinic*, 43, 123-136.
- Leimar, O., & Hammerstein, P. (2001). Evolution of cooperation through indirect reciprocity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1468), 745-753.

- Leimgruber, K. L., Shaw, A., Santos, L. R., & Olson, K. R. (2012). Young children are more generous when others are aware of their actions. *PLoS One*, 7(10), e48292.
- Leitner, S., Voigt, C., & Gahr, M. (2001). Seasonal changes in the song pattern of the non-domesticated island canary (*Serinus canaria*) a field study. *Behaviour*, 138(7), 885-904.
- Lever, J. (1976). Sex differences in the games children play. *Social problems*, 23(4), 478-487.
- Levine, D. K. (1998). Modeling altruism and spitefulness in experiments. *Review of economic dynamics*, 1(3), 593-622.
- Levine, M., Prosser, A., Evans, D., & Reicher, S. (2005). Identity and emergency intervention: How social group membership and inclusiveness of group boundaries shape helping behavior. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 31(4), 443-453.
- Loewenstein, G. F., Thompson, L., & Bazerman, M. H. (1989). Social utility and decision making in interpersonal contexts. *Journal of Personality and Social psychology*, 57(3), 426-441.
- Logan, C. J., Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2013). Rook, But Not Jackdaw, Post-Conflict Third-Party Affiliation Reduces Aggression for Aggressors. *Ethology*, 119(5), 427-435.
- Lukas, M., Toth, I., Reber, S. O., Slattery, D. A., Veenema, A. H., & Neumann, I. D. (2011). The neuropeptide oxytocin facilitates pro-social behavior and prevents social avoidance in rats and mice. *Neuropsychopharmacology*, 36(11), 2159.
- Maccoby, E. E., & Jacklin, C. N. (1978). *The psychology of sex differences* (Vol. 2). Stanford University Press.
- Mack, D., Auburn, P. N., & Knight, G. P. (1971). Sex role identification and behavior in a reiterated prisoner's dilemma game. *Psychonomic Science*, 24(6), 280-282.
- MacLean, P. D. (1985). Brain evolution relating to family, play, and the separation call. *Archives of General Psychiatry*, 42(4), 405-417.
- Maldonado-Chaparro, A., & Blumstein, D. T. (2008). Management implications of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) social behavior. *Biological Conservation*, 141(8), 1945-1952.

- Maner, J. K., Luce, C. L., Neuberg, S. L., Cialdini, R. B., Brown, S., & Sagarin, B. J. (2002). The effects of perspective taking on motivations for helping: Still no evidence for altruism. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 28(11), 1601-1610.
- Mann, J., & Smuts, B. B. (1998). Natal attraction: allomaternal care and mother–infant separations in wild bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 55(5), 1097-1113.
- Marlowe, F. W. (2009). Hadza cooperation. *Human Nature*, 20(4), 417-430.
- Marzluff, J. M., & Balda, R. P. (1992). *The pinyon jay: Behavioral ecology of a colonial and cooperative corvid*. A&C Black.
- Massen, J. J., & Gallup, A. C. (2017). Why contagious yawning does not (yet) equate to empathy. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 80, 573-585.
- Massen, J. J., Lambert, M., Schiestl, M., & Bugnyar, T. (2015b). Subadult ravens generally don't transfer valuable tokens to conspecifics when there is nothing to gain for themselves. *Frontiers in psychology*, 6.
- Massen, J. J., Luyten, I. J., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2011). Benefiting friends or dominants: prosocial choices mainly depend on rank position in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates*, 52(3), 237-247.
- Massen, J. J., Ritter, C., & Bugnyar, T. (2015a). Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Scientific reports*, 5.
- Massen, J. J., van Den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2010). Generous leaders and selfish underdogs: pro-sociality in despotic macaques. *PLoS One*, 5(3), e9734.
- Massen, J. J., van Den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. (2012). Inequity aversion in relation to effort and relationship quality in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 74(2), 145-156.
- Masserman, J. H., Wechkin, S., & Terris, W. (1964). "Altruistic" behavior in rhesus monkeys. *The American Journal of Psychiatry*, 121, 584-585.
- Mast, M. S., & Bischof, N. (1999). An experimental study of altruism in rank relationships. *Journal of Psychology*, 207, 1-34.

- Masure, R. H., & Allee, W. C. (1934). Flock organization of the shell parakeet *Melopsittacus undulatus* Shaw. *Ecology*, 15(4), 388-398.
- Matos, R. J., & McGregor, P. K. (2002). The effect of the sex of an audience on male-male displays of Siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Behaviour*, 139(9), 1211-1221.
- Maze-Foley, K., & Wursig, B. (2002). Patterns of social affiliation and group composition for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in San Luis Pass, Texas. *Gulf of Mexico Science*, 20(2), 122-134.
- McClure, E. B. (2000). A meta-analytic review of sex differences in facial expression processing and their development in infants, children, and adolescents. *Psychological Bulletin*, 126, 424-453.
- McDonald, P. G., Te Marvelde, L., Kazem, A. J., & Wright, J. (2008). Helping as a signal and the effect of a potential audience during provisioning visits in a cooperative bird. *Animal Behaviour*, 75(4), 1319-1330.
- Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science*, 311(5765), 1297-1300.
- Melis, A. P., Warneken, F., Jensen, K., Schneider, A. C., Call, J., & Tomasello, M. (2011). Chimpanzees help conspecifics obtain food and non-food items. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1710), 1405-1413.
- Mendres, K. A., & de Waal, F. B. (2000). Capuchins do cooperate: the advantage of an intuitive task. *Animal Behaviour*, 60(4), 523-529.
- Milinski, M., & Wedekind, C. (1998). Working memory constrains human cooperation in the Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(23), 13755-13758.
- Milinski, M., Pflüger, D., Külling, D., & Kettler, R. (1990). Do sticklebacks cooperate repeatedly in reciprocal pairs?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(1), 17-21.
- Milinski, M., Semmann, D., & Krambeck, H. J. (2002). Reputation helps solve the 'tragedy of the commons'. *Nature*, 415(6870), 424-426.

- Milinski, M., Semmann, D., Bakker, T. C., & Krambeck, H. J. (2001). Cooperation through indirect reciprocity: image scoring or standing strategy? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1484), 2495-2501.
- Miller, M. L., Gallup, A. C., Vogel, A. R., Vicario, S. M., & Clark, A. B. (2012). Evidence for contagious behaviors in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): an observational study of yawning and stretching. *Behavioural processes*, 89(3), 264-270.
- Miller, P. A., Bernzweig, J. A. N. E., Eisenberg, N. A. N. C. Y., & Fabes, R. A. (1991). The development and socialization of prosocial behavior. *Cooperation and prosocial behaviour*, 54-77.
- Mitani, J. C. (2006). Reciprocal exchange in chimpanzees and other primates. In: van Schaik, C. P. & Kappeler P. M. (Eds.), *Cooperation in primates and humans*. (pp. 107-119). Springer Berlin Heidelberg.
- Mitani, J. C. (2009). Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*, 77(3), 633-640.
- Mitani, J. C., & Watts, D. P. (2001). Why do chimpanzees hunt and share meat? *Animal Behaviour*, 61(5), 915-924.
- Mitani, J. C., Merriwether, D. A., & Zhang, C. (2000). Male affiliation, cooperation and kinship in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, 59(4), 885-893.
- Möller, L. M., Beheregaray, L. B., Harcourt, R. G., & Krützen, M. (2001). Alliance membership and kinship in wild male bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) of southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1479), 1941-1947.
- Moore, C. (2009). Fairness in children's resource allocation depends on the recipient. *Psychological Science*, 20(8), 944-948.
- Moore, J. (1984). The evolution of reciprocal sharing. *Ethology and Sociobiology*, 5(1), 5-14.
- Moore, J. (2000). Morality and the elephant. Prosocial behaviour, normativity and fluctuating allegiances. *Journal of Consciousness Studies*, 7, 52-55.

- Mui, R., Haselgrove, M., Pearce, J., & Heyes, C. (2008). Automatic imitation in budgerigars. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1651), 2547-2553.
- Müller, J. J. A., Massen, J. J. M., Bugnyar, T., & Osvath, M. (2017). Ravens remember the nature of a single reciprocal interaction sequence over 2 days and even after a month. *Animal Behaviour*, 128, 69-78.
- Murphy, W. J., Eizirik, E., O'brien, S. J., Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Teeling, E., Ryder, O. A., Stanhope, M. J., de Jong, W. W., & Springer, M. S. (2001). Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science*, 294(5550), 2348-2351.
- Nakahara, F., Komaba, M., Sato, R., Ikeda, H., Komaba, K., & Kawakubo, A. (2016). Spontaneous prosocial choice by captive bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Behavioural processes*, 135, 8-11.
- Nam, K. B., Simeoni, M., Sharp, S. P., & Hatchwell, B. J. (2010). Kinship affects investment by helpers in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1698), 3299-3306.
- Nicklisch, A. (2008). Inequity Aversion, Reciprocity, and Appropriateness in the Ultimatum-Revenge Game. *MPI Collective Goods Preprint*, 24.
- Nishida, T., & Hosaka, K. (1996). Coalition strategies among adult male chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. *Great ape societies*, 114-134.
- Nishida, T., & Turner, L. A. (1996). Food transfer between mother and infant chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *International journal of primatology*, 17(6), 947-968.
- Noë, R. (2006). Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, 71(1), 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), 1-11.

- Noë, R., & Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(8), 336-339.
- Noë, R., Schaik, C. P., & Hooff, J. A. (1991). The market effect: An explanation for pay-off asymmetries among collaborating animals. *Ethology*, 87(1-2), 97-118.
- Norscia, I., Demuru, E., & Palagi, E. (2016). She more than he: gender bias supports the empathic nature of yawn contagion in *Homo sapiens*. *Open Science*, 3(2), 150459.
- Nowak, M. A., & Sigmund, K. (1998). The dynamics of indirect reciprocity. *Journal of theoretical biology*, 194(4), 561-574.
- Nowak, M. A., & Sigmund, K. (2005). Evolution of indirect reciprocity. *Nature*, 437(7063), 1291-1298.
- Nowbahari, E., Scohier, A., Durand, J. L., & Hollis, K. L. (2009). Ants, *Cataglyphis cursor*, use precisely directed rescue behavior to free entrapped relatives. *PLoS One*, 4(8), e6573.
- Nurock, V. (2008). Les animaux sont-ils des êtres humains sympathiques? *Revue du MAUSS*, 1(31), 397-410.
- Oberliessen, L., Hernandez-Lallement, J., Schäble, S., van Wingerden, M., Seinstra, M., & Kalenscher, T. (2016). Inequity aversion in rats, *Rattus norvegicus*. *Animal Behaviour*, 115, 157-166.
- Ohtsuki, H., & Iwasa, Y. (2006). The leading eight: social norms that can maintain cooperation by indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology*, 239(4), 435-444.
- Olendorf, R., Getty, T., & Scribner, K. (2004). Cooperative nest defence in red-winged blackbirds: reciprocal altruism, kinship or by-product mutualism? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1535), 177-182.
- Olmstead, M. C., & Kuhlmeier, V. A. (2015). *Comparative cognition*. Cambridge University Press.
- Olson, K. R., & Spelke, E. S. (2008). Foundations of cooperation in young children. *Cognition*, 108(1), 222-231.

- Orbell, J., Dawes, R., & Schwartz-Shea, P. (1994). Trust, social categories, and individuals: The case of gender. *Motivation and Emotion*, 18(2), 109-128.
- Ostojić, L., Legg, E. W., Shaw, R. C., Cheke, L. G., Mendl, M., & Clayton, N. S. (2014). Can male Eurasian jays disengage from their own current desire to feed the female what she wants?. *Biology letters*, 10(3), 20140042.
- Ostojić, L., Shaw, R. C., Cheke, L. G., & Clayton, N. S. (2013). Evidence suggesting that desire-state attribution may govern food sharing in Eurasian jays. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(10), 4123-4128.
- Oviatt, D. P. 2005. Social facilitation and motor performance: a meta-analysis. Thesis submitted to the Faculty of the Graduate School of the University of Maryland.
- Owens, D. D., & Owens, M. J. (1984). Helping behaviour in brown hyenas. *Nature*, 308(5962), 843-845.
- Pack, A. A., & Herman, L. M. (2004). Bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) comprehend the referent of both static and dynamic human gazing and pointing in an object-choice task. *Journal of Comparative Psychology*, 118(2), 160-171.
- Pack, A. A., & Herman, L. M. (2007). The dolphin's (*Tursiops truncatus*) understanding of human gazing and pointing: Knowing what and where. *Journal of Comparative Psychology*, 121(1), 34-35.
- Palagi, E., Leone, A., Mancini, G., & Ferrari, P. F. (2009). Contagious yawning in gelada baboons as a possible expression of empathy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(46), 19262-19267.
- Palagi, E., Paoli, T., & Tarli, S. B. (2004). Reconciliation and consolation in captive bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Primatology*, 62(1), 15-30.
- Panksepp, J. (1998). *Affective neuroscience: The foundations of human and animal emotions*. Oxford university press.
- Panksepp, J. B., & Lahvis, G. P. (2011). Rodent empathy and affective neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35(9), 1864-1875.

- Paperman, P., & Laugier-Rabaté, S. (2005). Le souci des autres (Ethique et politique du Care). *Raisons pratiques*(Paris).
- Payne, K. (1998). *Silent thunder: in the presence of elephants*. New York: Penguin.
- Peake, T. M., Terry, A. M. R., McGregor, P. K., & Dabelsteen, T. (2001). Male great tits eavesdrop on simulated male-to-male vocal interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1472), 1183-1187.
- Pelé, M., Dufour, V., Thierry, B., & Call, J. (2009). Token transfers among great apes (Gorilla gorilla, Pongo pygmaeus, Pan paniscus, and Pan troglodytes): species differences, gestural requests, and reciprocal exchange. *Journal of Comparative Psychology*, 123(4), 375-384.
- Penner, L. A., Dovidio, J. F., Piliavin, J. A., & Schroeder, D. A. (2005). Prosocial behavior: Multilevel perspectives. *Annual Review of Psychology*, 56, 365-392.
- Péron, F., John, M., Sapowicz, S., Bovet, D., & Pepperberg, I. M. (2013). A study of sharing and reciprocity in grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal cognition*, 16(2), 197-210.
- Péron, F., Rat-Fischer, L., Lalot, M., Nagle, L., & Bovet, D. (2011). Cooperative problem solving in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal cognition*, 14(4), 545-553.
- Péron, F., Thornberg, L., Gross, B., Gray, S., & Pepperberg, I. M. (2014). Human–Grey parrot (*Psittacus erithacus*) reciprocity: a follow-up study. *Animal cognition*, 17(4), 937-944.
- Pfeiffer, T., Rutte, C., Killingback, T., Taborsky, M., & Bonhoeffer, S. (2005). Evolution of cooperation by generalized reciprocity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1568), 1115-1120.
- Phan, K. L., Sripada, C. S., Angstadt, M., & McCabe, K. (2010). Reputation for reciprocity engages the brain reward center. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(29), 13099-13104.
- Piallini, G., De Palo, F., & Simonelli, A. (2015). Parental brain: cerebral areas activated by infant cries and faces. A comparison between different populations of parents and not. *Frontiers in psychology*, 6.

- Pinker, S. (2011). *The better angels of our nature: The decline of violence in history and its causes*. Penguin UK.
- Pinto, A., Oates, J., Grutter, A., & Bshary, R. (2011). Cleaner wrasses *Labroides dimidiatus* are more cooperative in the presence of an audience. *Current Biology*, 21(13), 1140-1144.
- Platek, S. M., Critton, S. R., Myers, T. E., & Gallup, G. G. (2003). Contagious yawning: the role of self-awareness and mental state attribution. *Cognitive Brain Research*, 17(2), 223-227.
- Platek, S. M., Mohamed, F. B., & Gallup, G. G. (2005). Contagious yawning and the brain. *Cognitive brain research*, 23(2), 448-452.
- Plotnik, J. M., Lair, R., Suphachoksahakun, W., & de Waal, F. B. (2011). Elephants know when they need a helping trunk in a cooperative task. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(12), 5116-5121.
- Poole, J. (1996). *Coming of age with elephants: A memoir*. New York: Hyperion.
- Poteaux, C., Busquet, N., Gouat, P., Katona, K., & Baudoin, C. (2008). Socio-genetic structure of mound-building mice, *Mus spicilegus*, in autumn and early spring. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(4), 689-699.
- Preston, S. D., & de Waal, F. B. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and brain sciences*, 25(1), 1-20.
- Preuschoft, S., & van Schaik, C. P. (2000). Dominance and communication: conflict management in various social settings. In: Aureli, F., & F. B. M. de Waal, F. B. M. (Eds.), *Natural Conflict Resolution*. (pp. 77-105). Berkeley: University of California Press.
- Rachlin, H., & Jones, B. A. (2008). Social discounting and delay discounting. *Journal of Behavioral Decision Making*, 21(1), 29-43.
- Rachlin, H., & Jones, B. A. (2009). Altruism among relatives and non-relatives. *Behavioural Processes*, 79(2), 120-123.
- Raihani, N. J., & McAuliffe, K. (2012). Human punishment is motivated by inequity aversion, not a desire for reciprocity. *Biology letters*, 8(5), 802-804.

- Raihani, N. J., Thornton, A., & Bshary, R. (2012). Punishment and cooperation in nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(5), 288-295.
- Raleigh, M. J., McGuire, M. T., Brammer, G. L., Pollack, D. B., & Yuwiler, A. (1991). Serotonergic mechanisms promote dominance acquisition in adult male vervet monkeys. *Brain research*, 559(2), 181-190.
- Randall, J. A., Hekkala, E. R., Cooper, L. D., & Barfield, J. (2002). Familiarity and flexible mating strategies of a solitary rodent, *Dipodomys ingens*. *Animal Behaviour*, 64(1), 11-21.
- Range, F., Bugnyar, T., Schölgl, C., & Kotrschal, K. (2006). Individual and sex differences in learning abilities of ravens. *Behavioural Processes*, 73(1), 100-106.
- Rapoport, A., & Chammah, A. M. (1965). Sex differences in factors contributing to the level of cooperation in the prisoner's dilemma game. *Journal of personality and social psychology*, 2(6), 831.
- Ratnieks, F. L., & Wenseleers, T. (2008). Altruism in insect societies and beyond: voluntary or enforced?. *Trends in ecology & evolution*, 23(1), 45-52.
- Reiss, D., & Marino, L. (2001). Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5937-5942.
- Reynolds III, J. E., & Wells, R. S. (2003). *Dolphins, whales, and manatees of Florida*. University Press of Florida.
- Reynolds III, J., Wells, R., & Eide, S. (2000). *The Bottlenosed Dolphin*. Gainesville, FL: University Press of Florida.
- Richerson, P. J., & Boyd, R. (2005). *Not by genes alone*. University of Chicago Press, Chicago.
- Riem, M. M., van IJendoorn, M. H., De Carli, P., Vingerhoets, A. J., & Bakermans-Kranenburg, M. J. (2016). As tears go by: Baby tears trigger more brain activity than adult tears in nulliparous women. *Social neuroscience*, 1-4.
- Rilling, J. K., Gutman, D. A., Zeh, T. R., Pagnoni, G., Berns, G. S., & Kilts, C. D. (2002). A neural basis for social cooperation. *Neuron*, 35(2), 395-405.

- Rilling, J. K., Sanfey, A. G., Aronson, J. A., Nystrom, L. E., & Cohen, J. D. (2004). The neural correlates of theory of mind within interpersonal interactions. *Neuroimage*, 22(4), 1694-1703.
- Roberts, G. (1998). Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1394), 427-431.
- Romero, T., Castellanos, M. A., & de Waal, F. B. (2010). Consolation as possible expression of sympathetic concern among chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(27), 12110-12115.
- Ruiz-Gomez, M. d. L., Huntingford, F. A., Øverli, Ø., Thörnqvist, P. O., & Höglund, E. (2011). Response to environmental change in rainbow trout selected for divergent stress coping styles. *Physiology & behavior*, 102(3), 317-322.
- Russell, A. F., & Hatchwell, B. J. (2001). Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1481), 2169-2174.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2007). Generalized reciprocity in rats. *PLoS Biology*, 5(7), e196.
- Rutte, C., & Taborsky, M. (2008). The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 499-505.
- Sabbatini, G., Vizioli, A. D. B., Visalberghi, E., & Schino, G. (2012). Food transfers in capuchin monkeys: an experiment on partner choice. *Biology Letters*, 8(5), 757-759.
- Sachser, N. (1998). Of domestic and wild guinea pigs: studies in sociophysiology, domestication, and social evolution. *Naturwissenschaften*, 85(7), 307-317.
- Sagi, A., & Hoffman, M. L. (1976). Empathic distress in the newborn. *Developmental Psychology*, 12(2), 175.
- Salas, V. (1999). *Social organisation of capybaras in the Venezuelan Llanos*. Doctoral dissertation, University of Cambridge.

- Sapolsky, R. M., & Share, L. J. (2004). A pacific culture among wild baboons: its emergence and transmission. *PLoS biology*, 2(4), e106.
- Sato, N., Tan, L., Tate, K., & Okada, M. (2015). Rats demonstrate helping behavior toward a soaked conspecific. *Animal cognition*, 18(5), 1039-1047.
- Schaub, H. (1996). Testing kin altruism in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in a food-sharing experiment. *International journal of primatology*, 17(3), 445-467.
- Scheiber, I. B., Weiß, B. M., Frigerio, D., & Kotrschal, K. (2005). Active and passive social support in families of greylag geese (*Anser anser*). *Behaviour*, 142(11-12), 1535-1557.
- Scheid, C., & Noë, R. (2010). The performance of rooks in a cooperative task depends on their temperament. *Animal Cognition*, 13(3), 545-553.
- Scheid, C., Schmidt, J., & Noë, R. (2008). Distinct patterns of food offering and co-feeding in rooks. *Animal Behaviour*, 76(5), 1701-1707.
- Schino, G. (2007). Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, 18(1), 115-120.
- Schino, G., & Aureli, F. (2010). The relative roles of kinship and reciprocity in explaining primate altruism. *Ecology Letters*, 13(1), 45-50.
- Schino, G., di Sorrentino, E. P., & Tiddi, B. (2007). Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): partner choice and the time frame reciprocation. *Journal of Comparative Psychology*, 121(2), 181.
- Schneeberger, K., Dietz, M., & Taborsky, M. (2012). Reciprocal cooperation between unrelated rats depends on cost to donor and benefit to recipient. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 1.
- Schradin, C., Lindholm, A. K., Johannesen, J. E. S., Schoepf, I., Yuen, C. H., Koenig, B., & Pillay, N. (2012). Social flexibility and social evolution in mammals: a case study of the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Molecular Ecology*, 21(3), 541-553.
- Schulte-Rüther, M., Markowitsch, H. J., Shah, N. J., Fink, G. R., & Piefke, M. (2008). Gender differences in brain networks supporting empathy. *Neuroimage*, 42(1), 393-403.

- Schwab, C., Swoboda, R., Kotrschal, K., & Bugnyar, T. (2012). Recipients affect prosocial and altruistic choices in jackdaws, *Corvus monedula*. *PLoS One*, 7(4), e34922.
- Schwartz, G. E., Brown, S. L., & Ahern, G. L. (1980). Facial muscle patterning and subjective experience during affective imagery: Sex differences. *Psychophysiology*, 17(1), 75-82.
- Schwieren, C., & Sutter, M. (2008). Trust in cooperation or ability? An experimental study on gender differences. *Economics Letters*, 99(3), 494-497.
- Schwing, R., Jocteur, E., Wein, A., Noë, R., & Massen, J. J. (2016). Kea cooperate better with sharing affiliates. *Animal cognition*, 19(6), 1093-1102.
- Seed, A. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2008). Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1641), 1421-1429.
- Selten, R., & Ockenfels, A. (1998). An experimental solidarity game. *Journal of economic behavior & organization*, 34(4), 517-539.
- Semmann, D., Krambeck, H. J., & Milinski, M. (2005). Reputation is valuable within and outside one's own social group. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(6), 611-616.
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of theoretical Biology*, 65(4), 671-698.
- Shamay-Tsoory, S. G. (2011). The neural bases for empathy. *The Neuroscientist*, 17(1), 18-24.
- Sharp, S. P., McGowan, A., Wood, M. J., & Hatchwell, B. J. (2005). Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature*, 434(7037), 1127.
- Sharp, S. P., Simeoni, M., McGowan, A., Nam, K. B., & Hatchwell, B. J. (2011). Patterns of recruitment, relatedness and cooperative breeding in two populations of long-tailed tits. *Animal behaviour*, 81(4), 843-849.
- Sibley, S. A., Senn, S. K., & Epanchin, A. (1968). Race and sex of adolescents and cooperation in a mixed-motive game. *Psychonomic Science*, 13(2), 123-124.
- Siebenaler, J. B., & Caldwell, D. K. (1956). Cooperation among adult dolphins. *Journal of Mammalogy*, 37(1), 126-128.

- Sih, A., & Watters, J. V. (2005). The mix matters: behavioural types and group dynamics in water striders. *Behaviour*, 142(9-10), 1417-1431.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *The quarterly review of biology*, 79(3), 241-277.
- Silk, J. B. (1982). Altruism among female *Macaca radiata*: explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation. *Behaviour*, 79(2), 162-188.
- Silk, J. B. (1992). The patterning of intervention among male bonnet macaques: reciprocity, revenge, and loyalty. *Current Anthropology*, 33(3), 318-325.
- Silk, J. B. (2007). Empathy, sympathy, and prosocial preferences in primates. In: Dunbar, R. I. M., & Barrett, L. (Eds.), *Oxford handbook of evolutionary psychology*. (pp. 115-126). Oxford: Oxford University Press.
- Silk, J. B., & House, B. R. (2011). Evolutionary foundations of human prosocial sentiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 10910-10917.
- Silk, J. B., Brosnan, S. F., Vonk, J., Henrich, J., Povinelli, D. J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Mascaró, J., & Schapiro, S. J. (2005). Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members. *Nature*, 437(7063), 1357-1359.
- Silva, K., Bessa, J., & de Sousa, L. (2012). Auditory contagious yawning in domestic dogs (*Canis familiaris*): first evidence for social modulation. *Animal cognition*, 15(4), 721-724.
- Simner, M. L. (1971). Newborn's response to the cry of another infant. *Developmental psychology*, 5(1), 136.
- Singer, T., Seymour, B., O'doherty, J. P., Stephan, K. E., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2006). Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others. *Nature*, 439(7075), 466-469.
- Singer, T., Seymour, B., O'doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2004). Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. *Science*, 303(5661), 1157-1162.

- Slocombe, K. E., Kaller, T., Turman, L., Townsend, S. W., Papworth, S., Squibbs, P., & Zuberbühler, K. (2010). Production of food-associated calls in wild male chimpanzees is dependent on the composition of the audience. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(12), 1959-1966.
- Smith, E. A., & Bliege Bird, R. L. (2005). Costly signaling and cooperative behavior. In: Gintis, H., Bowles, S., Boyd, R., & Fehr, E. (Eds), *Moral sentiments and material interests: the foundations of cooperation in economic life*. (pp. 115-148). Cambridge, MA: MIT Press.
- Snijders, C., & Keren, G. (2001). Do you trust? Whom do you trust? When do you trust? *Advances in Group Processes*, 18, 129-160.
- Snowdon, C. T. (2001). Social processes in communication and cognition in callitrichid monkeys: a review. *Animal Cognition*, 4(3-4), 247-257.
- Snowdon, C. T., & Cronin, K. A. (2007). Cooperative breeders do cooperate. *Behavioural Processes*, 76(2), 138.
- Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2007). Growing up cooperatively: family processes and infant care in marmosets and tamarins. *Journal of Developmental Processes*, 2(1), 40-66.
- Sober, E., & Wilson, D. S. (1999). *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior* (No. 218). Cambridge: Harvard University Press. Pp. 237-240.
- Solnick, S. J. (2001). Gender differences in the ultimatum game. *Economic Inquiry*, 39(2), 189-200.
- Spielberger, C. D. (2006). Cross-cultural assessment of emotional states and personality traits. *European Psychologist*, 11(4), 297-303.
- Spreng, R. N. (2013). Examining the role of memory in social cognition. *Frontiers in psychology*, 4, 437.
- Stanton, M. A., Gibson, Q. A., & Mann, J. (2011). When mum's away: a study of mother and calf ego networks during separations in wild bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*). *Animal Behaviour*, 82(2), 405-412.

- Stavrova, O., & Ehlebracht, D. (2015). A Longitudinal Analysis of Romantic Relationship Formation, The Effect of Prosocial Behavior. *Social Psychological and Personality Science*, 6(5), 521-527.
- Stephens, D. W., Anderson, J. P., & Benson, K. E. (1997). On the spurious occurrence of Tit for Tat in pairs of predator-approaching fish. *Animal Behaviour*, 53(1), 113-131.
- Stevens, J. R. (2010). Donor payoffs and other-regarding preferences in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Animal cognition*, 13(4), 663-670.
- Stevens, J. R., & Gilby, I. C. (2004). A conceptual framework for nonkin food sharing: timing and currency of benefits. *Animal Behaviour*, 67(4), 603-614.
- Stevens, J. R., & Hauser, M. D. (2004). Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in cognitive sciences*, 8(2), 60-65.
- Stevens, J. R., & Stephens, D. W. (2002). Food sharing: a model of manipulation by harassment. *Behavioral Ecology*, 13(3), 393-400.
- Stevens, J. R., Cushman, F. A., & Hauser, M. D. (2005). Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 499-518.
- Stevens, J. R., Cushman, F. A., & Hauser, M. D. (2005). Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 499-518.
- Stürmer, S., Snyder, M., Kropp, A., & Siem, B. (2006). Empathy-motivated helping: The moderating role of group membership. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 32(7), 943-956.
- Suchak, M., Eppley, T. M., Campbell, M. W., & de Waal, F. B. (2014). Ape duos and trios: spontaneous cooperation with free partner choice in chimpanzees. *PeerJ*, 2, e417.
- Svartberg, K. (2002). Shyness–boldness predicts performance in working dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, 79(2), 157-174.
- Swain, J. E. (2008). Baby stimuli and the parent brain: functional neuroimaging of the neural substrates of parent-infant attachment. *Psychiatry (Edgmont)*, 5(8), 28-36.

- Swenson, J. E. (2003). Implications of sexually selected infanticide for the hunting of large carnivores. In: Festa-Bianchet, M., Apollonio, M. (Eds.), *Animal Behavior and Wildlife Conservation*. (pp. 171-189). Island Press, Washington, DC.
- Takimoto, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2010). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) are sensitive to others' reward: an experimental analysis of food-choice for conspecifics. *Animal cognition*, 13(2), 249-261.
- Talbot, C. F., Freeman, H. D., Williams, L. E., & Brosnan, S. F. (2011). Squirrel monkeys' response to inequitable outcomes indicates a behavioural convergence within the primates. *Biology letters*, 7, 680–682.
- Tan, J., & Hare, B. (2013). Bonobos share with strangers. *PLoS One*, 8(1), e51922.
- Tebbich, S., Taborsky, M., & Winkler, H. (1996). Social manipulation causes cooperation in keas. *Animal Behaviour*, 52(1), 1-10.
- Tedeschi, J. T., Hiester, D. S., & Gahagan, J. P. (1969). Trust and the prisoner's dilemma game. *The Journal of Social Psychology*, 79(1), 43-50.
- Tennie, C., Frith, U., & Frith, C. D. (2010). Reputation management in the age of the world-wide web. *Trends in cognitive sciences*, 14(11), 482-488.
- Terril, L. A., & Clemons, D. J. (1998). *The Laboratory Guinea Pig*. Boca Raton, Florida: CRC Press LLC.
- Thöni, C., & Gächter, S. (2007). *Understanding social interaction effects in the workplace: An experimental approach*. Technical report.
- Townsend, S. W., & Zuberbuhler, K. (2009). Audience effects in chimpanzee copulation calls. *Communicative & integrative biology*, 2(3), 282-284.
- Toxopeus, I. B., Sterck, E. H., van Hooff, J. A., Spruijt, B. M., & Heeren, T. J. (2005). Effects of trait anxiety on performance of socially housed monkeys in a learning test. *Behaviour*, 142(9-10), 1269-1287.
- Trillmich, F. (1976). Spatial Proximity and Mate-specific Behaviour in a Flock of Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*; Aves, Psittacidae). *Ethology*, 41(3), 307-331.

- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly review of biology*, 46, 35-57.
- Tsai, Y. J. J., & Mann, J. (2013). Dispersal, philopatry, and the role of fission-fusion dynamics in bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 29(2), 261-279.
- Tyler, T. R., & Blader, S. L. (2000). *Cooperation in groups: Procedural justice, social identity, and behavioral engagement*. Psychology Press.
- Ueno, A., & Matsuzawa, T. (2004). Food transfer between chimpanzee mothers and their infants. *Primates*, 45(4), 231-239.
- Ung, D. (2014). " Big brother is watching you": influence de l'information publique, du statut social et des profils comportementaux sur les comportements reproducteurs chez le canari domestique *Serinus canaria* (Doctoral dissertation, Paris 10).
- Ung, D., Amy, M., & Leboucher, G. (2011). Heaven it's my wife! Male canaries conceal extra-pair courtships but increase aggressions when their mate watches. *PloS one*, 6(8), e22686.
- Uvnäs-Moberg, K. (1998). Oxytocin may mediate the benefits of positive social interaction and emotions. *Psychoneuroendocrinology*, 23(8), 819-835.
- Vallet, E., & Kreutzer, M. (1995). Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, 49(6), 1603-1610.
- van Horik, J. O., Langley, E. J., Whiteside, M. A., & Madden, J. R. (2016). Differential participation in cognitive tests is driven by personality, sex, body condition and experience. *Behavioural processes*, 134, 22-30.
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1987). Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 35(2), 577-589.
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, 40(1), 105-130.

- van Schaik, C. P., & Burkart, J. M. (2010). Mind the gap: cooperative breeding and the evolution of our unique features. In: Kappeler, P. M., & Silk, J. B. (Eds.), *Mind the Gap*. (pp. 477-496). Springer Berlin Heidelberg.
- van Wolkenten, M., Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. (2007). Inequity responses of monkeys modified by effort. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(47), 18854-18859.
- Vanderlip, S. L. (2003). *The Guinea Pig Handbook*. China: Barron's Education Series, Inc.
- Vasconcelos, M., Hollis, K., Nowbahari, E., & Kacelnik, A. (2012). Pro-sociality without empathy. *Biology letters*, rsbl20120554.
- Vogel, E. R., & Fuentes-Jiménez, A. (2006). Rescue behavior in white-faced capuchin monkeys during an intergroup attack: support for the infanticide avoidance hypothesis. *American journal of primatology*, 68(10), 1012-1016.
- Voigt, C., & Leitner, S. (1998). Breeding biology of the island canary *Serinus canaria* on the Desertas island, Ilhéu Chao. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, 50, 117-124.
- Voigt, C., Leitner, S., & Gahr, M. (2003). Mate fidelity in a population of Island Canaries (*Serinus canaria*) in the Madeiran Archipelago. *Journal für Ornithologie*, 144(1), 86-92.
- von Bayern, A. M., de Kort, S. R., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2007). The role of food-and object-sharing in the development of social bonds in juvenile jackdaws (*Corvus monedula*). *Behaviour*, 144(6), 711-733.
- Vonk, J., Brosnan, S. F., Silk, J. B., Henrich, J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Povinelli, D. J. (2008). Chimpanzees do not take advantage of very low cost opportunities to deliver food to unrelated group members. *Animal Behaviour*, 75(5), 1757-1770.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2006). Altruistic helping in human infants and young chimpanzees. *Science*, 311(5765), 1301-1303.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2009). The roots of human altruism. *British Journal of Psychology*, 100(3), 455-471.

- Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. (2007). Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biology*, 5(7), 1414-1420.
- Wascher, C. A., & Bugnyar, T. (2013). Behavioral responses to inequity in reward distribution and working effort in crows and ravens. *PLoS One*, 8(2), e56885.
- Waser, M. S., & Marler, P. (1977). Song learning in canaries. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91(1), 1.
- Washabaugh, K. F., Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2002). Variations in care for cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Animal Behaviour*, 63(6), 1163-1174.
- Watts, D. P. (2002). Reciprocity and interchange in the social relationships of wild male chimpanzees. *Behaviour*, 139(2), 343-370.
- Wedekind, C., & Milinski, M. (2000). Cooperation through image scoring in humans. *Science*, 288(5467), 850-852.
- Weinstein, T. A., & Capitanio, J. P. (2008). Individual differences in infant temperament predict social relationships of yearling rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*, 76(2), 455-465.
- Wells, R. S., Scott, M. D., & Irvine, A. B. (1987). The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. In: Genoways, H. (Ed.), *Current mammalogy*. (pp. 247-305). Springer US.
- Wentzel, K. R. (1991). Relations between social competence and academic achievement in early adolescence. *Child development*, 62(5), 1066-1078.
- Werdenich, D., & Huber, L. (2002). Social factors determine cooperation in marmosets. *Animal Behaviour*, 64(5), 771-781.
- West, S. A., Griffin, A. S., & Gardner, A. (2007). Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology*, 17(16), R661-R672.
- White, N. M., & Hiroi, N. (1998). Preferential localization of self-stimulation sites in striosomes/patches in the rat striatum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(11), 6486-6491.

- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308(5955), 181-184.
- Wilkinson, G. S. (1985). The social organization of the common vampire bat I and II. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(2), 111-134.
- Wilkinson, G. S. (1986). Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 34(6), 1880-1889.
- Wilkinson, G. S. (1988). Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethology and Sociobiology*, 9(2-4), 85-100.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wobber, V., Wrangham, R., & Hare, B. (2010). Bonobos exhibit delayed development of social behavior and cognition relative to chimpanzees. *Current Biology*, 20(3), 226-230.
- Wolff, J. O., & Sherman, P. W. (Eds.). (2008). *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*. University of Chicago Press.
- Wyndham, E. (1980). Diurnal cycle, behaviour and social organization of the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Emu*, 80(1), 25-33.
- Yamamoto, S., & Takimoto, A. (2012). Empathy and fairness: Psychological mechanisms for eliciting and maintaining prosociality and cooperation in primates. *Social Justice Research*, 25(3), 233-255.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2009a). How did altruism and reciprocity evolve in humans? Perspectives from experiments on chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Interaction Studies*, 10(2), 150-182.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2009b). Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) spontaneously take turns in a reciprocal cooperation task? *Journal of Comparative Psychology*, 123(3), 242-249.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2010). The influence of kin relationship and reciprocal context on chimpanzees' other-regarding preferences. *Animal Behaviour*, 79(3), 595-602.

- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2009). Chimpanzees help each other upon request. *PLoS One*, 4(10), e7416.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2012). Chimpanzees' flexible targeted helping based on an understanding of conspecifics' goals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(9), 3588-3592.
- Yu, Y. Q., Barry, D. M., Hao, Y., Liu, X. T., & Chen, Z. F. (2017). Molecular and neural basis of contagious itch behavior in mice. *Science*, 355(6329), 1072-1076.
- Yuri, T., Kimball, R. T., Harshman, J., Bowie, R. C., Braun, M. J., Chojnowski, J. L., ... & Reddy, S. (2013). Parsimony and model-based analyses of indels in avian nuclear genes reveal congruent and incongruent phylogenetic signals. *Biology*, 2(1), 419-444.
- Zahavi, A. (2004). The details of food-sharing interactions - their cost in social prestige. *Behavioral and Brain Sciences*, 27(04), 570-571.
- Zahavi, A. 1977. Reliability in communication systems and the evolution of altruism. In: Stonehouse, B., & Perrins, C. (Eds.), *Evolutionary Ecology*, (pp. 253-259). London: Macmillan Press.
- Zahn-Waxler, C., Radke-Yarrow, M., Wagner, E., & Chapman, M. (1992). Development of concern for others. *Developmental psychology*, 28(1), 126-136.
- Zajonc, R. B. (1965). *Social facilitation*. Research Center for Group Dynamics, Institute for Social Research, University of Michigan.
- Zak, P. J., Kurzban, R., & Matzner, W. T. (2005). Oxytocin is associated with human trustworthiness. *Hormones and behavior*, 48(5), 522-527.
- Zentall, T. R., & Levine, J. M. (1972). Observational learning and social facilitation in the rat. *Science*, 178(4066), 1220-1221.
- Zhang, Y., & Epley, N. (2009). Self-centered social exchange: differential use of costs versus benefits in prosocial reciprocity. *Journal of personality and social psychology*, 97(5), 796-810.
- Zöttl, M., Heg, D., Chervet, N., & Taborsky, M. (2013). Kinship reduces alloparental care in cooperative cichlids where helpers pay-to-stay. *Nature communications*, 4, 1341.

ANNEXES

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Rapport d'Activités

Liste des travaux réalisés durant ce Doctorat

Annexe 2 : Articles publiés

ANNEXE 1 : RAPPORT D'ACTIVITES

Liste des travaux réalisés durant ce Doctorat

PUBLICATIONS DANS DES REVUES A COMITE DE LECTURE :

- Péron, F., Rat-Fischer, L., **Lalot, M.**, Nagle, L., & Bovet, D. (2011). Cooperative problem solving in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal Cognition*, 14(4), 545-553. DOI: [10.1007/s10071-011-0389-2](https://doi.org/10.1007/s10071-011-0389-2)
- Lalot, M.**, Nurock, V., & Bovet, D. (2015). L'éthique animale au croisement des perspectives de recherche entre éthologie et philosophie. *Histoire de la recherche contemporaine. La revue du Comité pour l'histoire du CNRS*, 4(1), 44-49. DOI: [10.4000/hrc.953](https://doi.org/10.4000/hrc.953)
- Lalot, M.**, Ung, D., Péron, F., d'Ettorre, P., & Bovet, D. (2016). You know what? I'm happy. Cognitive bias is not related to personality but is induced by pair-housing in canaries (*Serinus canaria*). *Behavioural Processes*, 134, 70-77. DOI: [10.1016/j.beproc.2016.09.012](https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.09.012)
- Lalot, M.**, Bourgeois, A., Saint Jalme, M., & Bovet, D. (*submitted*). Family first! Influence of parental investment in Guinea pigs (*Cavia porcellus*) prosocial choices.
- Lalot, M.**, Liévin-Bazin, A., Bourgeois, A., Saint Jalme, M., & Bovet, D. (*under review*). Prosocial and selfish strategies in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in a non-reproductive context.
- Lalot, M.**, Delfour, F., Mercera, B., & Bovet, D. (*in prep*). Influence of sex, cognition and audience effect on bottlenose dolphins' (*Tursiops truncatus*) prosocial and reciprocal strategies.
- Lalot, M.**, & Bovet, D. (*in prep*). Parental expertise and personality impact prosociality and reciprocity in domestic canaries (*Serinus canaria*).
- Lalot, M.**, & Bovet, D. (*in prep*). Prosocial strategies in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) in a non-reproductive context.

COMMUNICATIONS ORALES :

- Péron, F., **Lalot, M.**, Nagle, L. & Bovet, D. Do African Grey parrots (*Psittacus erithacus*) show prosocial behaviour? 1st Transfer-of-knowledge conference of CompCog – Social genes, social brain and social minds. Budapest, HONGRIE. 13-16/05/2009.
- Péron, F., Rat-Fischer, L., **Lalot, M.**, Simon, J., Duhautois, S., Maître, P., Heidocker, F., Nagle, L. & Bovet, D. Cooperation in African grey parrots: dealing with the apparatus and the partner. INCORE conference – Cooperation: An Interdisciplinary Dialogue. Budapest, HONGRIE. 17-18/09/2010.
- Lalot, M.**, d'Ettorre, P. & Bovet, D. Cognitive bias in canaries (*Serinus canaria*) according to environmental context and behavioural type. LECC–LEEC Meeting. Nanterre, FRANCE. 02/02/2011.
- Lalot, M.** & Bovet, D. Utilisation de biais cognitifs pour évaluer l'optimisme de canaris (*Serinus canaria*) en fonction du contexte social et du tempérament. Journées de la Recherche. Nanterre, FRANCE. 24-25/03/2011.
- Colléony, A., **Lalot, M.**, Liévin-Bazin, A., Dollion, N., Malassis, R., Péron, F. & Bovet, D. Could African grey parrots (*Psittacus erithacus*) be prosocial to maintain cooperation in a token exchange task? Ecology & Behaviour Meeting. Rennes, FRANCE. 2-6/05/2011.
- Lalot, M.** & Bovet, D. Perception attribution in canaries (*Serinus canaria*) and budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). LECC Symposium. Nanterre, FRANCE. 14/09/2011.
- Lalot, M.**, Demangeon, F., Rolland, C., Scotto di Covella, L., Jeannin, S., d'Ettorre, P. & Bovet, D. Modulation of decision-making by affective state in domestic canaries (*Serinus canaria*). International Workshop & Franco-German Symposium. Nanterre, FRANCE. 4-5/10/2011.
- Lalot, M.**, Prager, N., d'Ettorre, P. & Bovet, D. Decision-making under ambiguity in domestic canaries (*Serinus canaria*), a novel measure of welfare. European Conference on Behavioural Biology. Essen, ALLEMAGNE. 20-22/07/2012.
- Lalot, M.** & Bovet, D. Altruism & Prosociality in budgerigars & capybaras. LECC Symposium. Nanterre, FRANCE. 18/09/2012.

- Lalot, M.**, Prager, N., Schaffner, P., Liévin-Bazin, A. & Bovet, D. Prosociality in mammals & birds: a difference between genders? International Workshop & Franco-German Symposium – Telemetric approaches in behavioural and physiological measurements. Seewiesen, ALLEMAGNE. 03-04/12/2012.
- Lalot, M.**, Liévin-Bazin, A., Serrÿn, C., Penfrat, S. & Bovet, D. Etude de la Prosocialité chez des *Caviidae*. Séminaire interne de la Ménagerie du Jardin des Plantes. Paris, FRANCE. 24/04/2013.
- Lalot, M.**, Liévin-Bazin, A., Bonnaffe, W., Bloch, C., Barhoumi, C. & Bovet, D. Prosocial behaviours in Mammals. International Workshop & Franco-German Symposium – Interactions, communications and learning: from invertebrates to humans. La Défense, FRANCE. 02-04/10/2013.
- Lalot, M.** & Bovet, D. Etude de la Prosocialité des Mammifères. Séminaire interne du Delphinarium du Parc Astérix. Plailly, FRANCE. 05/11/2013.
- Lalot, M.** & Bovet, D. Investigating prosocial behaviours in mammals. LECD International Symposium – Empathy in animals. Nanterre, FRANCE. 09/09/2014.
- Lalot, M.** & Bovet, D. Investigating prosociality in mammals and birds. Wolf Science Center Symposium. Ernstbrunn, AUTRICHE. 13/01/2015. **Conférencière invitée.**
- Lalot, M.** & Bovet, D. Investigating prosociality in mammals and birds. Clever Dog Lab Symposium. Vienne, AUTRICHE. 14/01/2015. **Conférencière invitée.**
- Lalot, M.** Les L'éthique animale au croisement des perspectives de recherche entre éthologie et philosophie. Séminaire du CNRS – L'animal, enjeu de la recherche. Paris, FRANCE. 15/09/2015. **Conférencière invitée.**
- Lalot, M.** Comment recherché des données empiriques sur l'empathie et la morale des animaux. Séminaire Droit Animal – Réflexions sur des rencontres entre des animaux et des humains : médiations, parcs de loisir, laboratoires. Nanterre, FRANCE. 02/11/2015.
- Lalot, M.** Les origines naturelles de la morale : l'animal, patient moral, agent moral. Workshop Anthropologie, Ethologie : discussions transversales. Nanterre, FRANCE. 06/11/2015.

COMMUNICATIONS AFFICHEES :

- Péron, F., **Lalot, M.**, Simon, J., Duhautois, S., Froc, C., Aubrun, R., Nagle, L. & Bovet, D. Testing prosociality in psittacids. INCORE conference – Cooperation: An Interdisciplinary Dialogue. Budapest, HONGRIE. 17-18/09/2010.
- Lalot, M.**, Baconnais, M., Prager, N., Demami, N., Dupuis, A. & Bovet, D. Utilisation de biais cognitifs pour évaluer l'optimisme de canaris (*Serinus canaria*) en fonction du contexte environnemental et social. Colloque de la SFECA – L'animal dans tous ses sens. Tours, FRANCE. 17-19/05/2011.
- Lalot, M.**, Baconnais, M., Prager, N., Demami, N., Dupuis, A., Ung, D., Péron, F., d'Ettorre, P. & Bovet, D. Influence of social context and behavioural syndrome on cognitive bias in domestic canaries (*Serinus canaria*). 2nd Transfer-of-knowledge conference of CompCog – Current challenges and applications of comparative cognition. Prague, REPUBLIQUE TCHEQUE. 25-27/05/2011.
- Lalot, M.**, Demangeon, F., Ung, D., d'Ettorre, P. & Bovet, D. Influence of behavioural syndrome on cognitive bias in canaries (*Serinus canaria*). SEB Annual Main Meeting. Glasgow, ECOSSE. 1-4/07/2011.
- Lalot, M.**, Demangeon, F., d'Ettorre, P. & Bovet, D. Modulation de la prise de décision de canaris domestiques (*Serinus canaria*) en fonction de leur état émotionnel. Colloque de la SFECA – Le comportement animal : questions proximales et évolutives. Saint-Etienne, FRANCE. 9-11/05/2012.
- Lalot, M.**, Liévin-Bazin, A., Serrÿn, C., Le Ray, S., Bento Da Costa, L. & Bovet, D. Prosocial behaviours in Psittacids, rodents & dolphins. Journées de la Recherche de l'UFR. Nanterre, FRANCE. 11/04/2013.
- Lalot, M.**, Liévin-Bazin, A., Serrÿn, C., Le Ray, S., Bento Da Costa, L. & Bovet, D. Prosocial behaviours in Psittacids, rodents & dolphins. Fondation IPSEN conference: New Frontiers in Social Neuroscience. Paris, FRANCE. 22/04/2013.
- Liévin-Bazin, A., Serrÿn, C., Feret, A-S., **Lalot, M.** & Bovet, D. Prosociality in capybaras and budgerigars. 3rd Transfer-of-knowledge conference of CompCog. Vienne, AUTRICHE. 3-5/07/2013.

- Lalot, M., Liévin-Bazin, A., Caré, S., Sagne, S., Bocquet, C. & Bovet, D.** Prosocial behaviours in Mammals. Colloque de la SFECA. Dijon, FRANCE. 19-22/11/2013.
- Lalot, M., Lannes-Lacrouts, E., Mainix, G. & Bovet, D.** Influence de l'investissement parental sur la prosocialité de cochons d'Indes (*Cavia porcellus*). Colloque de la SFECA. Nanterre, France. 8-10/07/2014.
- Lalot, M. & Bovet, D.** Les origines naturelles de la morale : une différence entre les sexes ? Colloque VUES (Villes Université Entreprises en Synergie). Nanterre, FRANCE. 04/11/2014.
- Lalot, M., Dias, A., Eury, C. & Bovet, D.** Influence de l'investissement parental sur la prosocialité dans une tâche artificielle. Journées de la Recherche de l'UFR. Nanterre, FRANCE. 14/11/2014.
- Lalot, M., Marchesseau, S., Cogi, N. & Bovet, D.** Influence de l'investissement parental et de facteurs individuels sur la prosocialité de cochons d'Inde et de canaris domestiques. Colloque de la SFECA. Strasbourg, FRANCE. 21-23/04/2015.
- Lalot, M. & Bovet, D.** Influence of parental investment on prosociality in Guinea pigs and domestic canaries. Ecology and Behaviour Meeting. Toulouse, FRANCE. 18-21/05/2015.
- Lalot, M. & Bovet, D.** Influence of parental investment and individual factors on prosociality in Guinea pigs and domestic canaries. Colloque de la Société des Neurosciences. Montpellier, FRANCE. 19-22/05/2015.
- Lalot, M. & Bovet, D.** Susciter de la prosocialité chez des cochons d'Inde (*Cavia porcellus*). Colloque de la SFECA. Gif-sur-Yvette, FRANCE. 15-17/05/2017.

RESPONSABILITES ADMINISTRATIVES :

- Nov. 2015 : Membre du comité **d'organisation de la Journée d'Etude** « Anthropologie, Ethologie : discussions transversales » à l'Université Paris Ouest Nanterre (6 intervenants)

- Nov. 2015 : Membre du comité **d'organisation du Workshop** « Droit Animal – Réflexions sur des rencontres entre des animaux et des humains : médiations, parcs de loisir, laboratoires » à l'Université Paris Ouest Nanterre (14 intervenants)

- Juillet 2014 : Membre du comité **d'organisation du colloque annuel de la SFECA** à l'Université Paris Ouest Nanterre (152 participants – 86 intervenants – 3 jours)

- Mars 2012 : Membre du comité **d'organisation des Journées de la Recherche** de l'Université Paris Ouest Nanterre (32 intervenants – 2 jours)

ENCADREMENT DE STAGIAIRES :

Stagiaire	Affiliation	Nature du stage	Période	Intitulé du Rapport de Stage
Samara Danel	Licence 3 <i>Université Paris 13</i>	Stage volontaire	Février-Mars 2012	X
Hélissande Fragnaud	Licence 3 Université Paris 13	Stage volontaire	Février-Mars 2012	X
Laura Bento Da Costa	Licence 3 <i>Université Paris Sud</i>	Stage obligatoire de L3	Mars-Avril 2012	La prosocialité et l'altruisme chez les perruches ondulées (<i>Melopsittacus undulatus</i>)
Nelly Prager	Master 1 <i>Université Paris 13</i>	Stage obligatoire de M1	Mars-Avril 2012	Comportements altruistes et prosociaux chez la Perruche ondulée (<i>Melopsittacus undulatus</i>)
Pauline Schaffner	Master 1 <i>Université Paris 13</i>	Stage volontaire	Juin-Juillet 2012	X
Sophie Le Ray	Licence 2	Stage volontaire	Juillet-Août 2012	X
Agatha Liévin-Bazin	Master 2 <i>Université Paris Nanterre</i>	Stage obligatoire de M2	Novembre 2012 à Mai 2013	Etude de la prosocialité chez des capybaras (<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>) et des perruches ondulées (<i>Melopsittacus undulatus</i>)
Anne-Sophie Ferret	Licence 3 <i>Université Paris Est Créteil</i>	Stage obligatoire de L3	Janvier-Mars 2013	Altruisme et prosocialité chez les Rongeurs et les Psittacidés
Chloé Serrÿn	Écoles Normales Supérieures de Lyon	Stage obligatoire	Février-Mai 2013	Prosociality of two rodents species of Caviidae family: capybaras and guinea pigs
Solenn Penfrat	Master 1 <i>Université Paris 13</i>	Stage obligatoire de M1	Avril-Mai 2013	Altruisme et prosocialité chez <i>Cavia porcellus</i> (le cochon d'Inde) et <i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> (le capybara)
Camille Bloch	Licence 3 <i>Université Pierre-et-Marie-Curie</i>	Stage volontaire	Juin-Juillet 2013	Étude des comportements prosociaux chez la souris (<i>Mus musculus</i>) et le cochon d'Inde (<i>Cavia porcellus</i>)

Chéïma Barhoumi	Licence 2 <i>Université Paris Sud</i>	Stage volontaire	Juin-Juillet 2013	Étude des comportements prosociaux chez la souris (<i>Mus musculus</i>) et le cochon d'Inde (<i>Cavia porcellus</i>)
Willem Bonnaffe	Licence 3 <i>Université Pierre-et-Marie-Curie</i>	Stage volontaire	Juin-Juillet 2013	Étude des comportements prosociaux chez la souris (<i>Mus musculus</i>) et le cochon d'Inde (<i>Cavia porcellus</i>)
Séverine Caré	Master 1 <i>Université Paris Nanterre</i>	Stage volontaire	Juillet-Août 2013	Étude des comportements prosociaux chez la souris (<i>Mus musculus</i>) et le cochon d'Inde (<i>Cavia porcellus</i>)
Solène Sagne	Licence 3 <i>Université de Savoie</i>	Stage volontaire	Juillet-Août 2013	Étude des comportements prosociaux chez la souris (<i>Mus musculus</i>) et le cochon d'Inde (<i>Cavia porcellus</i>)
Céline Bocquet	Licence 3 <i>Université de Lille</i>	Stage volontaire	Juillet-Août 2013	Étude des comportements prosociaux chez la souris (<i>Mus musculus</i>) et le cochon d'Inde (<i>Cavia porcellus</i>)
Emilie Lannes-Lacrouts	Master 1 <i>Université Jean Monnet Saint-Etienne</i>	Stage obligatoire de M1	Mars-Avril 2014	Etude de la prosocialité chez deux espèces modèles : cochons d'Inde (<i>Cavia porcellus</i>) et canaris (<i>Serinus canaria</i>)
Gaëlle Mainix	Master 1 <i>Université de Rennes 1</i>	Stage obligatoire de M1	Avril-Mai 2014	Impacts du sexe, de l'âge et de la période du cycle de reproduction sur la prosocialité chez le cochon d'Inde (<i>Cavia porcellus</i>)
Charlyne Eury	Licence 3 <i>Université de Lille</i>	Stage volontaire	Juillet-Août 2014	X
Nathalie Cogi	Master 2 <i>Université de Milan</i>	Stage volontaire	Octobre-Novembre 2014	X
Schédér Marchesseau	Master 2 <i>Université de Rennes 1</i>	Stage volontaire	Décembre 2014-Janvier 2015	X

ANNEXE 2 : ARTICLES PUBLIES

Cooperative problem solving in African grey parrots (*Psittacus erithacus*)

F. Péron · L. Rat-Fischer · M. Lalot · L. Nagle · D. Boveé

Received: 10 September 2010 / Revised: 2 February 2011 / Accepted: 14 February 2011 / Published online: 8 March 2011
© Springer-Verlag 2011

Abstract One of the main characteristics of human societies is the extensive degree of cooperation among individuals. Cooperation is an elaborate phenomenon, also found in non-human primates during laboratory studies and field observations of animal hunting behaviour, among other things. Some authors suggest that the pressures assumed to have favoured the emergence of social intelligence in primates are similar to those that may have permitted the emergence of complex cognitive abilities in some bird species such as corvids and psittacids. In the wild, parrots show cooperative behaviours such as bi-parental care and mobbing. In this study, we tested cooperative problem solving in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). Our birds were tested using several experimental setups to explore the different levels of behavioural organisation between participants, differing in temporal and spatial complexity. In our experiments, African grey parrots were able to act simultaneously but mostly failed during the delay task, maybe because of a lack of inhibitory motor response. Confronted with the possibility to adapt their behaviour to the presence or absence of a partner, they showed that they were able to coordinate their actions. They also collaborated, acting complementarily in order to solve tasks, but they were not able to place themselves in the partner's role.

Keywords African grey parrots · Cooperation · Synchrony · Coordination · Collaboration · Social cognition

Introduction

Cooperation is a widespread phenomenon occurring between individuals of the same (and even different) species, even if human cooperation exceeds that of all other species with regard to the scale and range of cooperative behaviours (for a review see; Bergmüller et al. 2007; Mellis and Semmann 2010). In non-human animals, cooperative behaviours such as cooperative hunting, group defence and cooperative breeding, are observed. However, the complexity of the cognitive mechanisms involved in these cooperation events is often difficult to measure, as the relative contributions of genetic predetermination, learned behavioural strategy or higher cognition are not known (Brosnan and Bshary 2010). Laboratory studies and cross-species comparisons using similar paradigms are useful in studying the proximal mechanisms that can be shared by different species and to discover convergent evolutionary processes. As many definitions of cooperation can be found, in this paper, we use Noë's (2006) definition, i.e. all interactions or series of interactions that, as a rule (or 'on average'), result in net gain for all participants.

Studies conducted in psittacids have highlighted cognitive abilities as complex as those observed in primates (Pepperberg 2006) and similarities in their neurobiology (e.g. ratio of brain/body size; Twanluk et al. 2005) and socio-ecology (e.g. fission-fusion dynamics, long lifetime, long juvenile period, etc.). The social brain hypothesis suggests that individuals living in social groups with complex interactions have bigger brains in order to manage social relationships (Joly 1966; Humphrey 1976; Byrne and Whiten 1988; Dunbar 1998).

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10071-011-0389-2) contains supplementary material, which is available to authorized users.

F. Péron (✉) · L. Rat-Fischer · M. Lalot · L. Nagle · D. Boveé
Laboratoire d'Éthologie et Cognition Comparée,
Université Paris Ouest Nanterre La Défense,
Bât. BSL, 1er étage, 200 avenue de la République,
92001 Nanterre Cedex, France
e-mail: fperon2008@yahoo.fr

The 'relationship intelligence hypothesis' (Emery et al. 2007) predicts that complex social life and long-term monogamous partnership lead to elaborated socio-cognitive abilities, similar to those encountered in primates. Indeed, it seems that behavioural coordination and synchrony necessary to maintain stable pair-bonded relationships represent cognitive demands that could explain the relative size of the brain in monogamous species (Shultz and Dunbar 2007; Dunbar and Shultz 2007). Shultz and Dunbar (2010) found that relative brain size in birds is strongly related to bi-parental care, pairbonding, stable social relationships and altricial development. Thus, psittacids species could represent a good model for social cognition studies. African grey parrots (*Psittacus erithacus*) form stable monogamous couples over breeding seasons and both parents take care of the chicks, although females invest more effort (Cockburn 2006). These birds show high levels of social tolerance (May 2004) and exchange affiliative behaviours such as preening and regurgitation (Skeale 1984; Harrison 1994). Mobbing events have been reported against red kites (*Milvus milvus*) on Principe Island (Jones and Tye 2006). All these elements taken together support the hypothesis that African grey parrots could have the cognitive abilities necessary to manage complex social relations and to cooperate.

The experiments conducted here do not have direct ecological validity, since grey parrots do not cooperate to obtain food in the wild (as they mainly eat fruits, nuts and seeds). Nevertheless, they display cooperative actions in the wild such as bi-parental care, mobbing, and display altruistic behaviours (allopreening and regurgitation). They are highly social and tolerant; they develop strong pair-bonds and are able to learn contingencies. All these characteristics represent favourable conditions for cooperation skills to develop (de Waal and Suchak 2010).

In our study, we used the 'loose string paradigm' used by Hirata and Puwa (2007) with chimpanzees (*Pan troglodytes*) in which two individuals were faced with a tray with food rewards placed out of reach. Both subjects had to pull a string simultaneously in order to get access to the reward. Several studies have highlighted the fact that tolerance has a direct impact on the outcome, as the more tolerant a subject is, the better that individual performs (capuchins: Mendes and de Waal 2000; chimpanzees: Melis et al. 2006b; bonobos: Hare et al. 2007; rooks: Seed et al. 2008). A recent study has also highlighted that rooks' temperament influences the success of the dyad insofar as bolder individuals appeared to be more willing to solve the task, whereas shy birds dared to approach the apparatus only with a partner already present (Scheld and Noë 2010).

The aim of this experimental series was to test our parrots in tasks that required different levels of spatial and temporal complexity. Firstly, we evaluated if the birds were able to perform identical actions (*Goal test*). Studies on

capuchin monkeys revealed that they were able to solve such a cooperative task, but without understanding their partners' role (Chalmeau et al. 1997; Visalberghi et al. 2000). In a second experiment, we tested their ability to relate their actions in time ('*Delayed partner arrival test*'). As emphasised by Noë (2006), simultaneity is an important proximate mechanism needed to accomplish cooperation. In a study conducted with brown capuchins, an increase in gazing at a partner was interpreted as a sign of an understanding of the partner's role as the individuals visually monitored their partners and adjusted pulling behaviour according to their partner's presence (Mendes and de Waal 2000). Tested in a 'delayed partner arrival' task with a 'loose string' paradigm, chimpanzees were able to wait before starting to pull (Melis et al. 2006b). Additionally, when the chimpanzees tested could decide to allow a partner to enter, they did this significantly more often when they were facing an apparatus needing cooperation than when facing an experimental setup that they could solve alone. Seed et al. (2008) also conducted a 'delayed partner arrival' task with rooks but, contrary to chimpanzees, rooks were not able to wait for a partner. We tested whether the parrots can assess their partners' role in a cooperative task (*Apparatus choice test*) and thus used the same protocol with our parrots as Seed et al. (2008) used with rooks. In this experiment, the individual faced two different options, one apparatus that could yield a reward when handled alone ('Solo') and another baited with twice as much food (per bird) but which required cooperation to obtain it ('Duo'). The subjects were tested in two separate situations: alone or with a partner. We expected that the parrots would choose the 'Solo' apparatus in the first situation, whilst trying the other apparatus when a partner was present in order to get more food. Rooks did not seem to understand the task as only two out of six individuals showed a tendency to prefer the single platform when tested alone, and no cooperation was observed at all during the experiment. Recent studies revealed that chimpanzees (Melis et al. 2009) and hyenas (Drea and Carter 2009) are able to coordinate their actions in order to solve a similar task. This duplication of the apparatus increased the challenge of the task, as successful actions required not only to take into account the presence or absence of a partner but also the choice of the apparatus. Thus, successful trials were less likely to occur by chance.

Finally, in order to test whether the birds could carry out different but complementary actions (*Complementary actions test*), we designed a more complex apparatus in which one individual had to climb on a perch in order to release the tray that was pulled by the second bird in order to test. In this experiment, both birds needed to handle the device, contrary to previous studies conducted with keas in which a seesaw apparatus was used on which only one individual had to work (Tebich et al. 1996; Huber et al. 2008).

Proximate mechanisms contributing to cooperation include both non-cognitive (emotion and/or personality) and cognitive factors (individual recognition, problem solving, etc.). In the wild, animals cooperate but the degree of cognitive processes involved in the achievement of the task is unknown. Indeed, the underlying cognitive abilities necessary to cooperate are not clear as most of the cooperation per se does not require advanced cognition (cooperation being ubiquitous in nature, existing from single-cell organism to plants, invertebrates and humans; see Brosnan et al. 2010 for a review). Nevertheless, cognition may help to make coordination more efficient and also help decision-making concerning the best behavioural option in a given situation (Brosnan et al. 2010). The primary cognitive aspect involved in a cooperative action is the comprehension of the partner's role (Noë 2006), which can explain the difference in performances observed during non-synchronised actions and actions performed in unison, as in the second situation individuals have to monitor their partner's actions. Collaboration could be assessed if individuals are able to exchange their roles and thus show evidence of partner's role comprehension. Such 'true collaboration' has been observed in hunting species (see Brosnan et al. 2010 for a review).

We also expected that the quality of relationships would influence the cooperative attempts through avoidance/affiliation or dominance/subordination behaviours (Noë 2006). Indeed, underlying mechanisms such as emotional factors (fear, frustration, etc. See Brosnan and de Waal 2002), social preferences (long-term social bonds; Silk 2002; Brosnan et al. 2010), temperament (Bergmüller et al. 2010; Scheld and Noë 2010) or cognitive processes (problem solving, partner discrimination, etc., see Shettleworth 2009, 2010) could impact on the performances.

Materials and Methods

Subjects

We tested three hand-reared African grey parrots, two males (Shango and Léo, 4 and 6 years old, respectively) and one female (Zoé, 6 years old). They hatched in captivity and arrived at the laboratory at three months of age. They were housed together in an aviary (340 cm × 330 cm × 300 cm) with three tables (120 × 60 × 75 cm), two large perch structures and many toys, at a constant temperature of 25°C and with a 12/12 h light-dark cycle. The parrots were tested in their aviary. During a test session, subjects that were not tested were placed in a cage in the corridor with water, food and toys available. Parrots were fed daily with fresh fruits and vegetables in the morning and parrot formula (Nutribird A21) in the evening. Water and parrot pellets

(Harrison's high potency coarse) were available *ad libitum*, and vitamins (Muta-Vit Versele-Laga) were given twice a week. Léo was dominant over Shango, Shango over Zoé, but no dominance was observed between Léo and Zoé.

Experimental setup

A flat rectangular cardboard tray (31 × 17 × 4 cm) baited with food (parrot formula and seeds) was placed in a cage (54 × 28 × 36 cm), impeding direct food access. A piece of string was threaded through metal loops placed on the tray so that both ends of the string extended out of the cage by 20 cm. The lower part of the cage had a gap that enabled the birds to pull the tray out of the cage. Birds could move the tray only by pulling both ends of the string simultaneously ('loose string' paradigm). The cage was placed on two tables separated by 15 cm from each other. The string was not attached and each end was on a separate table. Two experimenters conducted all the test sessions.

Habituation phase and training

African grey parrots are neophobic birds, so they were previously familiarised individually with each new apparatus or new element of it for 1 week before each experiment. Birds were trained to pull the string first with both ends of the string attached so that an individual alone could succeed. Then with free ends, and in order to maintain motivation even when one of the two birds was gone, the experimenter pulled the string with the remaining bird. We stopped the training when all birds were able to stay in front of the cage and pulled the string (rarely simultaneously at this point). We completed two sessions (with a variable number of trials) per day, lasting about 30 min for each session over 2 weeks.

Test

Experiment 1: goal test

Each bird was tested with a conspecific for 20 trials in each session, with two sessions per day. This experiment lasted until each dyad reached a rate of 90% of successful cooperation actions among all the trials of a session (Fig. 1).

Experiment 2: 'delayed partner arrival' test

This time, the second bird (partner) was placed at the end of the table (120 cm from the apparatus) 15 s after the first animal was placed in front of the cage. We conducted two sessions a day over ten days. All dyads were tested several times, counterbalancing their roles (tested or partner delayed) so that we obtained 20 cooperative events. Each

Fig. 1 Experiment 1: goal test

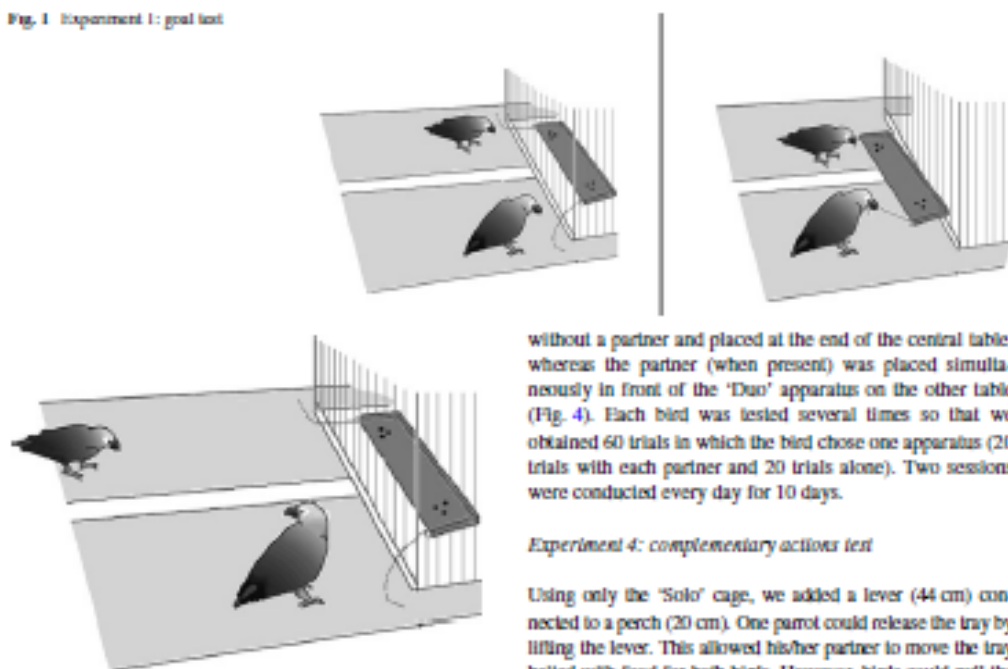


Fig. 2 Experiment 2: 'delayed partner arrival' test

bird was tested 40 times in each role alternating the partner. As our birds tend to be slow and walk but not fly towards the apparatus, they were placed directly facing the experimental devices (Fig. 2).

Experiment 3: apparatus choice test

In this experiment, the birds could choose between two different apparatus: one that could be solved alone (the two ends of the string were attached) and a second apparatus, similar to the one used in the previous experiment, where the birds had to cooperate to solve the task. We baited the trays differently so that in the second apparatus ('Duo') a double amount of food (per individual) was provided in comparison with the other apparatus ('Solo'), in order to make cooperation attractive. A study conducted previously at the laboratory highlighted the fact that our birds were able to discriminate between these quantities (Al Ain et al. 2009). The food trays differed in size (smaller in the case of the 'Solo' apparatus) and colour (yellow for the 'Solo' apparatus and blue for the 'Duo' apparatus) so that the birds could discriminate the two apparatus easily from a distance (Fig. 3). Each bird was tested alternatively with and

without a partner and placed at the end of the central table, whereas the partner (when present) was placed simultaneously in front of the 'Duo' apparatus on the other table (Fig. 4). Each bird was tested several times so that we obtained 60 trials in which the bird chose one apparatus (20 trials with each partner and 20 trials alone). Two sessions were conducted every day for 10 days.

Experiment 4: complementary actions test

Using only the 'Solo' cage, we added a lever (44 cm) connected to a perch (20 cm). One parrot could release the tray by lifting the lever. This allowed his/her partner to move the tray baited with food for both birds. However, birds could pull the string but the tray would stay blocked by the lever (see Fig. 5). We tested only the two more-tolerant dyads, Léo-Shango and Léo-Zoé. Birds were trained to perform both actions, but we determined their role by placing them near the string (Shango or Zoé) and the lever (Léo), respectively. Individuals were placed either at the same time (condition 1) or with a delay of 10 s (condition 2). In the second step, we exchanged the subjects' places for 30 trials, with Léo on the tray side and Shango and Zoé alternatively on the perch side (15 trials each). These test sessions took place over 2 months.

Scoring and data analysis

We report the number of single actions (string-pulling) before and after the arrival of the partner, simultaneous actions, the latency times before each parrot pulled the string for the first time, the time spent on the perch (experiment 4) and finally the outcome (access to food or not) for each trial. A trial ended when (1) at least one individual reached the reward, (2) the string was out of reach for the partner or (3) at least one or the other individual lacked motivation (more than 90 s without any behaviour directed towards the apparatus). For the first experiment, we determined the success rate for each session of 20 trials as the number of successful cooperative events over the total number of attempts.

Fig. 3 Experiment 3: apparatus choice test

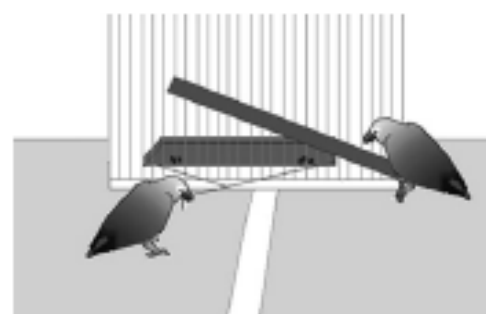
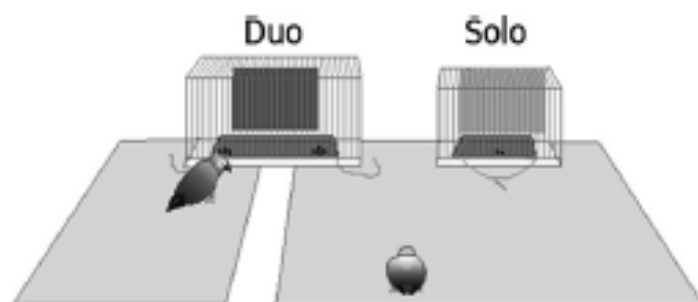


Fig. 4 Experiment 4: complementary actions test

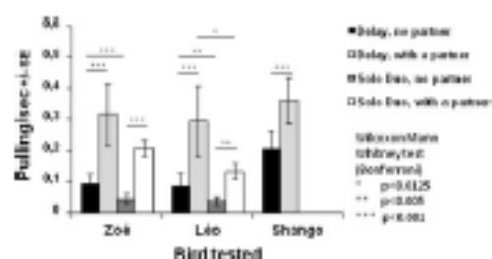


Fig. 5 Mean number of pulling occurrences before and after the partner's arrival during the 'Delay' (experiment 2: 'Delayed partner arrival' test) and 'Solo Duo' (experiment 3: Apparatus choice test) tasks. In both experiments, birds pull more when a partner was present and learned to wait across the study as they pulled less in general in the experiment 3. Shango never cooperated in the Solo Duo task

Spearman correlations were used to assess any within-individual changes in behaviour across the testing period. We ran binomial tests in order to evaluate the choices of the birds facing different experimental setups. The significance level was set at $\alpha = 0.05$. When multiple comparisons were made, we used a Bonferroni adjustment ($\alpha' = \alpha/c$ where $\alpha = 0.05$ and c corresponds to the number of comparisons).

Results

Goal test

The birds required between 6 and 9 sessions to solve the task with a partner with a success rate higher than 90%. The number of solitary actions decreased (Spearman rank order correlation; Zoé-Léo: $N = 9$, $r_s = -0.702$, $P = 0.0101$; Zoé-Shango: $N = 7$, $r_s = -0.861$, $P = 0.00609$; Léo-Shango: $N = 6$, $r_s = -0.853$, $P = 0.0333$), and at the same time, simultaneous pulling increased. Indeed, the number of successful cooperative actions improved over time for each dyad (Spearman rank order correlation; Zoé-Léo: $N = 9$, $r_s = 0.685$, $P = 0.0186$; Zoé-Shango: $N = 7$, $r_s = 0.991$, $P < 0.001$; Léo-Shango: $N = 6$, $r_s = 0.853$, $P = 0.0333$).

'Delayed partner arrival' test

Birds cooperated successfully in 76% of the trials. We noticed that all the subjects pulled more when a partner was available than when they were alone (Wilcoxon: Zoé: $W = 610.5$, $N = 50$, $P < 0.001$; Léo: $W = 989.5$, $N = 50$, $P < 0.001$; Shango: $W = 367.5$, $N = 50$, $P < 0.001$; see Fig. 3). Two out of three individuals showed no significant change in the number of times they grabbed the string with their beak before the partner's arrival (Spearman: Zoé: $r_s = -0.196$, $N = 50$, $P = 0.230$ and Léo: $r_s = 0.292$, $N = 50$, $P = 0.104$), while Shango showed a significant decrease ($r_s = -0.498$, $N = 50$, $P < 0.05$). The latency time (before the first pulling) did not increase significantly across the experiment for Léo and Zoé (Spearman: Léo: $r_s = -0.070$, $N = 50$, $P = 0.551$; Zoé: $r_s = -0.201$, $N = 50$, $P = 0.137$) but increased for Shango ($r_s = 0.339$, $N = 50$, $P = 0.017$).

Apparatus choice test

When tested alone, Zoé chose the 'Solo' apparatus significantly more often (Binomial test; $P = 0.006$). Tested with Léo, Zoé always chose the 'Duo' apparatus but, when tested with Shango, she went for the 'Solo' cage in all the

Fig. 6 Birds' choices between Solo and Duo apparatus according the social situation

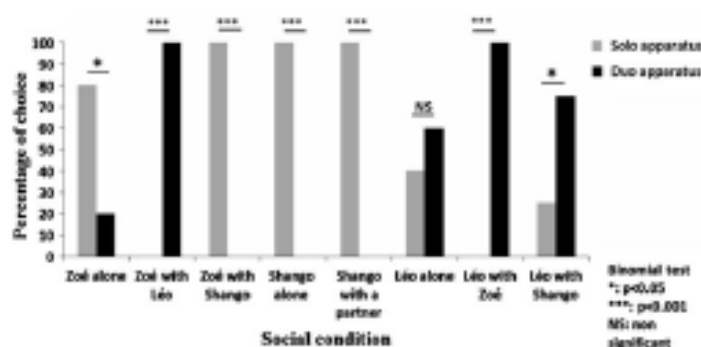


Table 1 Success rate: number of successful cooperative action out of the total number of attempts

No of trials	Perching bird	Pulling bird	Condition	Success rate (%)	Failure perching bird (%)	Failure pulling bird (%)	No attempt (%)	Pulling before (%)
40	Léo	Shango	No delay	75	15	10	5	13
20	Léo	Shango	Shango delayed	63	10	15	2	
20	Léo	Shango	Léo delayed	29	4	50	17	
40	Léo	Zoé	No delay	73	18	2	5	15
20	Léo	Zoé	Zoé delayed	80	20	0	0	
20	Léo	Zoé	Léo delayed	88	6	6	0	81
15	Shango	Léo	No delay	0	7	7	86	
15	Zoé	Léo	No delay	0	0	7	93	

trials (Binomial test; $P < 0.001$). Shango opted for the 'Solo' apparatus in all trials, whether alone or with a partner (Binomial test; $P < 0.001$). When alone, Léo did not show any preference for the 'Solo' cage and chose at random (Binomial test; $P = 0.252$). On the contrary, when a partner was present, he chose the 'Duo' apparatus significantly more often, which resulted in cooperation cooperating with Zoé in all trials (Binomial test; $P < 0.001$) and in 75% of the trials with Shango (Binomial test; $P = 0.021$) (see Fig. 6).

Zoé and Léo pulled less when they were waiting for a partner (Wilcoxon; Zoé: $W = 50$, $N = 50$, $P < 0.001$; Léo: $W = 91.5$, $N = 50$, $P < 0.005$) compared to the situation where no partner was present. Moreover, they improved their performance between the two experiments. Indeed, the mean number of pulling occurrences in each condition (alone and with a partner) decreased across the study (Comparing 'Delayed partner arrival' test and 'Apparatus choice test' when alone; Wilcoxon: Zoé: $W = 848.5$, $N =$, $P < 0.001$; Léo: $W = 1016$, $N = 50$, $P < 0.005$. Comparing 'Delay' and 'Solo Duo' tasks when the partner was present; Wilcoxon: Zoé: $W = 546.5$, $N = 50$, $P = 0.34$; Léo: $W = 985$, $N = 50$, $P < 0.01$; see Fig. 5).

Complementary action test

During condition 1 (no delay), we observed that both dyads (Shango/Léo and Zoé/Léo) performed similarly (75% and 73% success rate, respectively) with a refusal rate that was quite low (5%). However, both birds apparently still had difficulties in waiting, since they tended to pull before Léo was perched, but—in contrast to the 'loose string' paradigm—this did not lower their chances of obtaining the reward. In the delay condition (2), we observed that the success rate of the dyad Shango/Léo dropped when Léo was delayed, since in half of the trials Shango left the testing area and did not wait for Léo's arrival. We noticed that Zoé kept pulling the string while Léo arrived in 81% of the trials. Once perched, Léo waited for his partners and never went down before the food was accessible but refused several times to participate when Zoé or Shango were delayed (see Table 1). During the second phase in which the positions were exchanged, we observed only three attempts of cooperation across the 30 trials. Léo pulled the string only once, but before Zoé was perched. Zoé and Shango also perched spontaneously once each during the experiment, but Léo did not pull the string.

Discussion

In experiment 1 (Goal test), our three birds had the same goal and solved the task doing the same action (pulling the string). The number of simultaneous pulling occurrences increased as their identical actions were completed at the same time. This type of cooperation has also been observed in primates such as cotton-top tamarins (Cronin et al. 2005), marmosets (Werdenich and Huber 2002), capuchins (Mendres and de Waal 2000), bonobos (Hare et al. 2007) and chimpanzees (Mellis et al. 2006a), and more recently in non-primate species such as rooks (Seed et al. 2008), wolves (Möslinger et al. 2009) and hyenas (Drea and Carter 2009). These results show that the subjects' success rate increased, and this was enough to conclude that they could solve the task (goal similarity), but not decide whether or not they understood partner's role. Indeed, individuals could have been simply attracted by the reward and succeed as a by-product of individuals' independent but identical simultaneous actions (Visalberghi et al. 2000).

In experiment 2 ('Delayed partner arrival' test), one of our subjects (Shango) adjusted his behaviour according to the presence of a partner and delay the pulling of the string until the other subject arrived in front of the cage. On the contrary, Zoé and Léo, like rooks (Seed et al. 2008; Scheid and Noë 2010), seemed unable to wait for the partner. The three parrots were able to take into account the presence or absence of a partner, since they all pulled more when a partner was present. However, this could be due to instrumental learning rather than to a real understanding of the task.

In experiment 3 (Apparatus choice test), our African grey parrots were able to coordinate their actions like chimpanzees (Mellis et al. 2009) and hyenas (Drea and Carter 2009) and to discriminate the two apparatus. One subject always chose the 'Solo' apparatus, whereas two of the three parrots preferred the 'Duo' apparatus when tested with a partner. In the study by Seed et al. (2008), only two rooks (out of six) showed a preference in the second half of the trials and this preference was for the single apparatus when they were alone. Nevertheless, we must specify that our birds were placed directly on the table and had fewer alternative options compared to the rooks that were in an adjacent aviary.

Zoé made a clear distinction between conspecifics, and the decision for entering in a cooperation process was dependant on who the partner was. While she chose to always cooperate with Léo when he was present, she always went for the 'Solo' apparatus when Shango was the partner. She probably understood the advantages of cooperation, but also realised when it was better not to do so. Indeed, Shango was dominant over Zoé and they often had antagonistic interactions. Furthermore, she could have kept

in mind that in this experiment he never cooperated (when he was the tested bird). Clearly, tolerance and social preferences could explain the results as the birds could seek proximity with a specific partner.

Shango adopted a different behaviour, always choosing the 'Solo' apparatus whatever the situation was (tested alone or with a partner, dominant or subordinate). Whilst Léo showed a clear preference for the 'Duo' apparatus when tested with a partner, he behaved in a random fashion when alone. This could be because he did not really understand the task and the partner (when present) represented an attractive stimulus. In previous experiments, our birds showed that they could rely on cues from human (Giret et al. 2009a) and conspecific (Giret et al. 2009b) agents to find hidden food. Thus, it is possible that Léo simply relied on the presence of a conspecific in order to make his decision and did not differentiate between partners because he could obtain food from both of them.

In the Apparatus choice test, the parrots seemed to improve their self-control and waited for their partner before pulling the string. However, in the complementary actions test, Zoé pulled the string before the arrival of Léo more when partner entry was delayed. Shango did not wait and most of the time preferred to leave the table rather than to wait for his partner. He was also the subject that showed the worst performance in a self-control experiment (Vick et al. 2009). Thus, personality (impulsivity) and emotional state (frustration) could explain Shango's behaviour.

In experiment 4 (Complementary actions test), all three birds learned to act complementarily in order to reach the tray. However, after we exchanged their positions, they acted appropriately only three times (pulling or perching), but it was always unsuccessful because the partner did not produce the complementary action. Even if they were trained at performing both actions at the beginning, it seems that they specialised in their primary role and then were not able to adapt their behaviour to the new situation. The inability of the parrots to swap roles was probably due to their inability to understand the general setting and the necessity for the two subjects to engage in complementary actions simultaneously. This is probably different from the hunting behaviour observed in several species (see Brosnan et al. 2010 for a review) that are able to collaborate in the wild with a more or less lengthy learning period according to the species. However, the fact that our parrots at least tried collaborating once could also mean that they had some understanding of the actions needed. For example, Léo stayed on the perch until a partner retrieved the tray entirely, and thus, he seemed to realise that his partner could not retrieve the tray if he was not on the perch. An overall laziness and lack of motivation could also explain our results, since the parrots would not even walk a few more steps in order to go to their usual places to solve the task.

In this study, we were not able to draw conclusions regarding their intentions. None of our parrots made any recruitment attempt (or even emitted vocalisations); however, no observations from the wild or from captive parrots have shown the presence of this behaviour in the African grey species. During our studies, the birds oriented their heads towards their partner most of the time when partner's entry was delayed. Because of the side-ways position of their eyes, it is hard to draw any conclusions based on their gaze direction (Dawkins 2002). Nevertheless, we cannot exclude a visual coordination as it has been observed in capuchins (Mendes and de Waal 2000), chimpanzees (Mellé et al. 2006b) or hyenas (Drea and Carter 2009).

Our positive results suggest the need to study different groups of grey parrots with different devices in order to evaluate how they deal with their physical and social environment. Indeed, studies conducted in keas (Teblich et al. 1996; Huber et al. 2008) and macaques (Spitzhorn 2009) reveal that according to the social organisation of the group and the experimental setup, different strategies are used to solve a cooperation task. During the experiments, we observed that instrumental cooperation emerged as a learned behavioural strategy. All three parrots were able to synchronise their actions. One bird (Shango) clearly showed that he was able to wait for the partner and another subject (Zoe) discriminated between the 'Solo' and the 'Duo' apparatus according to the presence or absence of a partner and thus was able to access the larger resource. Although our subjects seemed to understand the need of a partner to solve certain tasks, the same effect could probably, as emphasised by Noë (2006), have been achieved by combining the opportunity to gain a reward with a red light or any other cue. However, this ability to learn such contingencies could probably allow parrots to cooperate more efficiently (Mellé and Semmann 2010). We observed that social preferences and tolerance had an impact on the probability of cooperation to occur and also on a dyad's efficiency (Péron et al. submitted). There is no doubt that in nature parrots have to face complex social situations during which they must cooperate, for instance during bi-parental care.

Acknowledgments We wish to thank Hélène Normand for her help in conducting the experiments. We also thank Philippe Grosz, Colette Drouot, Nicolas Giret, Alexandre Lerch and Marie Monbureau for taking care of the parrots. Laurence Rat-Fischer drew the illustrations. We thank the anonymous reviewers and Ronald Noë for constructive comments on an earlier version. This experiment was setup within the framework of the 'Integrating Cooperation Research Across Europe' project. The experiments comply with the French laws concerning animal care (agreement n° 92-380).

References

- Al Ain S, Giret N, Grand M, Krutner M, Bovet D (2009) The discrimination of discrete and continuous amounts in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Anim Cogn* 12(1):145–154
- Bergmüller R, Johnstone RA, Russell AF, Bshary R (2007) Integrating cooperative breeding into theoretical concepts of cooperation. *Behav Proc* 76(2):61–72
- Bergmüller R, Schürch R, Hamilton IM (2010) Evolutionary causes and consequences of consistent individual variation in cooperative behaviour. *Phil Trans R Soc B* 365:2751–2764
- Breman SF, Bshary R (2010) Cooperation and deception: from evolution to mechanisms. *Phil Trans R Soc B* 365:2593–2598
- Breman SF, de Waal FBM (2002) Variation on tit-for-tat: proximate mechanisms of cooperation and reciprocity. *Hum Nat* 13:129–152
- Breman SF, Salwiczek L, Bshary R (2010) The interplay of cognition and cooperation. *Phil Trans R Soc B* 365:2699–2710
- Byrne R, Whiten A (1988) Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans. Oxford University Press, Oxford
- Chaloupeau R, Vissalborghi E, Gallo A (1997) Capuchin monkeys, *Cebus apella*, fail to understand a cooperative task. *Anim Behav* 54:1215–1225
- Cockburn A (2006) Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc R Soc B* 273(1592):1375–1383
- Crozin K, Karian A, Snowdon C (2005) Cooperative problem solving in a cooperatively breeding primate (*Saguinus oedipus*). *Anim Behav* 69(1):133–142
- Dawkins MS (2002) What are birds looking at? Head movements and eye use in chickens. *Anim Behav* 63:991–998
- De Waal FBM, Suchak M (2010) Prosocial primates: selfish and unselfish motivations. *Phil Trans R Soc B* 365:2711–2722
- Drea CM, Carter AN (2009) Cooperative problem solving in a social carnivore. *Anim Behav* 78(4):967–977
- Dunbar RIM (1998) The social brain hypothesis. *Evolut Anthropol* 6:178–189
- Dunbar RIM, Shultz S (2007) Evolution in the social brain. *Science* 317(5843):1344–1347
- Emery NJ, Soud AM, von Bayern AM, Clayton NS (2007) Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Phil Trans R Soc B* 362:489–505
- Giret N, Miklósi A, Krutner M, Bovet D (2009a) Use of experimenter-given cues by African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Anim Cogn* 12(1):113–121
- Giret N, Monbureau M, Krutner M, Bovet D (2009b) Conspecific discrimination in an object-choice task in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Behav Process* 82:75–77
- Hare B, Melis AP, Woods V, Hastings P, Wrangham RW (2007) Tolerance allows bonobos to outperform chimpanzees on a cooperative task. *Curr Biol* 17:619–623
- Harrison GJ (1994) Perspective on parrot behaviour. In: Ritchie BW, Harrison GJ, Harrison LR (eds) Avian medicine: principles and application. Wingers Publishing, Lake Worth, FL, pp 96–108
- Hirata S, Furusawa K (2007) Chimpanzees (*Pan troglodytes*) learn to act with other individuals in a cooperative task. *Primates* 48:13–21
- Huber L, Gajdon GK, Fiederspiel IG, Wardenich D (2008) Cooperation in keas: social and cognitive factors. In: Itakura S, Fujita K (eds) Origins of the social mind: evolutionary and developmental views. Springer, Tokyo, pp 99–119
- Humphrey NK (1976) The social function of intellect. In: Bateson PPG, Hinde RA (eds) Growing points in ethology. Cambridge University Press, Cambridge, pp 303–317
- Iwaniuk AN, Dean KM, Nelson JE (2005) Interspecific allometry of the brain and brain regions in parrots (*Psittaciformes*): comparison with other birds and primates. *Brain Behav Evol* 65:40–59
- Jolly A (1966) Lemur social behaviour and primate intelligence. *Science* 153:501–506
- Jones P, Tye A (2006) The birds of sto tomté and prince, with annotations, islands of the gulf of guinea: an annotated checklist. British Ornithologists' Union, Oxford

- May DL (2004) The vocal repertoire of grey parrots (*Psittacus erithacus*) living in the Congo basin. Dissertation
- Medin AP, Semmann D (2010) How is human cooperation different? *Phil Trans R Soc B* 365:2663–2674
- Medin AP, Hare B, Tomasello M (2006a) Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science* 311:1297–1300
- Medin AP, Hare B, Tomasello M (2006b) Engineering cooperation in chimpanzees: tolerance constraints on cooperation. *Anim Behav* 72(2):275–286
- Medin AP, Hare B, Tomasello M (2009) Chimpanzees coordinate in a negotiation game. *Evol Hum Behav* 30(6):381–392
- Mendini KA, de Waal FBM (2000) Capuchins do cooperate: the advantage of an intuitive task. *Anim Behav* 60:523–529
- Möslinger H, Kotrschal K, Huber L, Range F, Virányi Z (2009) Cooperative string-pulling in wolves. *J Vet Behav Clin Appl Res* 4(2):99
- Not R (2006) Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Anim Behav* 71(1):1–18
- Pepperberg IM (2006) Cognitive and communicative abilities of grey parrots. *Appl Anim Behav Sci* 100(1–2):77–86
- Péron F, Rat-Fischer L, Nagle L, Bove D (Submitted) Social preferences and negotiations during a cooperative task in African grey parrots (*Psittacus erithacus*)
- Scheid C, Not R (2010) The performance of rhesus in a cooperative task depends on their temperament. *Anim Cogn* 13(3):545–553
- Sood AM, Clayton NS, Emery NJ (2008) Cooperative problem solving in rhesus (*Corvus frugilegus*). *Proc R Soc B* 275:1421–1429
- Shettleworth SJ (2009) The evolution of comparative cognition: is the mark still a bonum? *Behav Process* 80:210–217
- Shettleworth SJ (2010) Cognition, evolution, and behaviour, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford, UK
- Shultz S, Dunbar RIM (2007) The evolution of the social brain: anthropoid primates contrast with other vertebrates. *Proc R Soc B* 274(1624):2429–2436
- Shultz S, Dunbar RIM (2010) Social bonds in birds are associated with brain size and contingent on the correlated evolution of life-history and increased parental investment. *Biol J Linn Soc* 100:111–123
- Silk JB (2002) Using the 'F'—word in primatology. *Behav* 139:421–446
- Skeate ST (1984) Courtship and reproductive behaviour of captive white-fronted amazon parrots *Amazona albifrons*. *Bird Behav* 5:103–109
- Spitzhorn H (2009) Flexible cooperation in green-winged macaws (*Aratinga chloroptera*) Diploma thesis
- Teblich S, Taborsky M, Wröckel H (1996) Social manipulation causes cooperation in leeches. *Anim Behav* 52:1–10
- Vick S-J, Bove D, Anderson J (2009) How do African grey parrots (*Psittacus erithacus*) perform on a delay of gratification task? *Anim Cogn* 13(2):351–358
- Vitalborghi E, Quarantotti B, Tranchida F (2000) Solving a cooperation task without taking into account the partner's behavior: the case of capuchin monkeys (*Cebus apella*). *J Comp Psychol* 114(3):297–301
- Wardenich D, Huber H (2002) Social factors determine cooperation in marmosets. *Anim Behav* 64:771–781

L'éthique animale

au croisement des perspectives de recherche entre éthologie et philosophie

**MATHILDE LALOT,
VANESSA NUROCK
ET DALILA BOVET**

Mathilde Lalot est doctorante au Laboratoire éthologie, cognition, développement de l'université Paris Ouest Nanterre. Sa thèse porte sur les origines animales de la morale et les différences entre les sexes dans ce domaine.

E-mail : mathilde.lalot@gmail.com

Vanessa Nurock est philosophe, maître de conférences au LabTop-CRESPPA de l'université Paris 8-Saint-Denis. Ses recherches portent sur l'éthique et la philosophie politique, notamment les questions liées à la formation des évaluations morales, ainsi qu'à la théorie de la justice et à l'éthique du care.

E-mail : vnurock@univ-paris8.fr

Dalila Bovet est éthologue, maître de conférences au Laboratoire éthologie, cognition, développement de l'université Paris Ouest Nanterre. Elle étudie la cognition sociale et les comportements moraux chez diverses espèces animales.

E-mail : dbovet@u-paris10.fr

Nous proposons de nous interroger non seulement sur nos obligations morales à l'égard des animaux mais surtout sur leurs capacités morales : peuvent-ils porter des évaluations morales et agir moralement ? Il s'agit donc non tant de s'intéresser à la morale pour les animaux qu'à la morale par les animaux.

ÉVOLUTION DES REPRÉSENTATIONS : L'ANIMAL, AGENT MORAL

Notre représentation morale des animaux – voire leur statut moral – a considérablement évolué ces dernières décennies. On a coutume de considérer qu'une première révolution des mentalités s'est opérée au dix-huitième siècle sous l'influence du philosophe utilitariste Jeremy Bentham, en posant la question « peuvent-ils souffrir ? ». Pourtant, un certain nombre de travaux conduits récemment en éthologie tend à déplacer le centre de gravité depuis une conception des animaux comme patients moraux vers une considération de ces derniers comme agents moraux. Il nous faudrait étudier les capacités morales des animaux (Nurock 2013). De quelle « morale » parle-t-on alors ? Se pose ainsi également, en filigrane, la question de savoir quel type de communauté nous formons avec eux.

Ce qui frappe avant tout, lorsque l'on s'intéresse à ces recherches, c'est leur concentration sur deux aspects. Tout d'abord, elles ne concernent qu'un nombre restreint d'espèces animales, essentiellement des primates. Ensuite, elles sont, de fait, centrées autour d'un petit nombre de thématiques. Ces dernières impliquent, à première vue, quatre





Figure 1. Les chauves-souris vampires partageant le sang par régurgitation avec celles qui n'ont pas trouvé de nourriture.

dimensions principales: la capacité à ressentir de l'empathie pour des congénères; l'établissement de règles sociales; le respect d'une certaine équité ou réciprocité; des comportements visant à maintenir ou à restaurer une bonne entente au sein du groupe, enfin¹. Empiriquement, les plus étudiées concernent deux grandes directions: les comportements empathiques et prosociaux d'une part; la coopération et le sentiment d'injustice de l'autre.

FOCALISATION DU CHAMP DE RECHERCHES: PROSOCIALITÉ ET INJUSTICE CHEZ LES PRIMATES

Commençons par l'empathie. Celle-ci implique de se préoccuper des états émotionnels d'autrui et de tenter de les améliorer. De nombreux comportements qualifiés d'empathiques ont été observés lorsqu'il s'agit d'aider un congénère en détresse; que ce soit par exemple chez des éléphants en mi-

lieu naturel ou chez des rats au cours d'une situation artificielle en laboratoire dans laquelle les individus ont préféré libérer un congénère plutôt que d'atteindre une source de nourriture appétissante – ce qui suggère que ces comportements pourraient exister chez d'autres espèces que les primates.

L'empathie peut constituer une composante d'un comportement prosocial ou altruiste. Un comportement est considéré comme altruiste s'il entraîne un bénéfice direct pour le receveur et un coût immédiat pour le donneur. Beaucoup d'exemples d'altruisme impliquent une transmission, directe ou indirecte, des gènes de l'individu altruiste ou encore une certaine forme de réciprocité, soit immédiate, soit latente. C'est le cas des chauves-souris vampires qui, quand elles ont effectué une chasse fructueuse, partagent le sang par régurgitation avec celles qui n'ont pas trouvé de nourriture, en particulier lorsque celles-ci ont déjà partagé le fruit de leur chasse précédemment². Cependant, il arrive

1. Rock L., de Waal F., "Any animal whatever: Darwinian building blocks of morality in monkeys and apes", *Journal of Consciousness Studies*, n°13, 2000, p. 1-29.

2. Wilkinson G., "Reciprocal food sharing in the vampire bat", *Nature*, n°308, 1984, p. 181-184.





Figure 2. Les bonobos montrant des comportements prosociaux.

que des comportements laissent imaginer un altruisme totalement désintéressé, mais il s'agit plus souvent de cas anecdotiques observés chez des espèces cognitivement avancées telles que certains primates et mammifères marins ou encore chez des éléphants. Pour étudier l'empathie de façon expérimentale, on s'intéresse souvent à la prosocialité. Un comportement prosocial induit un bénéfice pour le receveur, tout comme un comportement altruiste, mais, à l'inverse de ce dernier, n'implique pas de coût pour l'acteur. L'acteur pourra, par exemple, choisir entre deux actions qui le récompenseront toutes deux, mais l'une de ces deux actions récompensera également un congénère. Une tendance à choisir l'action prosociale a été montrée chez diverses espèces de singes comme les ouistitis, les bonobos ou les capucins, mais des résultats contradictoires ont été obtenus chez d'autres primates tels que les tamarins et les chimpanzés ; en dehors des primates, une seule étude de ce type, menée chez des perruques gris du Gabon, montre également chez cette espèce des tendances prosociales et à la réciprocité³.

À côté des études portant sur l'empathie et la

prosocialité, d'autres travaux s'intéressent à la coopération et au sentiment d'injustice. La coopération peut être définie comme un ensemble d'interactions bénéficiant aux congénères pour atteindre un but commun et passe parfois par la mise en place de règles sociales, profitables au groupe dans son ensemble – même si l'individu n'y trouve pas forcément son propre bénéfice immédiat. Des expériences ont notamment montré que des animaux étaient capables de coopérer dans une tâche instrumentale, comme tirer ensemble une corde, pour obtenir une récompense alimentaire.

Cette coopération s'accompagne souvent d'une attente de rétribution et d'autres études montrent la manifestation, chez certains animaux, d'un sentiment d'injustice. Lors d'une expérience dans laquelle des singes capucins entraînés à donner un jeton en échange de concombres voyaient leurs voisins recevoir une nourriture beaucoup plus appréciée (du raisin), pour le même – voire aucun – effort, il s'avère que ces singes refusaient de continuer l'exercice, soit en cessant de donner des jetons, soit en refusant le concombre qu'on leur donnait.

³ Piron E., John M., Supowicz S., Bonté D., Pepperberg I.M., "A Study of Sharing and Reciprocity in Grey Parrots, *Psittacus erithacus*", *Animal Cognition*, n°16, 2013, p. 197-210.

4. Nurock V., *Sommeil-morai naturellement morai ?*, PUF, Paris, 2011.

5. Cohen G., Ben S., Koon O., Gergely G., "One-year-old infants use teleological representations of actions productively", *Cognitive Science*, n°27, 2003, p. 111-133.

6. Singer M.J., "Newborn's response to the cry of another infant", *Developmental Psychology* n°5, 1971, p. 136-150; Soken N., Pich A., "Infant's Perception of Dynamic Affective Expressions: Do Infants Distinguish Specific Expressions?", *Child Development* n°70, 1999, p. 1275-1282.

7. Smetana L., "Preschool children's conceptions of moral and social rules", *Child Development* n°52, 1981, p. 1333-1336.

8. Premack D., Premack A.J., "Infants attribute value +/- to the goal-directed actions of self-propelled objects", *Journal of Cognitive Neuroscience* n°9, 1997, p. 848-856.

9. Warneken F., Chen E., Tomasello M., "Cooperative action in young children and chimpanzees", *Child Development*, n°77, 2006, p. 640-663.

10. Spelke E.S., "Core Knowledge", *American Psychologist*, 2000, p. 1233-1243.

LA MORALE ANIMALE : UNE MORALE NAÏVE ?

On peut toutefois interroger les deux aspects principaux de ces recherches : d'une part, le nombre, de fait, restreint de thématiques morales prises en compte peut-il se justifier ? D'autre part, comment envisager le nombre limité d'espèces testées à ce jour ?

Notons, tout d'abord, que la circonscription du champ des recherches empiriques à deux grandes thématiques coïncide avec certains travaux conduits en psychologie ainsi qu'en philosophie morales, qui incitent à ne pas restreindre la morale à la justice mais à l'élargir au *care* — que l'on peut caractériser comme notre capacité à nous soucier de nous-mêmes et d'autrui et à en prendre soin. Sur le plan cognitif, ces travaux suggèrent que notre capacité morale s'appuie sur (au moins) deux principales sous-capacités. Elles sont consacrées, d'une part, à ce que l'on peut qualifier de sens du juste, car il évalue les actions intentionnelles selon leurs caractéristiques de réciprocité et de répartition et, de l'autre, comme un sens du bon, en ce qu'il participe du bien-être ou encore du *care*, qui apprécie les actions intentionnelles en termes de conséquence bénéfique ou dommageable pour le bien-être corporel ou psychologique d'autrui⁴.

Ces deux capacités sont attestées chez l'être humain dès son plus jeune âge. D'un côté, de nombreux éléments permettent de suggérer que le sens

du bon se manifeste très tôt. On sait, par exemple, que le très jeune enfant est à même d'inférer le caractère intentionnel (au sens de dirigé vers un but) d'une action dès neuf mois environ⁵. Capable de reconnaître les expressions de détresse ou de colère chez autrui, il réagit, de plus, de manière différenciée à celles-ci⁶. Le jeune enfant est également susceptible d'émettre des évaluations morales sans les confondre avec des conventions variables selon les époques et les cultures⁷. D'un autre côté, un nombre croissant de données empiriques permet d'étayer l'existence du sous-système naif du juste car les capacités de réciprocité (ou de compréhension de la réciprocité) et de coopération semblent attestées très tôt chez les bébés. Dès l'âge d'un an⁸, ils appréhendent les conduites réciproques et s'attendent à ce que la réciprocité ait davantage un rapport avec la valence (positive ou négative) de l'action qu'avec sa forme. Il apparaît également qu'ils aident spontanément un adulte de manière très précoce, au moins dès l'âge de dix-huit mois⁹, et ne le font que si une personne semble en exprimer le besoin.

On peut ainsi proposer l'hypothèse que ces capacités pourraient être comprises comme deux « noyaux cognitifs naifs », pour reprendre le concept proposé par Carey, Hauser et Spelke¹⁰. Ces noyaux, dont l'existence est attestée expérimentalement dans des domaines variés (biologie, arithmétique, etc.) sont partagés avec des animaux non humains. Ils ne désignent pas des structures physiquement identifiées dans le cerveau mais plutôt des mécanismes psychologiques constituant la base instinctive sur laquelle peut éventuellement (mais pas nécessairement) se développer une capacité morale plus réflexive : chez l'être humain, ils perdurent à l'âge adulte et continuent à traiter l'information comme ils le faisaient déjà durant l'enfance. On peut dire que ces noyaux servent ainsi de « briques élémentaires » permettant le développement de nouvelles compétences cognitives et de théories complexes chez les humains.

Trois arguments au moins sont susceptibles d'être invoqués en faveur d'une extension de cette conception au champ moral et donc en faveur de l'hypothèse d'une « morale naïve » : premièrement, aucune culture n'est dénuée de morale — même



Figure 3.1 Les capacités morales des chimpanzés : possession et usage variables de l'ajustement.

si le contenu de la morale peut varier selon les cultures; deuxièmement, ainsi que l'on vient de le voir, les intuitions morales sont précoces; troisièmement, comme on l'a souligné, de nombreux comportements d'animaux non humains sont caractérisés par l'altruisme ou le désir de punir les tricheurs et certains types d'agresseurs.

QUELLES PERSPECTIVES ?

Répétons toutefois que les données dont on dispose aujourd'hui sur les animaux sont ciblées sur des primates. De sorte que l'on peut s'interroger sur l'utilité de les transposer à d'autres espèces afin, notamment, de tester si le développement de ces capacités a un rapport quelconque avec le sexe – comme on pourrait le conclure de manière peut-être un peu hâtive et schématique – ou encore avec l'accomplissement de certaines tâches – on serait tenté de dire avec le rôle, voire le genre. On remarque en effet que le noyau du bon semble davantage développé chez les femelles et le sens de l'injustice chez les mâles. Chez diverses espèces, les femelles montrent en effet plus d'empathie que les mâles¹¹ mais semblent moins sensibles à l'injustice. Ainsi, lorsque des chimpanzés voient leurs voisins recevoir une meilleure récompense pour une tâche similaire, les mâles réagissent davantage que les femelles et refusent de travailler. Or, ces données

¹¹ Bates LA, Lee PC, Nyamini N, Poole LH, Seyoum K, Seyoum S, Moss C.J., Byrne B.W. "Do elephants show empathy?" *Journal of Consciousness Studies*, n°15, 2008, p. 204-225; Ben Asri Bartal I., Dorey J., Mason F. "Empathy and Pro-Social Behavior in Rats", *Science*, n°334, 2011, p. 1423-1430; Brownian S.E., Talbot C., Akopian M., Lambert S.P., Schapiro S.L. "Mechanisms underlying responses to inequitable outcomes in chimpanzees, *Ben tropiques*", *Animal Behaviour*, n°79, 2010, p. 1229-1237.

ont été mises au jour au sein d'espèces où les femelles s'occupent traditionnellement des petits et sont soucieuses de leur bien-être, alors que les mâles sont habitués à aller chasser, notamment de manière coopérative et partagent ensuite la viande – chacun recevant une quantité de nourriture en relation avec sa présence et son efficacité durant la chasse. Si la répartition des tâches était différente, le développement de ces capacités le serait-il également ?

Ces travaux récents témoignent ainsi d'une évolution singulière des recherches sur l'éthique animale. Non seulement, ils entraînent un renouvellement de nos connaissances relatives aux animaux, mais ils influent également sur notre manière de concevoir la morale et notre relation avec eux. Élargir le champ de recherche à d'autres espèces que les mammifères permettrait d'aller plus loin en affinant notre compréhension des modalités de développement de ces capacités ainsi que des variations éventuelles selon les espèces (plutôt que de parler « des animaux » de manière vague), que ce soit dans l'espace naturel ou dans des conditions expérimentales. *Last but not least*, un tel élargissement permettrait d'appréhender quel lien existe éventuellement entre le développement de ces capacités et le sexe ou encore le rôle joué par les individus dans la répartition de certaines tâches au sein du groupe.



Figure 4. Les perroquets gris du Gabon montrent des interactions sociales et se nourrissent.

Figure 5. Les perroquets gris du Gabon peuvent coopérer en étant ensemble une coque pour obtenir une récompense alimentaire.





Figure 6. Les enfants aident spontanément les adultes de manière très précise.

Figure 7. Chez les chimpanzés, les femelles mères tentent d'empêcher mais semblent moins sensibles à l'injustice que les mâles.



Pour en savoir plus

- Bowl D., « Peut-on étudier la morale chez les animaux ? », *États Roules*, n°189, 2012, p. 57-74.
- Brosnan S.F., de Waal F.B.M., "Monkeys reject unequal pay", *Nature*, n°425, 2003, p. 297-299.
- Coekins M.S., *La souffrance animale*, Éditions du Point Viridial, Maisons-Alfort, 1983.
- de Waal F.B.M., *Le bon singe: Les bases naturelles de la morale*, Éditions Bayard, Paris, 1997.
- de Waal F.B.M., "Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy", *The Annual Review of Psychology*, n°59, 2008, p. 279-300.
- Goffi I.Y., *La philosophie et ses animaux*, Paris, Jacqueline Chambon, 1994.
- Janson K., Hare B., Call J., Tomasello M., "What's in it for me? Self-regard produces altruism and spite in chimpanzees", *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, n°273, 2006, p. 1013-1021.
- Larère C. & R., « La morale au royaume des animaux », in Cadmos V., Cebilly P., Guarnaccia P., Sylvestre J.-P. (dir.), *Homme et animal: la question des frontières*, 2009, p. 109-128.
- Nurock V., « L'animal est-il un être humain sympathique ? Perspectives cognitives sur la question d'une 'morale animale' », *Revue du MAUSS*, 1(31), 2008, p. 397-410.
- Proust J., « La Cognition animale et l'éthique », *Le Débat*, n°108, 2000, p. 175-183.

Figure 8. Chez la majorité des primates, les individus s'occupent spontanément du petit et sont sensibles de leur bien-être.





You know what? I'm happy. Cognitive bias is not related to personality but is induced by pair-housing in canaries (*Serinus canaria*)



Mathilde Lalot^a, Davy Ung^a, Franck Péron^a, Patrizia d'Ettorre^b, Dalila Bovet^{a,*}

^aLaboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Nanterre Paris Ouest La Défense, Nanterre, France

^bLaboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée, Université Paris-Nord, Sorbonne Paris Cité, Villetaneuse, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 21 January 2016

Received in revised form

21 September 2016

Accepted 29 September 2016

Available online 30 September 2016

Keywords:

Cognitive bias

Personality

Individual differences

Animal welfare

Emotions

Social enrichment

Serinus canaria

ABSTRACT

Recent studies suggest that cognitive bias could constitute a novel and valid measure of animal welfare. Although interest for a link between personality and cognition is growing, no study to date investigated whether a cognitive bias might be related to the personality of the individuals. We trained 43 domestic canaries (*Serinus canaria*) to discriminate between two sides of a test cage, each side being associated with a different value (attractive or aversive food in a dish). During the test phase, the dish was placed at intermediate locations, representing ambiguous information. Results show evidence of an "optimistic" bias (flying faster to the dish at the ambiguous location) in birds housed in pairs, compared to birds housed singly, suggesting an influence of social context (living conditions) on canaries' emotions when tested individually. We also studied six traits of individuals' personality and found that aggressiveness, neophobia, one sociability index and obstinacy were repeatable across social context and/or day-light schedule, whereas the other sociability index, boldness and locomotion were not. No correlation between the birds' optimism and any of their personality traits was found, suggesting that cognitive bias may be a matter of social context rather than of individual personality.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

Contents

1. Methods.....	71
1.1. Subjects and housing.....	71
2. Cognitive bias experiment.....	72
2.1. Apparatus.....	72
2.2. Familiarisation phase.....	72
2.3. Training phase.....	72
2.4. Test phase.....	73
3. Individual personality.....	73
4. Mate choice & attachment.....	73
5. Proximity index.....	74
6. Ethical note.....	74
7. Statistical analysis.....	74
8. Results.....	75
8.1. Cognitive bias.....	75
8.2. Individual personality.....	75
8.3. Mate choice & attachment.....	75
9. Discussion.....	75
Acknowledgements.....	77
References.....	77

* Corresponding author at: Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, Editec 852, 1er étage, 200 avenue de la République, 92000 Nanterre, France.

E-mail address: dbovet@u-paris10.fr (D. Bovet).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2016.09.012>

0165-0257/© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

Recently, a growing number of studies suggested that cognitive bias could be used as a novel and effective measure of animal welfare (Mendl et al., 2009, 2010b; Paul et al., 2005). A cognitive bias occurs when an individual's affective state modulates its decision-making in an ambiguous situation (Bosnyk et al., 2007). Cognitive bias has been studied in many species. In humans, for instance, depressed people tend to interpret ambiguous verbal or visual information more negatively than people not affected by depression (Eysenck et al., 1991; Richards et al., 2002, 2007), and rhesus macaques interpret ambiguous visual stimuli more negatively when they have just experienced a stressful situation (Bethell, 2009). In dogs, individuals showing separation-related anxiety (which includes particular vocalisations and destructive behaviours, such as biting, chewing or scratching any non-food related objects, when the owner is away) exhibit a pessimistic bias compared to others (Mendl et al., 2010a). Similarly, in sheep (Doyle et al., 2011a) and in rats (Burman et al., 2009; Harding et al., 2004; Brydges et al., 2011), going through a stressful treatment or living in an anxiogenic environment (or even just a non-enriched one) appears to induce a pessimistic bias. The existence of cognitive bias has also been shown in bird species, like hens (Lindström, 2010; Salmela et al., 2011) and European starlings (Bateson and Matheson, 2007; Matheson et al., 2008). These studies suggest that an enriched environment may influence the animal's affective state and induce an optimistic bias.

Most of the experiments involving cognitive bias use a Go/NoGo procedure. The subjects are first trained to discriminate between two stimuli, each associated with a different outcome: an attractive one and an aversive one. Then, during the test phase, an intermediate stimulus representing ambiguous information is presented to the subject. An intermediate location (relative to the two locations used during the training phase) is often used as ambiguous stimulus. Individuals living in good conditions are supposed to consider the ambiguous stimulus more positively than individuals living in poor conditions. Their emotional state would modulate their decision-making and make them associate the intermediate stimulus preferentially to the attractive one, which is considered as an "optimistic" choice (Mendl et al., 2009). Therefore, here we consider that responses to an ambiguous item in the same manner as to those items previously associated with reward reflect more optimistic-like behaviour. Becoming more optimistic would reflect a more positive affective state and, thus, a greater welfare of the individual.

We investigated the possible effects of social context (living in a pair or being singly housed) and individual personality on cognitive bias in canaries, *Serinus canaria*. This species is a good model organism for the parameters we chose to study. Indeed, canaries are monogamous birds showing demanding biparental care. The choice of the reproductive partner is particularly important and has fitness consequences: females invest more or less energy in their eggs according to the attractiveness of the male (García-Fernández, 2009), and males learn to improve their songs at every reproductive period to increase attractiveness. Canaries have well characterized personality traits (Ung, 2014).

To study the effect of social context, half of the individuals were housed in reproductive pairs (male-female), and half were singly housed. In the third test phase of this experiment, we reversed canaries' social context (the paired ones being then housed alone and the singly housed ones being then paired). We hypothesised that being singly housed would constitute a social impoverishment, which could modulate individuals' affective state, making singly housed individuals more pessimistic than those living in a pair. We also measured females' preferences among four males, and then half of the females were paired with their favourite male while the other half were paired with the least preferred one. Indeed, García-Fernández (2009) found that female canaries are sensitive

to being paired with the male they preferred during the previous mate choice or with the least preferred one (investing more testosterone in their eggs in the former case). A high level of testosterone in the eggs influences positively the development of chicks, by improving sexual ornament, song quality, and general muscle development (therefore improving the attractiveness of male offspring for the investing female). Therefore, we could expect a higher level of optimism in female canaries paired with their favourite male than in females paired with the least preferred one. Besides this, we measured, around the different testing periods, partner attachment level of each member of each pair to study its possible link with female preference and its potential influence on cognitive bias.

We aimed at testing the possible link between personality and affective states. In particular, we asked whether affective states (and therefore welfare) in canaries could be related to individual personality traits or if they only depend on the living conditions (social context). We refer to personality as to a set of individual differences in behaviour, which are stable over time and across contexts (Lesells and Boag, 1987; Bell, 2007), and which vary so as to form a continuum within the population (Koolhaas et al., 1999). It has been shown in various bird species that personality traits remain stable even after changes in the social context (Harvey and Freeberg, 2007). Different personality traits have been shown to be consistent in birds, such as aggressiveness (Verbeek et al., 1996), neophobia (Fox and Millam, 2004), obstinacy (David et al., 2011), boldness (Réale et al., 2007), exploration (Verbeek et al., 1994; Martins et al., 2007), and sociability (Harvey and Freeberg, 2007). We measured these six personality traits for each canary to characterize their behavioural type (Sih et al., 2004). We hypothesised that if a canary's affective state is somehow related to its personality, at least one of these personality traits would correlate with cognitive bias measures (whether alone and/or in pair). More precisely, we predicted that individuals that are more aggressive, obstinate, more explorative and bolder would also be more optimistic, as these traits are often correlated and linked to decision making, with aggressive-bold individuals typically showing a high risk-taking behaviour (Sih and Del Giudice, 2012). On the other hand, neophobic subjects would be relatively risk-averse and pessimistic. We also predicted that sociability, which is not related to risk-taking behaviour (Ung, 2014), would not be necessarily correlated to cognitive bias.

1. Methods

1.1. Subjects and housing

This study involved 43 domestic canaries (*Serinus canaria*), 21 males (from two to eight years old) and 22 females (from two to seven years old). Two weeks before the familiarisation phase (see Fig. 1), half of our individuals (22 canaries, 11 males and 11 females) were housed in pair (i.e., a male with a female canary, see Mate choice & attachment) and half (21 canaries, 10 males and 11 females) were singly housed. Birds were kept in two different housing rooms, each containing 5–6 pairs and 10–11 singly housed canaries. Being singly housed involved being physically isolated but with visual and acoustical access to conspecifics. Birds were housed in a 60 × 50 × 50 cm cage including two perches, one cuttlebone, and seeds, sand, and water *ad libitum*. During this experiment, birds were subjected to different photoperiods: a short-daylight schedule, ("short DL", representing 8:16 h light:dark) for six months and a long-daylight schedule ("long DL", representing 16:8 h light:dark), which stimulates reproductive activity (Leboucher et al., 2012), for three months. The room temperature was maintained at 18 ± 1 °C in short DL and at 22 ± 1 °C in long DL. For all the phases of this exper-

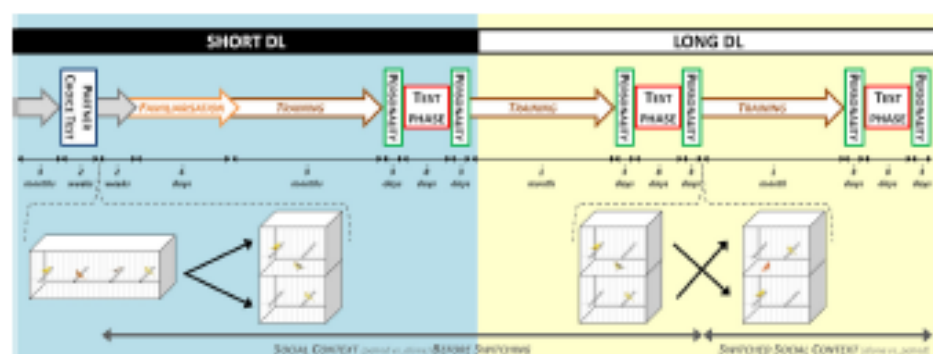


Fig. 1. Time line representing the different phases of the experiment.

iment, the subjects were food-deprived during two hours before being transferred into the test cage.

Birds were first tested in a short DL, and then in a long DL: afterwards, we switched their social conditions: we physically isolated previously paired individuals and housed in pairs previously physically isolated ones (except for one female who got sick and was removed from the experiment), and tested them again while photoperiod was still in long DL (see Fig. 1). Test phases occurred always four weeks after changing daylight schedule or social condition, to let canaries acclimatize to the new context (tested birds had all moulted and females had laid eggs in long DL, whether housed in pair or alone). During these weeks of physiological adaptation, all canaries were trained again to avoid extinction, using the same procedure as the previous training phase. For each bird, the attractive and aversive dish locations were kept constant during the whole experiment (across the three periods).

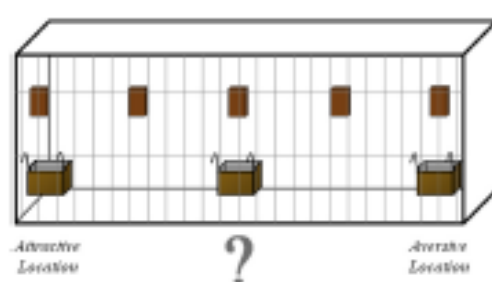


Fig. 2. Apparatus used to study canaries' cognitive bias in a Go/NoGo procedure. During each trial of the test phase, an unscented dish was presented at one of the five possible locations (the training locations being on each side of the test cage).

2. Cognitive bias experiment

2.1. Apparatus

The apparatus used to study canaries' cognitive bias was a 118 × 50 × 50 cm test cage containing four perches and located out of sight of any conspecific. Subjects were transferred to a transport cage for less than 30 s and then placed in the test cage (in another room). During the familiarisation and the training phases, we used two locations: the two sides of the test cage. The attractive dish (containing palatable food: mash, apple and 4 ml of water) was always presented at one side of the test cage, and the aversive dish (containing aversive food: mash, apple and 4 ml Bitrex® diluted at 1%, instead of water) was always presented at the opposite side. Bitrex® is a bitter substance, which is aversive for birds (Alcock, 1970; Duncan, 1960). However, if the bird still fed on the aversive dish, a little piece of cardboard, hooked above the dish, was shaken by the experimenter to make the bird fly away. During the test phase, we used five possible locations: the two locations used in the training phase and three intermediate locations. A piece of cardboard was hooked above each one of these five locations (see Fig. 2). Therefore, the canaries could use spatial geometry to discriminate the dishes and infer their outcome. The dishes were opaque to prevent birds to see their content.

2.2. Familiarisation phase

The aim of this phase was to familiarise the birds with the cage and the dishes. During six trials (one per day), each individual was presented with an attractive dish for 10 min.

2.3. Training phase

For each individual, a particular location (the right or the left side of the test cage) was associated with the attractive dish. The opposite location was associated with the aversive dish. Dish location was assigned randomly to each individual and all canaries were tested each day in random order. During each trial of the training phase, we presented randomly the attractive or the aversive dish during three minutes. All birds were subjected to one session of four trials per day and the two opposite locations were used twice during a session. If the bird fed on the aversive dish for more than five seconds, the experimenter shook the piece of cardboard above it, until it flew away. A trial was considered successful when the bird perched on the dish if it was the attractive one, or if it did not perch on the dish if it was the aversive one during the three-minute session. At the end of each trial, the tested bird was replaced at the centre of the cage: the light was turned off during five seconds, during which the experimenter could change the presented dish for the next trial. The training ended for each individual when it reached the criterion of at least 75% success on its last eight trials for each of the two types of locations (attractive and aversive).

2.4. Test phase

During the test phase, we tested each canary four times (three-minute per trial) a day, presenting twice the dish at a trained location and twice at two of the three possible intermediate locations (a central one and the two other equidistant to the central and to each of the training locations). In test-trials, all the locations were empty and unreinforced (no cardboard shaking). We alternated test-trials with training trials and tested each bird during eight consecutive days, representing 23 test-trials per canary (4 on each training location and 5 on each intermediate location). In each of the three test phases (see Fig. 1), the first presentation of each unreinforced location constituted our measure for each canary's cognitive bias. The data of the test days that followed this first presentation were used to study the possible existence of an extinction phenomenon. In each trial, we collected the latency (seconds) to reach the presented dish; if the tested bird did not perch on it, the maximum value was attributed to the latency time (i.e. 180 s for test phase). To avoid extinction phenomenon, test phases alternated with one month training periods.

3. Individual personality

To avoid bias due to habituation or any other kind of learning, each individual was tested three times (once per condition) for each personality trait (aggressiveness, neophobia, obstinacy, boldness, locomotion and sociability): once in short DL, once in long DL, and once again after the social condition exchange. Boldness and obstinacy were measured during the training phase (three days before the cognitive bias test) and the other traits were measured three days after, thus the birds were in a similar physiological state for cognitive bias and personality tests. Individuals were food deprived during two hours before being tested.

The methods used to measure personality traits are detailed in Table 1 and the calculation of the sociability index (time index) is detailed in Table 2. Obstinacy measures being quite tricky and having the tendency to generate debate between researchers, we tested whether our tests did also measure learning speed by separately calculating canaries learning speeds.

4. Mate choice & attachment

Before housing individuals in pairs (the first time), we tested female preferences among four familiar males, which had been housed in the same room as the tested females for three months before the experiment. This mate choice experiment is an adaptation of the one used in García-Fernández (2009) showing discrimination of male's attractiveness by female canaries. In our mate choice set up, we used four males (instead of two, to offer a greater range of choices to female subjects). This experiment consisted of three phases of five minutes each. First, we familiarized females to a long cage (236 × 50 × 50 cm) during five minutes in which she could stay on four different perches, with a male in his cage in front of each perch. Then, the experimenter turned off the light, put opaque partitions between all the male cages and turned on the light again. In these conditions the female had to perch right in front of a given cage to be able to see the male in it. In the third phase, we swapped all the male cages (in the darkness). For each female canary, we measured the call rate and the time spent close to each male in the second and in the third phase of the mate choice test. The four males were then ranked according to the time the female spent on the perch in front of it. Call rate was used in case of equal ranks within two males: the favourite was considered to be the one in front of which the female called most (Réale et al., 2007).

Then, we randomly housed each female in pair with the favourite male or with the least preferred one.

The attachment to the mate was studied during the sociability test (see Individuals' personality), using the same apparatus. The attachment index was calculated on a way similar to the second

Table 1
Detailed methods to measure each personality trait.

Personality Traits	Measures
Aggressiveness	- We assessed aggressiveness with a similar technique as in Barth and Gile (1986). - Bird held in the experimenter hand (could move the head freely). - Moving a stick back and forth toward the canary's head, successively seven times from the front, seven times from the left and seven times from the right. The stick is presented at 1 cm from the beak during approximately 1 s and the number of attacks (the number of times the bird pecked) was counted. - Subjects got scored from zero to 21.
Neophobia	- We measured neophobia using a similar technique as in Boag et al. (2006). - Bird tested alone in the housing cage (the male being in a transfer cage, in another room). - A novel object (a 2 cm diameter × 1.5 cm high bottle cap) was placed 10 cm above a palatable food source (mush and apple) during 15 min and we measured canaries' latency time to feed on it. - The value attributed when the subject did not eat during the session was 900 s.
Obstinacy	- During the training phase of the cognitive bias experiment (three days before the cognitive bias test phase). - The experimenter shook a little piece of cardboard if the bird fed on the aversive dish during more than five seconds (always making the subject fly away). - Two indexes of obstinacy were measured: - Over session index: Number of sessions in which the cardboard was shaken for an individual. - During a trial index: Number of cardboard shakings during a trial of three minutes.
Boldness	- Boldness was studied adapting a test used by Ung (2014). - During the training phase of the cognitive bias experiment (three days before the cognitive bias test phase). - We measured individuals' latency time to return to the aversive dish after the first cardboard shaking. - If the bird did not return a second time on the aversive dish, we assigned the time period between the first cardboard shaking and the end of the trial as the latency time.
Learning speed	- During the training phase of the cognitive bias experiment. - We define learning speed as the number of sessions (of four trials) a subject needed during training before making two successive "perfect" sessions (with no mistake). - A "perfect" session is a session in which the subject reach the presented dish each time it is in the attractive one and do not go on the presented dish each time it is in the aversive one.
Locomotion	- Locomotion was tested as in David et al. (2011). - Bird tested alone in a new environment, using the same apparatus as for measuring Sociability. - We measured its movement rate between the perches during five minutes.

Table 1 (Continued).

Personality Traits	Measures
Sociability	- Same apparatus than for measuring Locomotion: a cage separated in three parts by two meshes (236 × 50 × 50 cm; 118 × 50 × 50 cm for the central part and 60 × 50 × 50 cm for the left and for the right side). - Two indexes of sociability were measured: - Call index: Canary's call rate when alone in the central part during five minutes. - Time index: Time spent in the closest area to familiar conspecifics minus the time spent in the same area when alone (to prevent a possible location bias). - Sociability & Attachment set up → See Table 2. 1. Tested bird spends five minutes alone in the central part. 2. Then, we placed other canaries (three to four conspecifics or the reproductive mate, when housed in pair) in the left or in the right part of the cage and removed them after five minutes. 3. Finally, we placed at the opposite side of the cage (also during five minutes) the familiar conspecifics (for those previously tested with their mate) or the reproductive mate (for those tested with their conspecific right before). 4. We randomly chose to present mate before conspecifics or the reverse. 5. The same-sex conspecifics were individuals with which the tested canary was housed (during three months) before being housed alone or in a pair. 6. Isolated individuals were only tested alone and with their familiar conspecifics. 7. In the central part of the long cage, we distinguished three adjacent areas of equal volume (38.2 × 50 × 50 cm), invisible to the canary, each containing a single perch, allowing us to determine an area closer to the left part and an area closer to the right part.
Attachment	- Same apparatus than for measuring Sociability & Locomotion; measured during the Sociability test. - When the tested individual's reproductive mate was placed at one side of three-part cage. - Attachment index: Time spent in the closest area to the mate minus the time spent in the same area alone (to prevent a possible location bias).

index of sociability, involving the reproductive mate instead of same-sex conspecifics (see Tables 1 and 2). The attachment index was calculated by measuring the time spent in the closest area to the mate minus the time spent in the same area when alone (to prevent a possible location bias).

5. Pessimism index

To study possible correlations between cognitive bias and personality traits, we used the following Pessimism index:

$$\text{Pessimism index} = \frac{\text{Central} - \text{Attractive}}{\text{Aversive} - \text{Attractive}}$$

Table 2
Schedule to measure Locomotion (a), Sociability (d-a or e-a) and Attachment indexes (e-a or d-a).

Social context of the Tested bird	In the central part	On one side (the other one being empty)	Duration (minute)	Data
Isolated	Tested bird	No one	00–05	a
	Tested bird	Conspecifics (in the right or in the left part)	05–10	b
Paired	Tested bird	No one	00–05	c
	Tested bird	Conspecifics or Mate (in the right or in the left part)	05–10	d
	Tested bird	Mate or Conspecifics (in the opposite part)	10–15	e

where Central represents a subject's latency time to reach the central dish (the most ambiguous information), Attractive represents its latency time to reach the attractive dish, and Aversive represents its latency time to reach the aversive dish; all these measures involved only the first test-trial. A high Pessimism index means the canary took more time to reach the central dish: this latency is closer to the time to reach the aversive dish than to the time to reach the attractive one. On the contrary, a low Pessimism index means the bird's latency time to reach the central dish is closer to the time to reach the attractive one than the aversive one.

6. Ethical note

Birds were not food deprived beyond two hours and were all manipulated in the dark to reduce their stress. Each individual was weighed before the whole experiment, after each testing phase and after the whole experiment (see Fig. 1) and no significant difference appeared in their weight between these periods.

This study complies with French and European legislation for animal care and was approved by the Ethical committee Charles Darwin (authorization number Ce5/2010/076).

7. Statistical analysis

All analyses were performed using the program R, version 3.1.0 (R Core Team, 2014), with the lme4 package. Individual's latency time to reach the presented dish was studied according to its location. For the data processing, we treated data from test-trials (results of trials conducted with unreinforced dishes, with no food and no cardboard shaking) using only the first presentation of each test-trial. Data from the rest of the test days were used to study the possible existence of an extinction phenomenon. Data were analysed using linear mixed-effects models for repeated-measures. For each location, the fitted model included social context (paired versus singly housed individual), sex (male versus female), DL (short versus long), and their interactions as independent variables. Data followed the Poisson distribution and we used canaries' identity as random factor. Difference in latency time (to reach the dish) according to conditions and sexes were expected on the intermediate locations but not on the training locations (otherwise, it would have more to do with a different level of arousal than with a cognitive bias situation). We verified personality traits' consistency over time (short and long DL) and across contexts (paired and singly housed) using repeatability analyses (Lessells and Boag, 1987) and described the repeatable data using a Principal Component Analysis (PCA). The possible influence of attachment to the mate and of mate choice on cognitive bias (using the Pessimism index) was studied using linear mixed-effects models for repeated-measures. Individual's identity could not be used as a random factor when studying individuals' personality traits, we investigated the possible link between personality and cognitive bias with a Spearman rank correlation. Results were considered significant at $P < 0.05$.



Fig. 3. Influence of the social context on canaries' mean latency time to reach the presented dish according to its location in the test cage.

8. Results

8.1. Cognitive bias

Among the 43 birds, 31 individuals passed the criterion of 75% success to be tested after 32 days of training phase, in short DL: 37 individuals in long DL (after 20 additional days of training) and 34 individuals after social condition exchange (still in long DL: after 30 additional days of training). Concerning data from the first dish presentation on each location, there was a significant effect of the dish location during the test phase ($F_{(2,284)} = 2837.45$, $P < 0.001$): the closer a dish was presented to the attractive location, the faster the tested bird reached it. Canaries also flew faster on every dish in long DL than in short DL ($F_{(1,285)} = 1185.05$, $P < 0.001$). There was a significant effect of social condition on the latency time to reach the central location ($F_{(1,301)} = 165.04$, $P < 0.001$): paired canaries reached the central dish faster than singly housed ones (see Fig. 3). Statistical analysis also revealed an interaction between social condition, sex and DL duration: female canaries were more optimistic (reaching the central dish faster) when they were in pairs and in long DL ($F_{(1,21)} = 161.75$, $P < 0.001$).

Regarding the data from the second to fifth dish presentations at each location, all these differences remained significant, especially the social condition effect on the central location ($F_{(1,371)} = 962.15$, $P < 0.001$). This social condition effect remained significant, through the three test phases, whether the first or the last presentations at each location were analysed (see Table 3).

8.2. Individual personality

Some of our personality traits were repeatable across the different DL and social contexts: aggressiveness (Repeatability: $r = 0.568$, $F = 6.266$, $P < 0.001$), neophobia ($r = 0.339$, $F = 3.048$, $P < 0.001$), first sociability index ($r = 0.268$, $F = 2.463$, $P < 0.001$), the obstinacy indexes were only repeatable within long DL, across social condition (over sessions index: $r = 0.347$, $F = 2.061$, $P = 0.031$; during a trial index: $r = 0.474$, $F = 2.805$, $P = 0.004$). The second index of sociability, based on time ($r = 0.080$, $F = 1.346$, $P = 0.141$), boldness ($r = -0.011$, $F = 0.955$, $P = 0.522$), and locomotion ($r = 0.075$, $F = 1.323$, $P = 0.127$) were not repeatable.

The PCA performed only with repeatable traits highlighted that a first factor explained 44.32% of the variance and was mainly composed by neophobia, while a second factor, that explained 33.44% of the variance, regrouped sociability and aggressiveness. Factors did not correlate with the Pessimism index. Moreover, the Pessimism index did not correlate with any of the measured personality traits (or states for the non-repeatable ones) as reported in Table 4.

To verify what we really measured during the obstinacy test, we ran a Spearman correlation test between boldness, the two

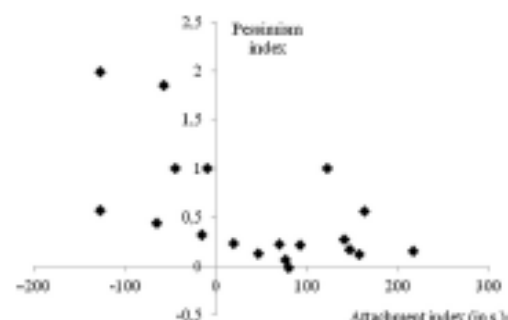


Fig. 4. Relationship between Attachment index and Pessimism index in male canaries.

obstinacy indexes and learning speed of each individual (number of sessions before making two successive sessions with no mistake): learning speed was not correlated with boldness (Spearman's $r^2 = -0.130$, $P = 0.411$, $N = 42$) or with obstinacy (over sessions) index (Spearman's $r^2 = 0.213$, $P = 0.175$, $N = 42$) but showed a low correlation with the other obstinacy (within a trial) index (Spearman's $r^2 = 0.312$, $P = 0.0441$, $N = 42$).

8.3. Mate choice & attachment

There was no significant difference between the Pessimism index of female canaries housed with their favourite mate and Pessimism index of females paired with the less preferred mate. However, the attachment index and the Pessimism index appeared to be linked ($\chi^2 = 8.93$, $Df = 1$, $P = 0.003$). Indeed, the more the males were attached to their female mate, the more optimistic they were (Spearman's $r^2 = -0.565$, $P = 0.0117$, $N = 18$), and this phenomenon (see Fig. 4) occurred despite the fact that their second sociability index (measuring time spent next to conspecifics) was not correlated to their Pessimism index (Spearman's $r^2 = 0.0485$, $P = 0.843$, $N = 18$).

9. Discussion

Analysis of individuals' latency time to reach the presented dish according to its location showed that, in each photoperiod, the intermediate locations were interpreted as ambiguous information, not as novel ones. Birds responded in an intermediate way to these intermediate stimuli. The fact that global latency times were lower in long DL than in short DL could be linked to the fact that the reproductive period increases birds arousal and/or hunger (Leboucher et al., 1994), but could also be an artefact because the birds were doing the experiment for the second and for the third time in long day length treatment. In any case, this effect shows that there is no extinction across the experiments.

Paired individuals responded more positively to the central location, than birds housed singly. This decreased latency time occurred only for the central location, not for the training locations, suggesting that birds' activity, arousal or motivation level did not cause this phenomenon (otherwise, latency time would be decreased for every location in paired individual). Decreased latency was not significant for the other two intermediate locations, presumably because the only really ambiguous location is the central one, located at the same distance from the aversive and attractive dishes: the other locations being closer to one of the trained dishes. This effect occurred even after social condition switching. Thus, living in a pair induced an optimistic bias. Living in a pair appears

Table 3

Results of GLMM analysis for the first and the last presentations of each location, according to the test phase.

	First Test Phase (in short DL)		Second Test Phase (in long DL)		Third Test Phase (still in long DL, after switch)	
	F value	P value	F value	P value	F value	P value
First Presentation of each location	$F_{(1,21)} = 0.2342$	$P = 0.014$	$F_{(1,21)} = 25.8228$	$P < 0.001$	$F_{(1,21)} = 88.109$	$P < 0.001$
Last Presentation (2nd to 5th) of each location	$F_{(1,14)} = 7.0561$	$P = 0.003$	$F_{(1,14)} = 7.67346$	$P < 0.001$	$F_{(1,14)} = 13.4704$	$P < 0.001$

Table 4

Results of Pearson correlation between the Pessimism index and the other personality traits and states. (N = 71).

		Pearson's r^2	P value
Pessimism index	Aggressiveness	0.219	0.0664
	Neophobia	-0.0785	0.872
	Obstinacy (anxious)	0.118	0.238
	Obstinacy (trial)	-0.0826	0.463
	Boldness	-0.0789	0.876
	Sociability (time)	-0.146	0.225
	Sociability (trial)	-0.0438	0.717
	Locomotion	-0.0841	0.486
	Learning speed	0.0826	0.443

to represent a social enrichment important enough to modulate canaries' affective state. Therefore, in canaries, being housed in a pair may induce a better welfare than being singly housed.

Results from the repeated test days show that the social condition effect on the latency to reach the intermediate location occurred despite the repetition of the test and over the three test phases. Yet, Doyle et al. (2010), who tested cognitive bias in sheep, showed an extinction phenomenon: the subjects' approaches to the ambiguous positions declined over time. They used nine ambiguous locations and tested the sheep repeatedly over three weeks. This was probably long enough for the sheep to learn that the ambiguous locations were unrewarded. In our study, we used three ambiguous locations and tested the birds 8 days per test phase. Our results suggest that both the addition of training trials (reinforced) during the test phase and the fact that test phases alternated with one month training periods were sufficient to maintain the motivation to approach a dish in an ambiguous position. The absence of extinction of this motivation in these conditions let us think that cognitive bias could be used as a valid measure of welfare of a population in the long term, as long as enough training days alternate with test days. Animal keepers could use cognitive bias measures in captive animals, and possibly integrate them into medical training or other routines usually performed at parks, farms, etc.

In order to investigate whether it is "better to be alone than in bad company", half of the paired females were housed with their favourite male while the others were housed with their least preferred male. The former were supposed to become more optimistic than the latter. We know female canaries could be sensitive to this kind of situation because García-Fernández (2009) found that female canaries invested more testosterone in the yolk of their eggs when they were paired with the male they had preferred during a previous mate choice test. In our experiments, being housed with the favourite male or with the least preferred one did not appear to modulate birds' optimism. However, the attachment index showed that the more a male canary is attached to his female, the more he becomes optimistic. Our Pessimism index was correlated to males' attachment index without being correlated to males' sociability index, suggesting that the attachment effect on males' cognitive bias is not necessarily linked to their sociability. Therefore, the quality of the relationship appears to be important in canaries (at least in males), similarly to what has been found in other monogamous species, including humans (Cohen, 2004). The fact that females' attachment was not linked to their optimism could be due to our

relatively small sample size or to the fact that parental care is very demanding in this species, especially in females. Indeed, to increase the offspring chances of survival, females have to brood their egg and be fed by the male during incubation. Once the eggs are laid, they do not have the possibility to choose another male until the next mating period. Males, on the contrary, have a greater freedom during the incubation period and could potentially copulate with another female.

The exchange of social contexts (housed in pair or singly housed) was carried out when maintaining the same DL in order to study only the influence of social context on the consistency of personality traits. No effect of social condition, sex or DL was found on these traits. Obstinacy and boldness were measured when the bird approached the aversive dish. Chasing the bird away from the aversive location was done to enhance the negativity of the outcome: most birds stopped eating after tasting the aversive food, but some of them went on eating. Chasing had also the advantage of allowing us to test obstinacy and boldness, although the method we used (shaking a piece of cardboard) could be difficult to standardize. Some researchers studied obstinacy by measuring individuals' struggle rate after catching (David et al., 2011); this method also presents some biases. What they measured could be a mix of obstinacy, physical abilities (i.e. speed, agility and/or stamina) and fear. The return to an aversive site in the situation of potential danger is difficult to interpret as fast learners could potentially be categorised as shy. Indeed, in our experiments, obstinacy (within trial) index was correlated with canaries' learning speed, suggesting obstinacy is not the only thing we measured either.

Interestingly, we found no correlation between pessimism and any personality traits. This could be because personality, for a given individual, is stable across contexts, while the cognitive bias we measured is heavily influenced by context, as shown by our data and most of the studies on cognitive bias. The only other study linking personality with cognitive bias was conducted in Amazon amazons (Cussen and Mench, 2014). The parrots' personality was assessed subjectively. "Neuroticism" was significantly correlated with an attention bias: birds with a higher neuroticism score also showed poorer performance (i.e., a longer latency before obtaining the reward and a greater proportion of trials with barks and errors) during a spatial foraging test when an unfamiliar observer was present. The cognitive task, as well as the assessing of personality, is very different between this study and ours, which could explain the discrepancy between the results. Indeed, their cognitive bias is actually an attentional bias, which has never been correlated with any measure of welfare in literature.

Our study highlights the importance of canaries' emotional state in their decision making (to go or not to go) and emphasises the benefits of living in pairs for their welfare. Their cognitive bias was linked to social context, and was not related to individuals' personality. Studying cognitive bias could thus improve our access to non-human animal's emotions and help us to improve their welfare, resulting in a better understanding of what would be most important to the welfare of each species (space, environmental or social enrichment, etc.).

The quality of life of captive animals can be improved by developing efficient and reliable measures to assess their welfare. However, invasive physiological measurements and indirect

behavioural measures are still used too frequently. Moreover, they present some limitations. For example, when plasma concentrations of catecholamines (catecholamines are neurotransmitters, such as dopamine, epinephrine and norepinephrine, causing a response similar to that observed upon activation of the sympathetic system, typical of organisms under stress) are measured, the mere manipulation of the animal significantly increases their levels (Paul et al., 2005). In addition, these measures indicate the level of emotional arousal, but not always the valence (positivity or negativity) of these emotions (Burman et al., 2008). Cortisol levels may rise in both fear-inducing situations and in response to sexual activity. Likewise, heart rate measures may reflect activity, as well as anticipation of both punishing and rewarding stimuli (Paul et al., 2005). Using the cognitive bias as an indicator of animals' welfare could prevent the effects of invasive measurement and manipulation. It also has the quality to indicate the valence of the measured emotions. In every respect, using the cognitive bias seems to be a rigorous and efficient method. In addition, as our study has shown, this bias persists over time, provided that one takes the time to train the subjects long enough.

Acknowledgements

We wish to thank the students who participated in these experiments: Florian Demangeon, Nelly Prager, Alice Dupuis, Marine Baconnais, Najlae Demami, Caroline Roland, Lou Scotti di Covella, and Sarah Jeannin. We also thank Philippe Groué for taking care of the canaries.

References

- Aronck, J., 1970. Penicillin levels and the response of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*) to three kinds of artificial seeds. *Anim. Behav.* 18, 502–508.
- Burman, M., Matheson, S.M., 2007. Performance on a categorization task suggests that removal of environmental enrichment induces 'pessimism' in captive European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Anim. Behav.* 54 (Suppl. 1), 23–26.
- Bell, A., 2007. Future directions in behavioural syndromes research. *Proc. R. Soc. B* 274, 755–763.
- Bethell, E.J., 2009. Cognitive bias in Shetland Macquays (*Macra Macra*), a Novel Measure of Animal Welfare. Ph.D. Thesis, Roehampton University, London, United Kingdom.
- Boloy, A., Mantruffel, G., Jensen, M.S., Moe, R.D., Spratt, B., Keeling, L.J., Winkler, C., Reikman, B., Dimitrov, I., Langbein, J., Bakken, M., Veisner, I., Aubert, A., 2007. Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiol. Behav.* 92 (2), 275–287.
- Boogert, N.J., Reader, S.M., Laland, K.N., 2006. The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. *Anim. Behav.* 72, 1239–1249.
- Brydges, N.M., Leach, M., Nicol, K., Wright, R., Baltes, M., 2011. Environmental enrichment induces optimistic cognitive bias in rats. *Anim. Behav.* 81 (1), 169–175.
- Burman, O.H.P., Parker, R.M.A., Paul, E.S., Mendi, M., 2008. Sensitivity to reward loss as an indicator of animal emotion and welfare. *Behav. Brain Res.* 178, 220–222.
- Burman, O.H.P., Parker, R.M.A., Paul, E.S., Mendi, M., 2009. Anxiety-induced cognitive bias in non-human animals. *Physiol. Behav.* 98, 240–250.
- Burt, H.E., Gibb, M., 1969. A statistical analysis of blackbird aggressiveness. *J. Sci.* 98, 58–62.
- Cohen, S., 2004. Social relationships and health. *Am. Psychol.* 59 (8), 676–684.
- Cassini, W.A., Menck, J.A., 2014. Personality predicts cognitive bias in captive *Philoscia*. *Anim. Behav.* 89, 122–130.
- David, M., Aarås, Y., Cebalgy, F., 2011. Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Anim. Behav.* 80 (1), 219–224.
- Doyle, R.E., Vial, S., Hinch, G.N., Rober, A.D., Boiny, A., Lee, C., 2010. The effect of repeated testing on judgement biases in sheep. *Behav. Processes* 80 (2), 249–252.
- Doyle, R.E., Lee, C., Davis, V., Rober, A.D., Hinch, G.N., Boiny, A., 2011a. Measuring judgement bias and emotional reactivity in sheep following long-term exposure to unpredictable and aversive events. *Physiol. Behav.* 102, 503–510.
- Duncan, C.J., 1962. Preference tests and the sense of taste in the feral pigeon (*Columba livia* Var. *Gambelii*). *Anim. Behav.* 10, 54–60.
- Eysenck, M.W., Mogg, K., May, J., Richards, A., Matthews, A., 1991. Bias in interpretation of ambiguous sentences related to threat in anxiety. *J. Abnorm. Psychol.* 100, 144–150.
- Fox, R.A., Millam, J.R., 2004. The effect of early environment on neophobia in orange-winged Amazon parrots (*Amazona amazonica*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 85, 117–129.
- García-Fernández, V., 2009. Qualité du portemanteau et qualité de l'air chez les oiseaux. Ph.D. Thesis, Université de Paris Ouest Nanterre La Défense, Nanterre, France.
- Harding, E.J., Paul, E.S., Mendi, M., 2004. Cognitive bias and affective state. *Nature* 427, 312.
- Harvey, E.M., Pevsner, T.M., 2007. Behavioral consistency in a changed social context in *Carolinian chickadees*. *J. Gen. Psychol.* 134, 239–246.
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van der Voegt, E.J., Van Rossum, C.G., Hopster, H., De Jong, J.C., Rois, M.A.W., Blokhuis, H.J., 1998. Coping styles in animals: current status in behavior and stress physiology. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 23, 925–935.
- Leboeuf, G., Krentler, M.L., Ohtani, J., 1994. Copulation solicitation displays in female canaries (*Serinus canarius*): are ventral lip implants necessary? *Ethology* 97, 100–107.
- Leboeuf, G., Vallée, E., Nagle, L., Wigman, N., Bower, D., Hallé, F., Draganoiu, T., Amy, M., Krentler, M., 2012. Studying female reproductive activities in relation to male song: the domestic canary as a model. *Adv. Study Behav.* 44, 183–223.
- Levashina, C.M., Boag, P.T., 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Anim. Behav.* 34, 116–121.
- Lindström, L., 2010. Performance of laying hens in a cognitive bias task: the effect of time since change of environment. In: *Proceedings of the 10th European meeting on avian cognition*, pp. 15. Skara: Svenska länstidningsverket.
- Martin, T.L.F., Roberts, M.L., Gahan, I., Huxham, R., Evans, M.R., 2007. Speed of exploration and risk-taking behavior are linked to corticosterone levels in zebra finches. *Horm. Behav.* 52, 445–452.
- Matheson, S.M., Asher, L., Ratnesn, M., 2006. Larger, enriched cages are associated with 'optimistic' response biases in captive European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 100 (3–4), 274–282.
- Mendi, M., Burman, O.H.P., Parker, R.M.A., Paul, E.S., 2008. Cognitive bias as an indicator of animal emotion and welfare: emerging evidence and underlying mechanisms. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 118 (2), 161–181.
- Mendi, M., Brooks, J., Ratnesn, M., Burman, O., Paul, E., Blackwell, E., Carey, R., 2010a. Dogs showing separation-related behaviour exhibit a 'pessimistic' cognitive bias. *Curr. Biol.* 20, 839–843.
- Mendi, M., Burman, O.H.P., Paul, E.S., 2010b. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proc. R. Soc. B* 277, 2885–2894.
- Paul, E.S., Harding, E.J., Mendi, M., 2005. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 29, 469–491.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rhale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemans, N.J., 2007. Integrating temperament in ecology and evolutionary biology. *Ecol. Rev.* 8, 261–278.
- Richards, A., French, C.C., Calder, A.J., Webb, E., Fox, R., Young, A.W., 2002. Anxiety-related bias in the classification of emotionally ambiguous facial expressions. *Emotion* 2, 273–287.
- Richards, A., Blanchette, L., Manjula, J., 2007. Contextual influences in the resolution of ambiguity in anxiety. *Cognit. Emotion* 21, 879–890.
- Salmeri, A.L., Hyman, K.A., Carpenter, E.C., Brilot, B.G., Ratnesn, M., Saffa, K.J., 2011. Cognitive bias in the chick anxiety-depression model. *Brain Res.* 1373, 124–130.
- Sih, A., Del Giudice, M., 2012. Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 367, 2762–2772.
- Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C., Ziemba, R.E., 2004. Behavioral syndromes: an integrative overview. *Q. Rev. Biol.* 79, 241–277.
- Ung, D., 2014. Big Brother is Watching you: influence de l'information publique, du statut social et des profils comportementaux sur les comportements reproducteurs chez le canari domestique, *Serinus canarius*. Ph.D. Thesis, Université de Paris Ouest Nanterre La Défense, Nanterre, France.
- Verbeek, M.J.M., Drent, P.J., Wiepema, P.R., 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Anim. Behav.* 48, 1113–1121.
- Verbeek, M.J.M., Boon, A., Drent, P.J., 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 123, 945–963.

RESUME

Des études récentes indiquent que des précurseurs de la morale humaine pourraient exister chez les animaux non humains. Parmi ces précurseurs, la prosocialité (comportements produisant un bénéfice pour un receveur sans nécessairement induire de coût pour l'acteur) est considérée comme une composante fondamentale de tout système moral. Nous avons effectué des tests de prosocialité chez plusieurs espèces de mammifères et d'oiseaux, en tenant compte des facteurs d'identité des individus (tolérance, dominance, sexe) et de comportement du receveur (communication, réciprocité). Nos sujets se sont montrés plus prosociaux envers leurs subordonnés qu'envers leurs dominants, ce qui suggèrent que la prosocialité pourrait être utilisée comme un moyen de maintenir son rang. Nous avons observé des différences entre les sexes cohérentes avec le pattern de soins parentaux des espèces, appuyant l'idée selon laquelle la prosocialité aurait évolué dans un contexte de soins aux jeunes. La période de reproduction et le fait d'avoir ou d'avoir eu des petits entraînaient une augmentation de la prosocialité, surtout envers le partenaire de reproduction et ses petits, ce qui pourrait avoir pour but de mieux transmettre ses gènes. Nous avons trouvé des patterns de réciprocité directe chez nos sujets, devenant plus prosociaux lorsque le receveur s'était lui-même montré prosocial lors de la session précédente. Les communications émises par le receveur ont également influencé positivement ou négativement (selon leur nature) les choix du sujet. L'ensemble de nos résultats montrent qu'il est possible et souhaitable d'étudier la prosocialité en dehors des primates, nos sujets s'étant montrés capables de prendre en compte à la fois des facteurs d'identité du receveur et son comportement.

MOTS-CLES

Prosocialité – Réciprocité – Sexe – Soins Parentaux – Dominance – Communication

ABSTRACT

Recent studies indicate that precursors of human morality may exist in non human animals. Among these precursors, prosociality (behaviours that produce a benefit for a recipient without necessarily involving a cost for the actor) is considered a fundamental component of any moral system. We conducted prosociality tests in several species of mammals and birds, taking into account factors of individuals' identity (tolerance, hierarchical ranks, sex) and of recipients behaviours (communication, reciprocity). Our subjects were more prosocial toward their subordinates than toward their dominants, suggesting that prosociality could be used as a way to maintain its own rank. We reported differences between sexes consistent with the parental care pattern of the species, supporting the idea that prosociality would have evolved with parental care. The reproductive period and (even more) having (or having had) young seemed to increase the subjects' prosociality, especially towards their reproductive mate and their offspring, which could be interpreted as behaviours that ultimately spread their own genes. We found patterns of direct reciprocity, our subjects becoming more prosocial when the recipient was prosocial in the previous session. Communications from the recipient also influenced positively or negatively (depending on their nature) the subjects' choices. All of our results show that it is possible and desirable to study prosociality outside primates, our subjects having been able to take into account both the recipient's identity and its behaviour.

KEYWORDS

Prosociality – Reciprocity – Sex – Parental Care – Dominance – Communication